Ewolucja i filogeneza sów: od paleogeńskich drapieżników do współczesnych strategii adaptacyjnych

AUTOR

Fundacja Dobre Państwo

STRESZCZENIE / ABSTRACT

Artykuł analizuje proces formowania się sów jako efekt mozaikowej ewolucji, podkreślając, że ich obecne cechy – takie jak wyspecjalizowany słuch czy upierzenie tłumiące hałas – nie powstały jednorazowo, lecz są wynikiem długotrwałych kompromisów adaptacyjnych. Autor wyjaśnia różnicę między homologią a analogią ewolucyjną, wskazując, że podobieństwa do innych drapieżników często wynikają z konwergencji, a nie bliskiego pokrewieństwa. Tekst przybliża również systematykę rzędu Strigiformes, dzieląc go na rodziny płomykówkowatych (Tytonidae) i puszczykowatych (Strigidae). Całość stanowi syntezę wiedzy z zakresu paleontologii, filogenetyki molekularnej i ekologii, ukazując sowy jako organizmy precyzyjnie dopasowane do nocnych nisz ekologicznych poprzez historycznie ukształtowane mechanizmy biologiczne.

The article analyzes the process of owl formation as an effect of mosaic evolution, emphasizing that their current traits—such as specialized hearing or noise-dampening plumage—did not emerge all at once, but are the result of long-term adaptive compromises. The author explains the difference between evolutionary homology and analogy, pointing out that similarities to other predators often result from convergence rather than close kinship. The text also details the systematics of the order Strigiformes, dividing it into the families Tytonidae (barn owls) and Strigidae (true owls). As a whole, it constitutes a synthesis of knowledge in paleontology, molecular phylogenetics, and ecology, presenting owls as organisms precisely adapted to nocturnal ecological niches through historically shaped biological mechanisms.

Artykuł rzuca nowe światło na genezę sów, podważając intuicyjne przekonanie, że są one wynikiem gwałtownego skoku ewolucyjnego w stronę nocnego drapieżnictwa. Autor

stawia tezę, że współczesne sowy to produkt ewolucji mozaikowej – procesu, w którym poszczególne cechy (takie jak wzrok, słuch czy budowa szponów) rozwijały się w różnym tempie i niekoniecznie jednocześnie. Analiza danych paleontologicznych oraz filogenomika sugerują paradoksalny scenariusz: drapieżny tryb życia mógł wyprzedzać pełną specjalizację sensoryczną do aktywności nocnej, a niektóre wczesne formy mogły być drapieżnikami dziennymi. Tekst ukazuje sowy nie jako biologiczny ideał, lecz jako historyczny kompromis między ograniczeniami genetycznymi a zmiennymi naciskami środowiskowymi. Poprzez syntezę wiedzy z zakresu genomiki i paleontologii, artykuł dowodzi, że dzisiejsza biegłość nocnych łowców jest jedynie jedną z wielu możliwych ścieżek adaptacyjnych, wciąż podlegającą dynamicznym zmianom w odpowiedzi na współczesne przekształcenia biosfery.

SŁOWA KLUCZOWE

ewolucja sów | filogeneza sów | Strigiformes | ewolucja mozaikowa | paleogeniczne drapieżniki | niepełne sortowanie linii rodowych | zapis kopalny ptaków | adaptacje nocne | filogenomika ptaków | egzaptacja | Tafonomia | nisza ekologiczna sów | Ogygoptynx wetmorei | Ypresiglaux michaeldanielsi | zegary molekularne

Sowy jako produkt mozaikowej ewolucji i kompromisów

Historia ewolucyjna sów i ich miejsce w systematyce zwierząt – od paleogeńskich drapieżników do wyspecjalizowanych organizmów współczesności

Zrozumienie historii ewolucyjnej sów wymaga odrzucenia intuicyjnego, lecz poznawczo zwodniczego przekonania, że organizmy te od początku posiadały wszystkie właściwości, które współczesna ornitologia uznaje za charakterystyczne dla nocnych drapieżników. Dzisiejsza sowa – z jej potężnym wzrokiem, wyspecjalizowanym słuchem, szlarą, silnymi kończynami chwytnymi i upierzeniem tłumiącym hałas podczas lotu – nie jest rezultatem jednorazowego aktu ewolucyjnego. To produkt długotrwałego procesu różnicowania. Poszczególne struktury anatomiczne, mechanizmy fizjologiczne i strategie behawioralne pojawiały się w różnych okresach, podlegały odmiennym naciskom selekcyjnym, a z czasem tworzyły coraz bardziej zintegrowane układy funkcjonalne. Rekonstrukcja tego procesu wymaga syntezy wiedzy z zakresu paleontologii

kręgowców, anatomii porównawczej, filogenetyki molekularnej, ekologii ewolucyjnej, genetyki populacyjnej oraz neurobiologii sensorycznej.

Współdziałanie tych dyscyplin pozwala wyjaśnić nie tylko pochodzenie charakterystycznej sylwetki sów, ale i biologiczne mechanizmy, dzięki którym zajmują one nisze ekologiczne oparte na nocnej aktywności i wyspecjalizowanych strategiach zdobywania pożywienia.

Ewolucja nie polega na konsekwentnym dążeniu do uprzednio określonego ideału. Dobór naturalny, sformułowany przez Charlesa Darwina i Alfreda Russela Wallace'a, oddziałuje na dziedziczne zróżnicowanie cech w konkretnych warunkach środowiskowych, promując warianty zwiększające względny sukces reprodukcyjny swoich nosicieli. Współczesna biologia ewolucyjna uzupełnia ten model o mechanizmy dryfu genetycznego, mutacji, rekombinacji, przepływu genów, ograniczeń rozwojowych oraz historycznej przypadkowości. Każda cecha organizmu jest zatem wynikiem procesów zachodzących w określonym kontekście filogenetycznym, a jej obecna użyteczność nie musi odpowiadać pierwotnym przyczynom powstania. W przypadku sów oznacza to, że nie każdą właściwości ich budowy można interpretować jako cechę stworzoną wyłącznie do nocnych łowów. Niektóre rozwiązania anatomiczne odziedziczono po wcześniejszych liniach ptaków, inne zostały wtórnie przekształcone, a jeszcze inne są kompromisem między wymaganiami łowieckimi, kosztami energetycznymi, warunkami rozrodu i możliwościami rozwoju osobniczego. Biologiczna doskonałość nocnego drapieżnika jest więc w istocie historycznie ukształtowaną skutecznością określonych przystosowań, a nie stanem pozbawionym ograniczeń.

Kluczowe znaczenie ma tutaj rozróżnienie między homologią a analogią ewolucyjną. Struktury homologiczne to takie, których podobieństwo wynika ze wspólnego pochodzenia, nawet jeśli dziś pełnią inne funkcje. Podobieństwa analogiczne mogą natomiast powstawać niezależnie w różnych liniach ewolucyjnych, gdy zbliżone naciski środowiskowe sprzyjają podobnym rozwiązaniom. Dziób, kończyny tylne czy pióra sów mają historię znacznie starszą niż sam rząd Strigiformes, będąc przekształceniami struktur odziedziczonych po przodkach. Z kolei pewne podobieństwa sów do innych drapieżników w zakresie chwytania ofiar nie świadczą automatycznie o bliskim pokrewieństwie. Ta zasada anatomii porównawczej pozwala uniknąć błędu, który długo utrudniał rekonstrukcję drzewa rodowego ptaków: organizmy pełniące podobne role ekologiczne nie muszą być blisko spokrewnione, gdyż ewolucja potrafi wielokrotnie kształtować zbliżone rozwiązania w niezależnych liniach genealogicznych.

Systematyka sów a złożoność ich filogenezy

Współczesne sowy należą do gromady ptaków (Aves), w obrębie której tworzą odrębny rząd Strigiformes. Wszystkie żyjące gatunki tego rzędu zalicza się zasadniczo do dwóch rodzin: płomykówkowatych (Tytonidae) oraz puszczykowatych (Strigidae). Pierwsza obejmuje między innymi płomykówki, których najbardziej charakterystyczną cechą morfologiczną jest sercowata szlara, druga zaś znacznie bardziej zróżnicowany zespół gatunków – od niewielkich pójdźek i sóweczek po duże puchacze. Taki podział nie jest jednak wyłącznie wygodnym uporządkowaniem różnic w wyglądzie.

Wyraża on głębokie rozgałęzienie ewolucyjne, potwierdzane badaniami morfologicznymi i molekularnymi; wskazuje ono, że współczesna różnorodność sów rozwijała się w obrębie dwóch odrębnych linii rodzinnych. Należy przy tym odróżnić współczesną grupę koronną, obejmującą ostatniego wspólnego przodka wszystkich żyjących sów i jego potomków, od szerszej grupy pniowej, do której należą wymarłe formy bliższe dzisiejszym sowom niż innym współczesnym ptakom, lecz niekoniecznie posiadające komplet charakterystycznych cech dzisiejszego rzędu. Ustalenie pozycji sów w szerszym drzewie genealogicznym ptaków okazało się problemem znacznie bardziej skomplikowanym, niż sugerowałyby klasyczne podobieństwa anatomiczne. Zarówno sowy, jak i dzienne ptaki drapieżne posiadają zakrzywione dzioby, silne palce i ostre szpony, jednak cechy te wynikają częściowo z wymagań drapieżnego trybu życia.

Filogenomika, wykorzystująca dane z dużej liczby regionów genomu, umożliwiła dokładniejsze porównania ewolucyjne. Badanie opublikowane w 2024 roku w czasopiśmie Nature pod tytułem „Complexity of avian evolution revealed by family-level genomes” wykazało jednak, że pozycja sów i dziennych ptaków drapieżnych wewnątrz wielkiego kladu ptaków lądowych Telluraves pozostaje trudna do jednoznacznego ustalenia. W analizach opartych na różnych metodach rekonstrukcji filogenetycznej uzyskiwano odmienne relacje między rzędami Strigiformes i Accipitriformes a pozostałymi przedstawicielami kladu Afroaves. Autorzy badania zwrócili uwagę, że część rozbieżności może wynikać z niepełnego sortowania linii rodowych, a niektóre wzorce sugerują możliwość bardziej złożonych zdarzeń we wczesnej historii ewolucyjnej ptaków. Niepełne sortowanie linii rodowych (ang. incomplete lineage sorting) to sytuacja, w której historie genealogiczne poszczególnych genów nie pokrywają się w pełni z historią rozdzielania się gatunków.

Zjawisko to nabiera szczególnego znaczenia podczas gwałtownych radiacji ewolucyjnych, kiedy wiele linii rodowych powstaje w stosunkowo krótkich odstępach czasu. W takim przypadku część wariantów genetycznych może być starsza niż same rozdzielenia gatunków, a poszczególne

fragmenty genomu mogą wskazywać odmienne wzorce pokrewieństwa. Dodatkowe trudności sprawiają możliwa dawna hybrydyzacja, nierównomierne tempo ewolucji molekularnej oraz różnice w metodach statystycznych stosowanych do rekonstrukcji drzew. W konsekwencji współczesna filogenetyka nie sprowadza się do prostego porównywania liczby podobnych sekwencji DNA. Wymaga budowania modeli probabilistycznych, oceny alternatywnych topologii filogenetycznych i uwzględniania niepewności związanej z historią rozdzielania się linii ewolucyjnych. Sowy stanowią pod tym względem interesujący przykład organizmów, których łatwa rozpoznawalność zoologiczna kontrastuje ze złożonością rekonstruowania najstarszych relacji genealogicznych. Dodatkowym problemem pozostaje ustalenie czasu powstania poszczególnych linii ptaków.

Zegary molekularne wykorzystują zależność między akumulacją zmian genetycznych a upływem czasu, lecz ich działanie wymaga odpowiednich modeli tempa ewolucji oraz kalibracji opartych m.in. na wiarygodnie datowanych skamieniałościach. Tempo zmian nie jest identyczne we wszystkich genach, populacjach i okresach historycznych, dlatego daty rozdzielenia linii rodowych mają zazwyczaj charakter oszacowań obciążonych określonym przedziałem niepewności.

Paleogeniczne początki sów i ograniczenia zapisu kopalnego

Analizy molekularne wskazują na bardzo dawną historię sów, sięgającą paleogenu. Rekonstrukcje głębokich relacji filogenetycznych wiążą wczesną radiację współczesnych ptaków lądowych z przemianami zachodzącymi w pobliżu granicy kredy i paleogenu. Nie należy jednak utożsamiać oszacowanej daty rozdzielenia linii genetycznej z pojawieniem się pierwszego zwierzęcia posiadającego wszystkie współczesne cechy sowy; ta kwestia leży już w kompetencji paleontologii oraz ewolucyjnej anatomii porównawczej. Najstarsze etapy ewolucji sów należy zatem rozpatrywać na tle wielkich przemian biosfery związanych z wymieraniem kredowo-paleogeńskim sprzed około 66 milionów lat. Zagłada nieptasich dinozaurów i głęboka reorganizacja ekosystemów stworzyły warunki do późniejszego różnicowania wielu linii współczesnych ptaków i ssaków, choć transformacja ta nie oznaczała natychmiastowego pojawienia się wszystkich dzisiejszych grup organizmów. Procesy ewolucyjnej radiacji, rozprzestrzeniania się populacji i zajmowania nowych nisz następowały w różnych regionach świata i w odmiennym tempie.

W przypadku przodków sów kluczowe mogły być zmiany w strukturze zespołów kręgowców lądowych oraz rosnąca różnorodność drobnych ssaków, gadów i bezkręgowców stanowiących potencjalną bazę pokarmową. Hipoteza, według której rozwój nocnego drapieżnictwa u sów wiązał

się z radiacją niewielkich ssaków, jest biologicznie uzasadniona, lecz wymaga chronologicznej ostrożności. Najstarsze sowy pojawiły się bowiem znacznie wcześniej niż wielkie radiacje niektórych grup gryzoni (w tym myszowatych), które obecnie stanowią podstawę ich diety. Nie można zatem rekonstruować pierwotnego środowiska ekologicznego tych ptaków przez mechaniczne przenoszenie na paleogen współczesnej struktury zespołów drobnych ssaków.

Jednym z najważniejszych paleontologicznych świadectw wczesnej historii rzędu Strigiformes pozostaje Ogygoptynx wetmorei, opisany w 1976 roku przez Patricię Vickers-Rich i Davida J. Bohaskę na podstawie materiału ze środkowego paleocenu południowo-zachodniego Kolorado. Opis zawarty w opracowaniu Smithsonian Institution dotyczy pojedynczej kości śródstopno-stępowej (tarsometatarsus) – struktury powstałej przez zrośnięcie elementów stępu i kości śródstopia, kluczowej dla mechaniki kończyny tylnej. To właśnie jej cechy morfologiczne pozwoliły autorom zaliczyć okaz do wczesnych przedstawicieli sów, choć nie umożliwiły jednoznacznego przyporządkowania go do którejkolwiek ze współczesnych rodzin.

Przypadek ten obrazuje zarówno poznawczą wartość, jak i ograniczenia paleontologii. Pojedyncza kość informuje o obecności określonej linii ewolucyjnej i części właściwości aparatu lokomotorycznego, lecz nie pozwala wiarygodnie odtworzyć wszystkich cech organizmu: koloru upierzenia, struktury zmysłów, dokładnych preferencji pokarmowych czy dobowego rytmu aktywności. Z punktu widzenia epistemologii nauk historycznych odkrycie Ogygoptynx wetmorei ilustruje istotną asymetrię pomiędzy zakresem zachowanych świadectw a złożonością rekonstruowanej rzeczywistości. Paleontolog nie obserwuje życia organizmu bezpośrednio, lecz bada materialne pozostałości, których obecność zależy od procesów fosylizacji, warunków sedymentacyjnych, późniejszej historii geologicznej i przypadku. Procesy te określa się mianem uwarunkowań tafonomicznych.

Ponieważ tylko niewielka część organizmów pozostawia szczątki zdolne przetrwać miliony lat, zapis kopalny jest selektywny i nieciągły. Ptaki, ze względu na liczne kości cienkościenne i pneumatyzowane, są szczególnie trudnymi obiektami badań – ich szczątki łatwo ulegają rozdrobnieniu. Dodatkowo organizmy zamieszkujące lasy, a zwłaszcza korzystające z dziupli i niedostępnych stanowisk lęgowych, mogą pozostawiać inny zapis kopalny niż gatunki związane z otwartymi zbiornikami wodnymi czy terenami intensywnej sedymentacji.

Wczesne sowy jako drapieżniki o zróżnicowanej specjalizacji

Należy zatem odróżnić najstarszą znaną skamieniałość od rzeczywistego momentu powstania danej linii ewolucyjnej. Odkrycie starszego okazu może przesunąć znany zakres jej występowania, nie zmieniając jednak zasadniczo mechanizmu ewolucji, który doprowadził do powstania grupy. Znacznie bogatszych informacji dostarczają znaleziska z wczesnego eocenu — okresu wysokich temperatur globalnych, rozległych ekosystemów leśnych oraz intensywnego różnicowania wielu grup ssaków i ptaków. Szczególne znaczenie ma opisany w 2020 roku w Journal of Vertebrate Paleontology gatunek Primoptynx poliotauros, którego szczątki odkryto w osadach formacji Willwood w stanie Wyoming.

Okaz datowany na około 55 milionów lat wyróżnia się stosunkowo dobrym zachowaniem elementów szkieletu pozaczaszkowego, w tym kończyn. Analiza jego aparatu chwytnego ujawniła cechę wyjątkowo interesującą z perspektywy ekologii ewolucyjnej: pazury pierwszego i drugiego palca były wyraźnie silniej rozwinięte niż pozostałe, co przypomina rozwiązania znane u niektórych dziennych ptaków drapieżnych. U współczesnych sów proporcje aparatu chwytnego są odmienne, a kończyny funkcjonują w ramach wyspecjalizowanego systemu unieruchamiania zdobyczy. Odkrycie Primoptynx wskazuje zatem, że wczesne sowy zajmowały bardziej zróżnicowane nisze ekologiczne, niż sugerowałoby proste odtworzenie przeszłości na podstawie współczesnych przedstawicieli rzędu. Wartość tego znaleziska nie ogranicza się jednak tylko do wykazania obecności dużej sowy w eoceńskich ekosystemach Ameryki Północnej.

Jego znaczenie polega również na możliwości sformułowania hipotezy dotyczącej odmiennej techniki zdobywania i uśmiercania ofiar. Wyraźnie rozwinięte pazury wybranych palców sugerują mechanikę chwytu zbliżoną do sposobów wykorzystywanych przez część ptaków szponiastych, u których kończyny tylne pełnią zasadniczą funkcję w przechwytywaniu i zabijaniu zdobyczy. Nie oznacza to jednak, że Primoptynx był dziennym drapieżnikiem w ścisłym znaczeniu ani że polował identycznie jak współczesny jastrząb. Rekonstrukcja zachowania opiera się na zależności między morfologią a funkcją, podczas gdy dokładne strategie łowieckie wymarłego gatunku pozostają przedmiotem wnioskowania o ograniczonej pewności. Biologicznie najważniejszy pozostaje wniosek, że cechy uznawane dziś za typowe dla sów nie tworzyły od początku niezmiennego kompleksu. Istniały formy reprezentujące odmienne kombinacje przystosowań, a część z nich nie posiada współczesnych odpowiedników ekologicznych.

Jeszcze bardziej doniosłe poznawczo okazały się badania Geralda Mayra i Andrew C. Kitchenera dotyczące Ypresiglaux michaeldanielsi — gatunku opisanego na podstawie szczątków ze

wczesnoeoceńskiej formacji London Clay w angielskim hrabstwie Essex. Okaz datowany na około 54,6–55 milionów lat stanowi jedno z najlepiej poznanych świadectw wczesnego etapu ewolucji sów. Wyniki badań, opublikowane w czasopiśmie Ibis w 2023 roku, wskazują, że niektóre elementy szkieletu tego ptaka wykazywały cechy charakterystyczne dla sów, podczas gdy inne zachowywały rozwiązania bardziej pierwotne.

Szczególnie istotne okazały się właściwości czaszki i kręgów szyjnych. Morfologia części kości łzowej sugerowała, że oczy nie były tak silnie powiększone i skierowane ku przodowi jak u wielu współczesnych sów, natomiast budowa pierwszych kręgów szyjnych wskazywała na odmienne możliwości rotacji głowy. Autorzy wysunęli hipotezę, że organizm ten mógł prowadzić dzienny tryb życia, a wyspecjalizowane przystosowania sensoryczne do aktywności zmierzchowej i nocnej pojawiły się dopiero w późniejszych etapach historii ewolucyjnej rzędu. Hipoteza ta ma zasadnicze znaczenie, ponieważ podważa najbardziej rozpowszechnioną intuicję dotyczącą biologicznego pochodzenia sów. Współczesny obserwator mógłby bowiem zakładać, że przodek wszystkich sów był niewielkim nocnym drapieżnikiem, który stopniowo rozwijał coraz doskonalszy wzrok, słuch i aparat lotny. Zapis kopalny dopuszcza jednak bardziej złożony scenariusz.

Wczesne formy posiadały już cechy związane z drapieżnictwem, ale niekoniecznie wykazywały wszystkie przystosowania sensoryczne charakterystyczne dla współczesnych przedstawicieli rzędu. Oznacza to, że drapieżny sposób zdobywania pożywienia mógł poprzedzać ewolucję pełnego zestawu adaptacji do nocnej aktywności. Przejście ku nocnemu polowaniu nie byłoby w takim ujęciu warunkiem powstania sów jako grupy, lecz jednym z późniejszych kierunków ich specjalizacji ekologicznej. Należy jednocześnie wyraźnie podkreślić, że dzienna aktywność Ypresiglaux pozostaje hipotezą wyprowadzoną z danych osteologicznych, a nie bezpośrednio potwierdzonym zachowaniem wymarłego zwierzęcia.

Ewolucja mozaikowa i mechanizmy przejścia ku nocnemu trybowi życia

Powyższe odkrycia można interpretować w świetle koncepcji ewolucji mozaikowej, według której poszczególne układy funkcjonalne organizmu zmieniają się w różnym tempie i niekoniecznie od początku tworzą wspólny kompleks adaptacyjny. Dobór naturalny może sprzyjać określonym właściwościom kończyn, podczas gdy aparat wzrokowy, budowa czaszki czy struktura narządów słuchu pozostają bliższe stanom odziedziczonym po przodkach.

W rezultacie powstają organizmy o kombinacjach cech, które z perspektywy współczesnej klasyfikacji wydają się nietypowe. Zjawisko to, dobrze rozpoznane w paleontologii kręgowców, stanowi ważny argument przeciwko postrzeganiu ewolucji jako liniowego przejścia od postaci rzekomo niedoskonałych do coraz bardziej zaawansowanych. Ypresiglaux nie był nieudaną wersją współczesnej sowy, lecz samodzielnym organizmem z własnymi przystosowaniami do ówczesnych warunków środowiskowych. Jego znaczenie naukowe polega na ujawnianiu kolejności przemian struktur, a nie na możliwości uporządkowania wymarłych i żyjących ptaków według arbitralnej skali biologicznej doskonałości.

Ewolucję mozaikową należy odróżnić od koncepcji egzaptacji, rozwijanej m.in. przez Stephena Jaya Goulda i Elisabeth Vrbę. Egzaptacja dotyczy cech, które powstały lub utrwaliły się w jednym kontekście ewolucyjnym, a następnie zostały wykorzystane do realizacji innej funkcji. W przypadku sów można rozważać, czy wcześniejsze przystosowania związane z chwytaniem zdobyczy, lotem manewrowym czy orientacją przestrzenną stworzyły podstawę do późniejszego wykształcenia specjalizacji nocnej.

Nie każda jednak zmiana funkcji jest udokumentowaną egzaptacją. Aby posłużyć się tym pojęciem w sposób naukowo uprawniony, konieczne jest wykazanie historycznego następstwa odmiennych funkcji lub przedstawienie silnych przesłanek filogenetycznych. Historia sów staje się tu przykładem ogólnej zasady biologii ewolucyjnej: struktury organizmu nie powstają każdorazowo od podstaw w odpowiedzi na nowe wymagania, lecz mogą zostać przekształcone i wykorzystane w zmieniających się konfiguracjach ekologicznych.

Z tej perspektywy zasadniczym problemem jest ustalenie, jakie procesy środowiskowe sprzyjały przechodzeniu części dawnych sów ku specjalizacji nocnej. Jedna z hipotez wskazuje na możliwość wykorzystania zasobów pokarmowych dostępnych w czasie ograniczonej aktywności konkurencyjnych drapieżników; wraz z różnicowaniem fauny drobnych ssaków i owadów aktywnych po zmierzchu mogły pojawić się nowe szanse zdobywania pokarmu. Druga hipoteza podkreśla znaczenie konkurencji ekologicznej, sugerując, że rozwój aktywności nocnej zmniejszał bezpośrednie nakładanie się nisz z drapieżnikami dziennymi. Trzecie ujęcie akcentuje ograniczanie ryzyka padnięcia ofiarą drapieżników, co mogło wpływać na dobową organizację aktywności.

Hipotezy te nie muszą się wykluczać, gdyż historia ewolucyjna mogła obejmować działanie wielu czynników o zmiennym znaczeniu w czasie i przestrzeni. Obecnie brakuje podstaw, by uznać jeden mechanizm za uniwersalne wyjaśnienie narodzin nocnego trybu życia całego rzędu Strigiformes. Mayr i Kitchener wyraźnie wskazują, że niezbędne są dalsze dane pozwalające ustalić chronologię pojawiania się poszczególnych adaptacji. W tym miejscu pomocna staje się koncepcja niszy

ekologicznej jako wielowymiarowej przestrzeni warunków i zasobów umożliwiających przetrwanie oraz reprodukcję populacji.

Nocna aktywność nie jest cechą izolowaną; wpływa na rodzaj zdobyczy, ryzyko spotkania konkurentów, koszty termoregulacji, komunikację, znaczenie zmysłów oraz rytm układu hormonalnego. Przejście ku nocnemu łowiectwu mogło zatem inicjować lub wzmacniać selekcję wielu współzależnych układów funkcjonalnych. Nie oznacza to jednak jednokierunkowości procesów. W niektórych środowiskach kluczowa mogła być sprawność słuchu, w innych wzrok, a jeszcze w innych sukces łowiecki zależał od zdolności wykorzystywania struktur przestrzennych i zachowań ofiar. Poszczególne linie sów mogły więc rozwijać odmienne konfiguracje przystosowań, których wspólnym mianownikiem było drapieżnictwo, lecz niekoniecznie identyczny rytm aktywności. Złożoność tego procesu uwidacznia współczesna różnorodność gatunków.

Choć w kulturze popularnej utożsamia się je niemal powszechnie z nocą, nie wszystkie sowy są ściśle nocne. Sóweczki, sowy jarzębate czy śnieżne mogą przejawiać znaczną aktywność dzienną, dostosowaną do geografii, sezonowego oświetlenia i charakterystyki zdobyczy. Szczególnie interesujące są populacje z wysokich szerokości geograficznych, gdzie długość dnia i nocy zmienia się skrajnie w ciągu roku. Organizmy te nie mogą opierać strategii życiowej na niezmiennym cyklu światła i ciemności typowym dla niższych szerokości; ich aktywność musi być elastyczna wobec warunków sezonowych, rytmów ofiar i wymagań rozrodczych. Dzienna aktywność wybranych gatunków może więc reprezentować wtórną zmianę strategii dobowej, a niekoniecznie dowodzić zachowania wzorca najstarszych przodków. Różnicowanie strategii dobowych można powiązać z teorią kompromisów ewolucyjnych, określanych terminem trade-offs.

Funkcjonalna integracja i koszty adaptacji

Organizm dysponuje ograniczonym budżetem energetycznym i rozwojowym, przez co zwiększenie sprawności jednej struktury często odbywa się kosztem innych funkcji. Powiększenie narządu wzroku wiąże się z konkretnymi wymaganiami przestrzennymi i metabolicznymi; rozwój wyspecjalizowanego aparatu słuchowego wymusza odpowiednią organizację czaszki oraz neuronalne przetwarzanie sygnałów, natomiast określone właściwości upierzenia wpływają jednocześnie na akustykę i aerodynamikę lotu. Dobór naturalny nie oddziałuje zatem na pojedyncze cechy w izolacji, lecz na ich funkcjonalną integrację.

Różnorodność sów jako wynik kompromisów ekologicznych

Rozwiązanie korzystne w określonych warunkach może stracić na efektywności wraz ze zmianą środowiska, bazy pokarmowej czy struktury konkurencji. Właśnie dlatego współczesna różnorodność sów powinna być rozumiana jako rezultat odmiennych kompromisów ekologicznych, a nie jako szereg wariantów różniących się stopniem zbliżenia do jednego, idealnego modelu nocnego drapieżnika. Skalę tych kompromisów w perspektywie globalnej obrazuje liczba obecnie znanych gatunków. Według ujednoliconej listy taksonomicznej AviList (wersja 2025b), rząd Strigiformes obejmuje 245 gatunków podzielonych na 25 rodzajów i dwie rodziny: płomykówek (17 gatunków) oraz puszczyków (228 gatunków). Przytaczanie tych danych wymaga jednak wskazania konkretnego systemu klasyfikacyjnego, gdyż autorytatywne wykazy nie zawsze identycznie traktują granice między gatunkami a podgatunkami. Przykładowo lista eBird/Clements w wersji 2025 rozpoznaje 248 gatunków sów, z czego 20 należy do Tytonidae, a 228 do Strigidae. Ta rozbieżność nie wynika z błędu rachunkowego, lecz odzwierciedla odmienne decyzje systematyczne dotyczące statusu części populacji.

Współczesna systematyka rozwija się wraz z dostępnością nowych danych genetycznych, morfologicznych i biogeograficznych, a liczba wyróżnianych gatunków zależy w dużej mierze od przyjętych kryteriów ich delimitacji. Problem ten prowadzi do klasycznego sporu o definicję gatunku. Koncepcja biologiczna, rozwijana m.in. przez Ernsta Mayra, wiąże odrębność gatunkową z izolacją reprodukcyjną i zdolnością populacji do krzyżowania się w warunkach naturalnych. Podejście filogenetyczne kładzie natomiast nacisk na rozpoznawalność odrębnych linii genealogicznych, których historię można rekonstruować za pomocą cech dziedzicznych. Koncepcje ekologiczne skupiają się na zajmowaniu odmiennych nisz, zaś współczesne ujęcia integracyjne traktują gatunki jako niezależnie rozwijające się linie populacyjne, których odrębność potwierdza się różnorodnymi dowodami. Każda z tych koncepcji ma swoje możliwości wyjaśniające i ograniczenia.

Izolacja reprodukcyjna jest szczególnie trudna do bezpośredniego zbadania w przypadku populacji zamieszkujących odległe kontynenty, z kolei różnice genetyczne nie zawsze pozwalają jednoznacznie rozstrzygnąć, czy dane grupy powinny otrzymać odrębne nazwy gatunkowe. Sowy – ze względu na liczne populacje występujące na wyspach, w izolowanych kompleksach leśnych i na rozległych obszarach kontynentalnych – stanowią doskonały materiał do analizy tych problemów.

Mozaikowa historia płomykówek jako dowód na złożoność specjacji

Szczególnie pouczający przykład dostarcza historia systematyki płomykówki. Przez znaczną część współczesnej ornitologii szeroko rozpowszechnione populacje tych ptaków ujmowano w obrębie rozbudowanego kompleksu Tyto alba, obejmującego liczne podgatunki. Badania molekularne wykazały jednak istotne zróżnicowanie genealogiczne między populacjami z różnych części świata. W opracowaniu opublikowanym w 2018 roku w „Molecular Phylogenetics and Evolution" Vera Uva, Martin Päckert, Alice Cibois, Luca Fumagalli i Alexandre Roulin przeanalizowali relacje filogenetyczne płomykówek, wykorzystując markery mitochondrialne i jądrowe oraz materiał z badań terenowych i kolekcji muzealnych. Autorzy potwierdzili zasadność wyodrębnienia trzech głównych jednostek ewolucyjnych dawnego kompleksu: zachodniej płomykówki Tyto alba, amerykańskiej Tyto furcata oraz wschodniej Tyto javanica. Wyniki te dowodzą, że pozornie jednorodna morfologicznie grupa ptaków może obejmować linie o odrębnej historii rozprzestrzeniania się, izolacji i różnicowania genetycznego. Znaczenie tego rozpoznania wykracza poza samą klasyfikację zoologiczną.

Współczesne populacje płomykówek zamieszkują bardzo odmienne środowiska: od krajobrazów rolniczych Europy, przez afrykańskie obszary otwarte i regiony Azji Południowej, aż po Australię i liczne terytoria wyspiarskie. Rozległe rozmieszczenie geograficzne nie musi jednak oznaczać ciągłej wymiany genetycznej. Bariery oceaniczne, zróżnicowanie klimatyczne, zmiany poziomu mórz i regionalna specyfika siedlisk mogą prowadzić do trwałego ograniczenia przepływu genów. Proces ten stanowi podstawę specjacji allopatrycznej, w której populacje rozdzielone przestrzennie stopniowo gromadzą różnice genetyczne, fenotypowe i ekologiczne. Zdarzenia kolonizacyjne mogą ponadto wywoływać efekty założyciela – gdy nowa populacja powstaje z niewielkiej liczby osobników reprezentujących jedynie ułamek zmienności genetycznej grupy źródłowej. Następujący później dryf, dobór i adaptacja lokalna dodatkowo pogłębiają te różnice, prowadząc niekiedy do powstawania odrębnych gatunków. Z badań nad filogenezą płomykówek wynika również potrzeba ostrożnego rozróżniania wieku całej linii rodowej od znacznie młodszego wieku jej współczesnych rozgałęzień. Badanie Uvy i współautorów wskazuje na oligoceńskie pochodzenie ostatniego wspólnego przodka rodzajów Tyto i Phodilus, którego czas oszacowano na około 28 milionów lat temu.

Jednocześnie analiza różnicowania kompleksu płomykówki sugeruje istotne wydarzenia dywersyfikacyjne w późnym miocenie i plejstocenie. Badacze zidentyfikowali sześć dużych plejstoceńskich radiacji przedstawicieli rodzaju Tyto, które ukształtowały ich szerokie współczesne

zasięgi. Oznacza to, że historia grupy obejmuje procesy zachodzące w odmiennych skalach czasowych: od wczesnego różnicowania linii rodzinnych po stosunkowo niedawne kolonizacje i regionalną specjację. Szczególnego znaczenia nabiera tutaj plejstocen z jego cyklami glacjalnymi i interglacjalnymi, które niosły za sobą znaczne przekształcenia siedlisk, poziomu mórz i szlaków migracyjnych. W okresach ochłodzeń populacje związane z określonymi warunkami klimatycznymi mogły kurczyć swoje zasięgi i przetrwać w refugiach, by podczas ociepleń ponownie się ekspandować. Procesy te sprzyjały zarówno izolacji, jak i wtórnemu kontaktowi populacji.

W przypadku sów skutki zmian klimatycznych zależały dodatkowo od dostępności pokarmu, miejsc lęgowych oraz możliwości pokonywania barier przestrzennych. Nie należy jednak interpretować ich historii wyłącznie w kategoriach biernego przemieszczania się za odpowiednimi warunkami termicznymi.

Wielowymiarowość radiacji adaptacyjnej i molekularne podstawy specjalizacji

Zmiany w rozmieszczeniu zwierząt są rezultatem splotu wielu procesów: konkurencji, drapieżnictwa, dostępności zasobów, dynamiki populacyjnej oraz przypadkowości zdarzeń demograficznych. Wyspiarskie populacje sów otwierają tu interesujący obszar badawczy dotyczący ewolucji rozmiarów ciała. W różnych grupach zwierząt zasiedlających wyspy obserwuje się niekiedy zjawiska gigantyzmu lub karłowatości wyspiarskiej, których kierunek zależy od skali organizmu, charakterystyki dostępnych zasobów, konkurencji i presji drapieżniczej. W zapisie paleontologicznym płomykówek znane są wymarłe formy o znacznych rozmiarach, występujące między innymi na obszarze Karaibów. Badania systematyczne szczątków z Indii Zachodnich wykazały obecność dużych przedstawicieli rodzaju Tyto, takich jak Tyto ostologa i Tyto pollens, których budowa świadczy o ewolucyjnym zróżnicowaniu tej grupy w środowiskach wyspiarskich. Sam fakt osiągania znacznych rozmiarów nie pozwala jednak automatycznie wskazać jednego mechanizmu sprawczego.

Wymaga to porównania z historią lokalnych zespołów faunistycznych, dostępnością potencjalnych ofiar oraz ograniczeniami wynikającymi z powierzchni i izolacji wysp. Współczesna ekologia ewolucyjna interpretuje podobne przypadki w ramach szerszej problematyki radiacji adaptacyjnej, rozumianej jako proces różnicowania linii organizmów w związku z zajmowaniem odmiennych nisz ekologicznych. Radiacja adaptacyjna nie musi zawsze prowadzić do spektakularnych przemian budowy ciała, takich jak powstawanie skrajnie wyspecjalizowanych aparatów pokarmowych czy znacznych różnic rozmiarów. Może również obejmować zróżnicowanie zachowania, fenologii

rozrodu, preferencji siedliskowych i struktury diety. W obrębie sów różnice między gatunkami zasiedlającymi lasy, stepy, tundrę, pustynie czy krajobrazy rolnicze pokazują, że ewolucyjne różnicowanie nie polegało wyłącznie na powiększaniu lub zmniejszaniu istniejących struktur anatomicznych. Obejmowało ono również przemiany sposobów korzystania z przestrzeni, organizacji aktywności dobowej, strategii zdobywania pokarmu oraz reagowania na sezonową zmienność zasobów. Z tego względu szczególnie istotna staje się relacja pomiędzy ewolucją morfologiczną a ewolucją zachowania. Podobieństwo anatomiczne nie musi oznaczać identyczności strategii ekologicznej, podobnie jak odmienne rozwiązania morfologiczne mogą umożliwiać wykorzystywanie porównywalnych zasobów.

Drapieżnictwo wśród sów obejmuje zarówno polowanie z zasiadki, podczas którego ptak obserwuje otoczenie z wybranego stanowiska, jak i aktywne patrolowanie przestrzeni w poszukiwaniu ofiar. Niektóre gatunki wykorzystują środowiska otwarte, inne są związane z lasami i skomplikowaną strukturą koron drzew, a jeszcze inne zdobywają znaczną część pokarmu wśród bezkręgowców. Różnice te wpływają na selekcyjne znaczenie długości skrzydeł, powierzchni lotnej, stosunku masy ciała do obciążenia skrzydeł, sposobu manewrowania oraz lokalizacji zdobyczy. Właściwości korzystne podczas długotrwałego lotu patrolowego nad łąką nie muszą być równie użyteczne w trakcie wykonywania szybkich manewrów między pniami i gałęziami.

Ewolucja zachowania i budowy ciała pozostaje więc procesem wzajemnego dostosowywania się cech organizmu do sposobów wykorzystania środowiska. Molekularne podstawy tego procesu można coraz dokładniej badać dzięki rozwojowi genomiki porównawczej. Szczególne znaczenie ma publikacja Pameli Espíndoli-Hernández i współautorów z 2020 roku, zatytułowana „Genomic Evidence for Sensorial Adaptations to a Nocturnal Predatory Lifestyle in Owls”, opublikowana w czasopiśmie Genome Biology and Evolution. Autorzy przeanalizowali sekwencje kodujące białka w genomach dwudziestu gatunków ptaków, w tym jedenastu przedstawicieli sów, poszukując sygnałów wskazujących na działanie doboru pozytywnego podczas wczesnej historii ewolucyjnej rzędu. Wykazali wzbogacenie określonych kategorii funkcjonalnych wśród genów wykazujących przyspieszone tempo zmian, szczególnie w odniesieniu do percepcji wzrokowej, fototransdukcji oraz procesów związanych z organizacją chromatyny. Zidentyfikowano również sygnały dotyczące genów powiązanych z percepcją akustyczną, rytmami dobowymi i strukturą piór. Badanie dostarcza zatem przesłanek wskazujących, że ewolucja nocnej specjalizacji sów miała wielogenowy i wieloukładowy charakter.

Interpretacja tych wyników wymaga jednak zrozumienia metod wykrywania śladów doboru naturalnego w sekwencjach DNA. W badaniach molekularnych często porównuje się tempo substytucji niesynonimicznych, prowadzących do zmiany aminokwasów w białkach, z tempem

substytucji synonimicznych, które nie zmieniają kodowanej sekwencji aminokwasowej. Stosunek tych wartości, oznaczany zwykle symbolem ω, może dostarczać informacji o charakterze presji selekcyjnej oddziałującej na określony gen. W uproszczeniu wartości wyraźnie niższe od jedności bywają interpretowane jako sygnał doboru oczyszczającego, ograniczającego utrwalanie zmian potencjalnie niekorzystnych, natomiast wartości przekraczające jedność mogą wskazywać na dobór pozytywny.

Rzeczywiste analizy są jednak znacznie bardziej złożone, ponieważ selekcja może oddziaływać jedynie na wybrane pozycje w sekwencji białka lub konkretne gałęzie drzewa genealogicznego. Dodatkowo przyspieszenie tempa zmian nie musi oznaczać doboru pozytywnego, gdyż może wynikać również z osłabienia wcześniejszych ograniczeń selekcyjnych.

Genomiczne podstawy ewolucji wzroku sów

Sama obserwacja statystycznego związku między kategorią funkcjonalną genu a tempem jego ewolucji nie stanowi jednak dowodu na to, że konkretna mutacja doprowadziła do powstania określonej cechy anatomicznej. Niemniej wyniki badań Espíndoli-Hernández i współautorów są szczególnie interesujące, gdyż pozwalają powiązać historię genetyczną sów z ewolucją narządu wzroku. Wśród genów wykazujących istotne sygnały ewolucyjne znaleziono m.in. CACNA2D4, PCDH15, PPEF2 oraz RP1, które uczestniczą w procesach rozwoju i funkcjonowania struktur sensorycznych.

Autorzy badania dostrzegli również wzbogacenie kategorii funkcjonalnych dotyczących fotoreceptorów i mechanizmów przetwarzania bodźców świetlnych. Kluczową rolę odgrywają tu pręciki siatkówki – komórki wyspecjalizowane w odbieraniu bardzo słabych sygnałów świetlnych. W przeciwieństwie do czopków, odpowiedzialnych głównie za widzenie barwne i pracę przy wyższym natężeniu światła, pręciki umożliwiają pozyskiwanie informacji wzrokowej w warunkach znacznego deficytu fotonów. Przewaga konkretnych typów fotoreceptorów, specyficzna organizacja siatkówki oraz właściwości struktur optycznych oka mogą zatem zwiększać zdolność widzenia w ciemności, choć poszczególne rozwiązania nie występują u wszystkich gatunków w identycznej konfiguracji. Analiza ewolucji wzroku wymaga jednak uwzględnienia również procesów zachodzących na poziomie subkomórkowym.

Fototransdukcja polega na przekształcaniu energii pochłoniętego światła w sygnał elektrochemiczny, który jest następnie przetwarzany przez sieci neuronów siatkówki i dalsze struktury układu nerwowego. Skuteczność widzenia przy słabym oświetleniu zależy więc nie tylko

od liczby fotoreceptorów, ale także od właściwości białek w kaskadzie sygnałowej, organizacji połączeń neuronalnych, poziomu szumu biologicznego oraz mechanizmów integracji informacji.

Badania genomiczne sów wskazują ponadto na możliwe znaczenie genów odpowiedzialnych za organizację chromatyny – struktury DNA i białek w jądrze komórkowym. Espíndola-Hernández i współautorzy rozważają hipotezę, że określone zmiany w organizacji chromatyny mogły przyczynić się do zwiększenia efektywności przekazywania światła w obrębie siatkówki. Koncepcja ta jest interesująca w świetle badań nad organizacją jąder pręcików u niektórych nocnych ssaków, jednak nie należy traktować jej jako ostatecznie potwierdzonego mechanizmu, działającego jednolicie u wszystkich sów. W tym przypadku dane genomiczne wyznaczają przede wszystkim kierunek przyszłych badań funkcjonalnych.

Integracja sensoryczna i akustyczna jako wynik kompromisów ewolucyjnych

Rozwój zdolności wzrokowych należy rozpatrywać łącznie z ewolucją aparatu słuchowego, gdyż efektywne polowanie w warunkach ograniczonego oświetlenia wymaga integracji informacji z różnych modalności sensorycznych. U wielu gatunków sów kluczową rolę odgrywa charakterystyczna szlara, której układ piór wpływa na kierunkowość odbioru dźwięków. Niektóre gatunki posiadają dodatkowo asymetrycznie rozmieszczone otwory słuchowe lub powiązane z nimi struktury zewnętrzne, co pozwala wykorzystywać różnice w sygnałach docierających do lewego i prawego narządu słuchu. Asymetria ta nie jest jednak jednakowo rozwinięta u wszystkich przedstawicieli rzędu; w procesach ewolucyjnych znaczenie mają zatem zarówno dziedziczone cechy ogólnej organizacji układu nerwowego, jak i specyficzne rozwiązania wypracowane w poszczególnych liniach gatunkowych.

Słuch sów nie jest systemem analogicznym do aktywnej echolokacji znanej z biologii nietoperzy. Ptak wykorzystuje sygnały akustyczne wytwarzane przez ofiarę lub środowisko, a nie wysyła własne impulsy, których odbicia służyłyby do tworzenia obrazu przestrzeni. Rozróżnienie to jest istotne, gdyż pozwala uniknąć utożsamiania różnych mechanizmów sensorycznych jedynie na podstawie podobnej funkcji orientacyjnej.

Ewolucyjna integracja słuchu i lotu otwiera problem ograniczania hałasu aerodynamicznego. U licznych gatunków sów występują modyfikacje struktury lotek, obejmujące między innymi charakterystyczne grzebykowate elementy na krawędzi natarcia skrzydła oraz właściwości powierzchni upierzenia wpływające na powstawanie i propagację dźwięków. Ich znaczenie

biologiczne można rozpatrywać w świetle dwóch niekoniecznie wykluczających się hipotez. Pierwsza zakłada, że cichy lot zwiększa skuteczność zbliżania się do ofiary bez jej alarmowania. Druga wskazuje, że redukcja hałasu generowanego przez drapieżnika ułatwia odbieranie subtelnych dźwięków pochodzących od zdobyczy.

W badaniu opublikowanym w Biological Journal of the Linnean Society analizowano właściwości grzebyków na lotkach 147 gatunków sów, morfologię szlary oraz cechy ekologiczne. Stwierdzono współzmienność niektórych właściwości grzebyków i względnej wielkości szlary, co wspiera hipotezę o funkcjonalnym związku między przystosowaniami do odbioru dźwięku a ograniczaniem hałasu lotu. Współzmienność nie rozstrzyga jednak jednoznacznie, która z tych funkcji była pierwotnym czynnikiem selekcyjnym. Badania te ujawniają ogólny problem ewolucji złożonych cech funkcjonalnych: jeśli określone rozwiązanie anatomiczne przynosi kilka korzyści jednocześnie, ustalenie historycznej przyczyny jego utrwalenia staje się trudne. Redukcja hałasu lotu może bowiem równocześnie ograniczać wykrywalność drapieżnika i poprawiać jakość informacji akustycznej odbieranej przez ptaka.

W takich sytuacjach ewolucja nie wymaga wyboru jednego celu, ponieważ dobór naturalny oddziałuje na łączny sukces reprodukcyjny organizmu. Co więcej, dana cecha może w różnych etapach historii filogenetycznej podlegać odmiennym naciskom selekcyjnym. Interpretując budowę upierzenia sów, należy więc unikać języka sugerującego, że ewolucja świadomie zaprojektowała rozwiązanie dla konkretnego zadania. Bardziej precyzyjne jest stwierdzenie, że w danych warunkach środowiskowych utrwalały się dziedziczne warianty morfologiczne zwiększające skuteczność organizmów w zdobywaniu zasobów i przekazywaniu genów. Ważnym elementem historii ewolucyjnej sów pozostaje również zjawisko odwróconego dymorfizmu płciowego, polegające na częstym występowaniu większych rozmiarów ciała u samic niż u samców. Zjawisko to nie jest charakterystyczne wyłącznie dla sów, gdyż występuje także u licznych innych ptaków drapieżnych, choć jego nasilenie różni się między gatunkami.

Wielowymiarowe przyczyny odwróconego dymorfizmu płciowego

Wyjaśnienie ewolucyjnego pochodzenia tej właściwości od dawna budzi spory, w których ścierają się teorie doboru płciowego, ekologia żywienia oraz koncepcje podziału obowiązków rodzicielskich. W jednym ujęciu większe samice mogą zyskiwać przewagę w obszarze reprodukcji, ochrony lęgu i utrzymywania rezerw energetycznych. Z kolei mniejsze samce mogłyby wykazywać większą sprawność przy zdobywaniu określonych kategorii ofiar i transportowaniu pokarmu do gniazda.

Hipotezy ekologiczne sugerują ponadto, że różnice rozmiarów ograniczają konkurencję pokarmową między partnerami, co pozwala im wykorzystywać odmienne zasoby.

Każde z tych wyjaśnień wymaga odrębnych testów empirycznych oraz analizy rzeczywistych zachowań konkretnych gatunków. W klasycznym opracowaniu Malte Anderssona i R. Åke Norberga z 1981 roku podkreślono znaczenie powiązań między dymorfizmem wielkościowym, mechaniką lotu a podziałem zadań rodzicielskich u ptaków drapieżnych. Autorzy rozważali możliwość, że różnice w rozmiarach samców i samic sprzyjają specjalizacji w zdobywaniu pożywienia i ochronie potomstwa, co zwiększa funkcjonalną efektywność pary. Z kolei Helmut C. Mueller w badaniu porównawczym z 1986 roku, opublikowanym w The Wilson Bulletin, analizował liczne hipotezy dotyczące odwróconego dymorfizmu płciowego u sów. Jego wyniki wskazywały na znaczenie dominacji samic oraz charakterystyki ofiar, choć sam autor zaznaczał ograniczenia dostępnego materiału empirycznego. Późniejsze analizy porównawcze dodatkowo komplikowały interpretację, sugerując, że relacje między specjalizacją pokarmową a wielkością płci mogą zależeć od historii ewolucyjnej poszczególnych grup. Zagadnienie to obrazuje, dlaczego samo stwierdzenie różnicy anatomicznej nie wystarcza do sformułowania wyjaśnienia ewolucyjnego. Aby wykazać, że większe rozmiary samic są wynikiem doboru faworyzującego określoną funkcję rozrodczą, należałoby ustalić nie tylko związek statystyczny, ale także historyczny kierunek zmian oraz mechanizm wpływający na sukces reprodukcyjny.

Dwie cechy mogą współwystępować dlatego, że jedna wpływa na drugą, obie podlegają działaniu wspólnego czynnika środowiskowego lub zostały odziedziczone po wspólnym przodku. W badaniach międzygatunkowych kluczowe staje się zatem uwzględnienie niepełnej niezależności obserwacji, wynikającej z pokrewieństwa filogenetycznego porównywanych organizmów. Współczesne metody porównawcze, wykorzystujące dane o drzewie rodowym, pozwalają kontrolować ten problem i odróżniać wzorce wynikające ze wspólnego pochodzenia od tych, które wskazują na działanie konkretnych nacisków ekologicznych.

Współczesne zmiany genetyczne jako dowód ciągłości procesów ewolucyjnych

Dymorfizm płciowy sów staje się w ten sposób modelem ilustrującym przejście od opisowej anatomii porównawczej do statystycznie kontrolowanej biologii ewolucyjnej. Równie istotnym zagadnieniem w ewolucji tych ptaków jest polimorfizm upierzenia, czyli występowanie w obrębie jednego gatunku różnych, częściowo dziedzicznych wariantów ubarwienia.

Cechy te mogą wpływać na kamuflaż, termoregulację, interakcje społeczne oraz podatność organizmu na określone czynniki środowiskowe. Nie oznacza to jednak, że każda różnica w barwie jest bezpośrednią adaptacją do konkretnej właściwości siedliska. Zmienność fenotypowa może wynikać z oddziaływania wielu genów, efektu plejotropii, selekcji zależnej od częstości występowania danego wariantu lub procesów niezwiązanych bezpośrednio z jego aktualną funkcją. Plejotropia – sytuacja, w której jeden gen wpływa na więcej niż jedną cechę organizmu – może generować złożone relacje między ubarwieniem, fizjologią a zachowaniem. W przypadku sów badania nad barwą upierzenia pozwalają zatem analizować procesy selekcyjne, których znaczenie wykracza poza sam wygląd ptaka.

Aktualnym potwierdzeniem tej perspektywy jest badanie opublikowane 12 października 2026 roku w Nature Communications pod tytułem „Genomic bases of short-term evolution in wild barn owls revealed by long-term monitoring and population-scale sequencing". Tristan Cumer i jego współpracownicy oparli się na trzydziestoletnim materiale obserwacyjnym szwajcarskich płomykówek (Tyto alba) oraz danych z sekwencjonowania całych genomów 3102 osobników.

Badacze analizowali przemiany dwóch cech ubarwienia zależnych od pigmentacji melaninowej: ogólnej kolorystyki upierzenia oraz intensywności plamkowania. W badanym okresie zaobserwowano systematyczne przesunięcie w stronę osobników ciemniejszych i silniej plamkowanych. Analizy genomowe wykazały, że właściwości te były w znacznym stopniu związane z ograniczoną liczbą loci o dużym efekcie, a ich architektury genetyczne częściowo się pokrywały. Porównanie zmian częstości alleli z wynikami symulacji wykazało, że w przypadku jednego istotnego locus sam dryf genetyczny nie wystarczał do wyjaśnienia uzyskanego wzorca, co wskazuje na działanie doboru naturalnego.

Autorzy badania nie rozstrzygnęli jednak jednoznacznie wszystkich ekologicznych przyczyn tych przemian. Doniosłość pracy polega na połączeniu perspektywy mikroewolucyjnej z długotrwałym monitoringiem rzeczywistych populacji dzikich zwierząt. Ewolucja bywa potocznie utożsamiana z procesami trwającymi miliony lat, lecz zmiany częstości wariantów genetycznych można obserwować także w skali dziesięcioleci – szczególnie przy dostępie do obszernych danych genealogicznych i genotypowych. W tym przypadku wieloletni monitoring pozwolił zestawić historyczne zmiany fenotypowe z przemianami genetycznymi, a następnie porównać je z modelami neutralnymi. Badanie to jest również przykładem znaczenia wielkości próby: sekwencjonowanie genomów ponad trzech tysięcy osobników pozwala dostrzec zależności trudne do wykrycia w mniejszych grupach.

Jednocześnie obserwacja selekcji dotyczącej konkretnego locus nie pozwala automatycznie przypisać jej jednego czynnika środowiskowego, takiego jak temperatura, drapieżnictwo czy dobór

partnerów. Ustalenie rzeczywistego mechanizmu wymagałoby dodatkowej analizy związku między wariantami genetycznymi a przeżywalnością, sukcesem reprodukcyjnym i konkretnymi właściwościami otoczenia. Zestawienie badań genomicznych nad wczesną historią sów z najnowszymi analizami współczesnych populacji ukazuje ciągłość procesów ewolucyjnych. Te same podstawowe mechanizmy, które kształtowały wielomilionowe różnicowanie dawnych linii rodowych, nadal oddziałują na organizmy żyjące w obecnych ekosystemach. Zmieniają się skale czasowe, rodzaje danych i znaczenie poszczególnych czynników selekcyjnych, ale nie fundamentalna zasada dziedzicznego różnicowania populacji. Współczesna płomykówka nie stanowi zatem końcowego produktu zakończonej ewolucji.

Specjalizacja sensoryczna a podatność na zmiany środowiskowe

Sowa jest uczestnikiem trwającego procesu, w którym jej przyszłe właściwości będą zależały od zmienności genetycznej, zdarzeń demograficznych, przemian siedliskowych oraz dalszej historii wzajemnych oddziaływań między organizmami. Poważny problem pojawia się wtedy, gdy tempo zmian antropogenicznych przekracza zdolności adaptacyjne populacji. W takich warunkach nawet gatunki o znacznej zmienności genetycznej mogą nie nadążyć za przekształceniami środowiska, a lokalne populacje mogą zanikać, zanim utrwalą się warianty sprzyjające przetrwaniu w nowej rzeczywistości. Historia ewolucyjna sów wymaga więc uwzględnienia zarówno procesów adaptacyjnych, jak i ograniczeń ich skuteczności.

Organizm może posiadać cechy niezwykle dobrze dostosowane do określonego środowiska, a równocześnie wykazywać dużą wrażliwość na jego przekształcenie. Wyspecjalizowany aparat słuchowy, pozwalający wykrywać subtelne dźwięki wydawane przez gryzonie, nie usuwa zagrożeń związanych z utratą siedlisk łowieckich. Zdolność do niemal bezgłośnego lotu nie zabezpiecza automatycznie przed kolizjami z samochodami. Doskonale rozwinięte szpony nie kompensują niedoboru ofiar wynikającego z degradacji krajobrazu rolniczego. Ewolucja kształtuje sprawność organizmów w ramach określonych zależności ekologicznych, a nie uniwersalną odporność na wszelkie możliwe zmiany. Im bardziej szczegółowa specjalizacja, tym większe znaczenie mają elementy środowiska, od których zależy jej skuteczność.

Nie oznacza to jednak, że wszystkie sowy są równie wrażliwe na antropogeniczne przekształcenia; poszczególne gatunki różnią się szerokością niszy, zdolnościami dyspersyjnymi, tempem reprodukcji i elastycznością behawioralną. Kluczowe jest tutaj pojęcie plastyczności fenotypowej – zdolności organizmu do wytwarzania odmiennych cech lub zachowań pod wpływem warunków

środowiskowych, bez konieczności zmiany sekwencji DNA. Plastyczność może obejmować przemiany fizjologiczne, zmiany aktywności dobowej, modyfikację preferencji pokarmowych czy dostosowanie terminów rozrodu. Nie jest ona jednak tożsama z ewolucją genetyczną, choć sama zdolność do plastycznych reakcji może posiadać podłoże dziedziczne i podlegać doborowi naturalnemu.

W przypadku sów rozróżnienie to jest niezbędne przy analizie zmian zachowania obserwowanych w miastach, krajobrazach rolniczonych oraz środowiskach podlegających zaburzeniom klimatycznym. Jeżeli ptak zmienia porę polowania wskutek dostępności ofiar, nie oznacza to automatycznie, że w jego populacji zaszła ewolucyjna zmiana rytmu dobowego. Jeśli natomiast różnice w zachowaniu utrzymują się przez kolejne pokolenia i wykazują komponent dziedziczny, mogą stanowić materiał dla procesów selekcyjnych. Właśnie powiązanie plastyczności, zmienności genetycznej i presji środowiskowej stanowi jeden z najważniejszych obszarów współczesnej ekologii ewolucyjnej.

Interakcja genetyki i historii w kształtowaniu sów

Zagadnienie plastyczności pozwala przełamać uproszczone przeciwstawienie zachowań wrodzonych i wyuczonych. Współczesna biologia rozwoju oraz neuroetologia wskazują, że zachowanie organizmu powstaje w wyniku interakcji mechanizmów genetycznych, procesów dojrzewania układu nerwowego i doświadczeń zdobywanych w trakcie życia osobniczego. Wrodzona organizacja określonych obwodów neuronalnych może umożliwiać wykonywanie podstawowych sekwencji łowieckich, jednak ich skuteczność rośnie wraz z doświadczeniem, rozwojem koordynacji ruchowej i poznawaniem właściwości środowiska.

Autor przywołuje obserwacje Chrisa Sperringa dotyczące osieroconych piskląt płomykówki, które po okresie dokarmiania przez człowieka samodzielnie wykonywały zachowania łowieckie, mimo braku możliwości obserwowania dorosłych osobników. Relacja ta stanowi interesującą ilustrację udziału mechanizmów wrodzonych w organizacji polowania, lecz jako opis pojedynczego przypadku nie pozwala dowieść całkowitej niezależności umiejętności łowieckich od doświadczenia. Wymagałoby to badań porównawczych w kontrolowanych warunkach rozwoju oraz oceny skuteczności zachowań u osobników o odmiennych doświadczeniach. W perspektywie ewolucyjnej kluczowe jest zatem traktowanie rozwoju osobniczego jako procesu, w którym odziedziczone właściwości organizmu realizują się w konkretnych warunkach środowiskowych. Geny nie zawierają szczegółowego opisu wszystkich przyszłych zachowań zwierzęcia; uczestniczą raczej w tworzeniu struktur i mechanizmów, których funkcjonowanie zależy od oddziaływań zachodzących podczas rozwoju. Nie oznacza to jednak, że środowisko kształtuje organizm dowolnie. Zakres

możliwych reakcji jest ograniczony biologiczną organizacją gatunku, jego historią filogenetyczną oraz właściwościami układów regulacyjnych.

W przypadku sów rozwój aparatu sensorycznego, dojrzewanie zdolności lotnych i kształtowanie zachowań łowieckich tworzą powiązany system, w którym procesy genetyczne, hormonalne, neuronalne i behawioralne współdziałają w osiąganiu funkcjonalnej samodzielności. Kwestia ta zyska na znaczeniu podczas późniejszej analizy rozrodu, opieki nad młodymi i jesiennej dyspersji, gdy różnica między samym posiadaniem aparatu biologicznego a zdolnością do jego skutecznego wykorzystania staje się decydująca dla przeżywalności osobników. Szerzej rozumiana ewolucja sów ukazuje także znaczenie historycznej zależności rozwoju organizmów od wcześniejszych rozwiązań anatomicznych. W teorii ewolucji proces ten określa się mianem zależności od ścieżki, ponieważ możliwości przyszłych przekształceń pozostają uwarunkowane cechami odziedziczonymi po przodkach.

Dobór naturalny nie projektuje nowych organizmów z dowolnie dobranych elementów konstrukcyjnych. Oddziałuje na istniejącą zmienność, której zakres wynika z architektury genetycznej, mechanizmów rozwojowych i wcześniejszej historii danej linii. Sowy nie mogły zatem uzyskać swoich właściwości sensorycznych w oderwaniu od ewolucji narządów wzroku i słuchu ptaków, podobnie jak ich zdolności lotne rozwijały się na bazie struktur odziedziczonych po znacznie starszych przodkach.

Historia ewolucyjna nie jest więc jedynie chronologicznym zapisem zdarzeń. Stanowi rzeczywisty czynnik ograniczający i ukierunkowujący zbiór możliwych przemian biologicznych. Tak rozumiana zależność historyczna pozwala dostrzec związek między ewolucją biologiczną a filozoficznym problemem przypadkowości i konieczności. Jacques Monod, rozważając biologiczne podstawy powstawania złożonych organizmów, podkreślał znaczenie przypadkowych zmian genetycznych oraz nieprzypadkowego oddziaływania selekcji. Stephen Jay Gould rozwijał natomiast refleksję nad historyczną przygodnością ewolucji, wskazując, że odtworzenie historii życia od określonego momentu mogłoby prowadzić do innych rezultatów niż te, które rzeczywiście obserwujemy.

Sowa jako jeden z wielu wariantów adaptacji

W odniesieniu do sów problem ten nabiera konkretnego znaczenia. Nie istnieje biologiczne prawo nakazujące powstanie drapieżnika o dokładnie takiej kombinacji oczu, uszu, piór i kończyn, jakiej posiada współczesna płomykówka. Istnieją natomiast prawidłowości dotyczące działania doboru naturalnego, ograniczeń fizycznych, konstrukcji narządów i mechanizmów funkcjonowania ekosystemów, które sprawiają, że pewne rozwiązania są wielokrotnie faworyzowane w podobnych

warunkach. Ewolucja sów stanowi więc rezultat oddziaływania historii i praw przyrody, których nie należy utożsamiać ani z całkowitą dowolnością, ani z nieuchronnym realizowaniem wcześniej określonego wzorca.

Z tej perspektywy szczególnie wartościowe okazuje się zestawienie historii ewolucyjnej sów z analogicznymi przystosowaniami u innych grup zwierząt prowadzących nocny tryb życia. Nietoperze, nocne ssaki drapieżne, lelki, kiwi czy inne ptaki funkcjonujące w warunkach ograniczonego oświetlenia rozwinęły odmienne kombinacje rozwiązań sensorycznych i behawioralnych. Część z nich opiera się przede wszystkim na wzroku, inne wykorzystują rozwinięty słuch, węch albo aktywną echolokację. Wspólnym problemem ekologicznym pozostaje zdobywanie informacji o otoczeniu w warunkach, w których ludzki system wzrokowy działa z ograniczoną skutecznością.

Nie istnieje jednak jedno ewolucyjne rozwiązanie tego problemu. Porównanie niezależnych linii organizmów ujawnia zarówno przykłady konwergencji, jak i przypadki historycznie odmiennych odpowiedzi adaptacyjnych na podobne warunki. W ten sposób sowa przestaje być traktowana jako wyjątkowy organizm wyizolowany z całej historii życia, a staje się jednym z wielu przykładów ewolucyjnej różnorodności sposobów pozyskiwania i przetwarzania informacji środowiskowej. Rozpoznanie to umożliwia precyzyjniejszą interpretację samego pojęcia przystosowania. W języku potocznym zwierzę „przystosowane” przedstawiane jest jako organizm, który osiągnął stan optymalny, pozwalający mu skutecznie funkcjonować w swoim środowisku. W biologii ewolucyjnej przystosowanie ma jednak charakter względny, historyczny i zależny od kontekstu. Cecha zwiększająca sukces reprodukcyjny w określonych warunkach może przestać być korzystna po zmianie środowiska, a ta sama właściwość może jednocześnie przynosić korzyści i koszty. Przykładowo wyspecjalizowany aparat sensoryczny zapewnia wysoką skuteczność zdobywania pokarmu w konkretnych warunkach akustycznych, lecz nie usuwa ograniczeń wynikających z dostępności ofiar, konkurencji czy sezonowości zasobów.

Biologiczne przystosowanie nie powinno być więc utożsamiane z doskonałością absolutną, lecz z rezultatem procesów selekcyjnych zachodzących w określonym układzie zależności ekologicznych. Takie rozumienie pozwala uniknąć teleologii, czyli interpretowania ewolucji jako procesu prowadzącego do z góry wyznaczonego celu. Rozwój współczesnej filogenetyki zmienia sposób interpretowania wartości poznawczej poszczególnych gatunków: gatunek o stosunkowo prostej organizacji ekologicznej nie jest mniej zaawansowany ewolucyjnie od takiego, który posiada złożone przystosowania. Wszystkie współcześnie żyjące sowy uczestniczą w tej samej historii ewolucyjnej, choć ich linie rodowe rozdzieliły się w różnych okresach i podlegały odmiennym procesom selekcyjnym.

Niewielka pójdźka polująca na bezkręgowce nie stanowi prymitywnej wersji dużego puchacza, podobnie jak płomykówka nie zajmuje uprzywilejowanego miejsca w hierarchii biologicznej tylko dlatego, że jej mechanizmy lokalizacji dźwięku stały się ważnym przedmiotem badań neurobiologicznych. Każdy z tych gatunków reprezentuje odmienny wynik ewolucyjnego różnicowania i integracji cech; jego właściwości należy oceniać w odniesieniu do odpowiedniej historii filogenetycznej i ekologicznej. Ostatecznie paleontologia, genomika porównawcza i ekologia ewolucyjna prowadzą do zasadniczego rozpoznania: cechy uznawane współcześnie za najbardziej charakterystyczne dla sów nie powstały jednocześnie, nie podlegały jednolitemu mechanizmowi selekcyjnemu i nie występują w identycznej postaci u wszystkich przedstawicieli rzędu. Zapis kopalny wskazuje na istnienie dawnych form drapieżnych, których strategie ekologiczne mogły zasadniczo różnić się od strategii dzisiejszych gatunków.

Analizy molekularne ujawniają złożoną historię różnicowania linii rodowych, a badania genomowe pozwalają identyfikować części genetycznych podstaw przystosowań sensorycznych i fenotypowych. Współczesne populacje nieustannie podlegają przy tym działaniu procesów ewolucyjnych, których kierunek zależy od zmienności genetycznej i warunków środowiskowych.

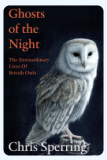
Anatomia jako materialny zapis historii ewolucyjnej

Zrozumienie tej historii pozwala na szczegółowe rozpoznanie organizacji anatomicznej i fizjologicznej sów. Ich ciało nie jest jedynie zbiorem wyspecjalizowanych narządów, lecz układem wzajemnie powiązanych struktur, których współdziałanie umożliwia utrzymywanie równowagi energetycznej, lokalizowanie zdobyczy, wykonywanie manewrów lotnych oraz podejmowanie złożonych zachowań rozrodczych i obronnych. Każda z tych właściwości posiada własną historię ewolucyjną, a jednocześnie pozostaje ograniczona konstrukcją całego organizmu. Anatomia sowy stanowi zatem przejmujący przykład biologicznej integracji, w której zależności między budową a funkcją można badać na poziomie komórek, tkanek i narządów, aż po zachowanie całego zwierzęcia. Dalsza analiza skupi się na szczegółowej budowie ciała sów, ze szczególnym uwzględnieniem czaszki, kręgosłupa szyjnego, narządów zmysłów, układu mięśniowo-szkieletowego, aparatu chwytnego oraz konstrukcji skrzydeł. Przejście od filogenezy ku anatomii funkcjonalnej pozwoli rozpoznać, jak wielomilionowa historia ewolucyjna została materialnie utrwalona w budowie organizmu, który dzięki współdziałaniu wyspecjalizowanych struktur potrafi skutecznie funkcjonować w warunkach niedostępnych dla wielu innych ptaków.

> Sowa nie jest zatem zamkniętym projektem doskonałego drapieżnika, lecz trwającym procesem biologicznym. Czy w obliczu gwałtownych zmian antropogenicznych jej

> niezwykła specjalizacja, będąca dotąd atutem, stanie się ewolucyjną pułapką? Pozostaje pytanie, czy organizm tak precyzyjnie dostrojony do ciszy nocy zdoła przetrwać w świecie, który zmienia się szybciej niż tempo jego genetycznej adaptacji.

Inspiracje

[1] 

"Ghosts of the Night" Chris Sperring

HarperCollins UK | ISBN: 9780008659219

Chris Sperring MBE to brytyjski przyrodnik, obrońca dzikiej przyrody, autor i prezenter mieszkający w North Somerset w Anglii. Od 1991 roku pełni funkcję inspektora ochrony przyrody w Hawk and Owl Trust, poświęcając ponad trzy dekady ochronie, badaniom i monitorowaniu ptaków drapieżnych, zwłaszcza sów, oraz ich siedlisk w południowo-zachodniej Anglii. Znany ze swojego zaangażowania społecznego i pracy w terenie, Sperring regularnie uczestniczył w programach przyrodniczych BBC, w tym w programach telewizyjnych Springwatch i Autumnwatch, a także prowadził prezentację w programie Living World w BBC Radio 4. W uznaniu jego znaczącego wkładu w ochronę dzikiej przyrody i przyrody, w 2001 roku został odznaczony Orderem Imperium Brytyjskiego (MBE) z okazji urodzin królowej.

Chris Sperring *MBE is a British naturalist, wildlife conservationist, author, and broadcaster based in North Somerset, England. Since 1991, he has served as a conservation officer for the Hawk and Owl Trust, dedicating over three decades to the conservation, study, and monitoring of birds of prey, particularly owls and their habitats across the South West of England. Renowned for his public engagement and ecological fieldwork, Sperring has made regular contributions to BBC natural history programming, including television appearances on Springwatch and Autumnwatch, as well as presenting on BBC Radio 4's Living World. In recognition of his substantial contributions to wildlife and nature conservation, he was appointed a Member of the Order of the British Empire (MBE) in the 2001 Queen's Birthday Honours.*

Hawk and Owl Trust

Literatura uzupełniająca

Książki

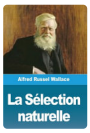
Książki autorów przywoływanych i literatura pokrewna:



[1] **"Paleogene Fossil Birds"**

Gerald Mayr

Springer | ISBN: 9783030876449



[2] "La Sélection naturelle"

Alfred Russel Wallace

ISBN: 9783967875294



[3] "Darwinism"

Alfred Russel Wallace

2025 | Anson Street Press | ISBN: 9781022990883



[4] "The Variation of Animals and Plants under Domestication"

Charles Darwin

[5] "Insectivorous Plants"

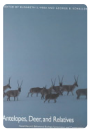
Charles Darwin



[6] "Avian Evolution: The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance"

Gerald Mayr

John Wiley & Sons | ISBN: 9781119020769



[7] "Antelopes, Deer, and Relatives: Fossil Record, Behavioral Ecology, Systematics, and Conservation"

Elisabeth Vrba

ISBN: 9780300081428



[8] "Chance and Necessity"

Jacques Monod

1971



[9] "Selected Papers in Molecular Biology"

Jacques Monod

1978

Artykuły naukowe

Prace autorów przywoływanych w tekście:

[1] "Darwinism : an exposition of the theory of natural selection, with some of its applications"

Alfred Russel Wallace

1889 | Macmillan eBooks | DOI: 10.5962/bhl.title.17416

Źródło

[2] "The geographical distribution of animals : with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface"

Alfred Russel Wallace

1876 | Macmillan eBooks | DOI: 10.5962/bhl.title.115744

Źródło

[3] "The Malay Archipelago: The Land of the Orang-Utan, and the Bird of Paradise. A Narrative of Travel, with Studies of Man and Nature"

Alfred Russel Wallace

2010 | Cambridge University Press eBooks | DOI: 10.1017/cbo9780511782350

Źródło

[4] "Geographical distribution of animals : with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface"

Alfred Russel Wallace

1876 | Macmillan eBooks | DOI: 10.5962/bhl.title.46581

Źródło

[5] "Endocranial Volume of Mid-Late Eocene Archaeocetes (Order: Cetacea) Revealed by Computed Tomography: Implications for Cetacean Brain Evolution"

Lori Marino, Mark D. Uhen, Bruno Frøhlich, J. Matthew Aldag, Caroline E. Blane, David J. Bohaska

2000 | Journal of Mammalian Evolution | DOI: 10.1023/a:1009417831601

Źródło

[6] "A review of kentriodontine dolphins (Cetacea; Deiphinoidea; Kentriodontidae): Systematics and biogeography"

Hiroto Ichishima, Lawrence G. Barnes, R. Ewan Fordyce, Masaichi Kimura, David J. Bohaska

1994 | Island Arc | DOI: 10.1111/j.1440-1738.1994.tb00127.x

Źródło

[7] **"The World's Oldest Owl: A New Strigiform from the Paleocene of Southwestern Colorado"**

Patricia Vickers-Rich, David J. Bohaska

1976 | Smithsonian contributions to paleobiology | DOI: 10.5479/si.00810266.27.87

Źródło

[8] **"The Ogygoptyngidae, a new family of owls from the Paleocene of North America"**

Patricia Vickers-Rich, David J. Bohaska

1981 | Alcheringa An Australasian Journal of Palaeontology | DOI: 10.1080/03115518108565424

Źródło

[9] **"Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils"**

Per G. P. Ericson, Cajsa Lisa Anderson, Tom Britton, Andrzej Elżanowski, Ulf S. Johansson, Gérald Mayr

2006 | Biology Letters | DOI: 10.1098/rsbl.2006.0523

Źródło

[10] **"Paleogene Fossil Birds"**

Gérald Mayr

2009 | Fascinating life sciences | DOI: 10.1007/978-3-030-87645-6

Źródło

[11] **"Avian Evolution: The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance"**

Gérald Mayr

2016 | Wiley eBooks | DOI: 10.1002/9781119020677

Źródło

[12] **"An Unbiased Molecular Approach Using 3′-UTRs Resolves the Avian Family-Level Tree of Life"**

Heiner Kuhl, Carolina Frankl-Vilches, Antje Bakker, Gérald Mayr, Gerhard Nikolaus

2020 | Molecular Biology and Evolution | DOI: 10.1093/molbev/msaa191

Źródło

[13] **"Author response for "Did sturgeon ever breed in Britain? Evaluating historical evidence and conservation implications""**

Samuel T. Turvey, Hannah McCormick, Steve R. Colclough, Lucia S. Snyderman, Rupert A. Collins, Andrew C. Kitchener

2026 | Publons reviews and discussion | DOI: 10.1098/rsos.260521/v2/response1

Źródło

[14] "Taxonomy, ecology and distribution of the mosquitoes (Diptera: Culicidae) of the Dutch Leeward Islands, with a key to the adults and fourth instar larvae"

David Cooper, Nobuyuki Yamaguchi, David Macdonald, Olga Nanova, Viktor Yudin, Andrew C. Kitchener

2025 | The Catalogue of Life | DOI: 10.48580/ddzgy

Źródło

[15] "A new fossil from the London Clay documents the convergent origin of a “ mousebird-like ” tarsometatarsus in an early Eocene near-passerine bird"

Gérald Mayr, Andrew C. Kitchener

2025 | The Catalogue of Life | DOI: 10.48580/dg4zm

Źródło

[16] "Zebrus pallaoroi sp. nov.: a new species of goby (Actinopterygii: Gobiidae) from the Mediterranean Sea with a DNA-based phylogenetic analysis of the Gobius-lineage"

David Cooper, Nobuyuki Yamaguchi, David Macdonald, Olga Nanova, Viktor Yudin, Andrew C. Kitchener

2025 | The Catalogue of Life | DOI: 10.48580/ddzwv

Źródło

[17] "Ontogeny and Phylogeny"

Stephen Jay Gould

1977

Źródło

[18] "The Structure of Evolutionary Theory"

Stephen Jay Gould

2002 | Harvard University Press eBooks | DOI: 10.4159/9780674417922

Źródło

[19] "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered"

Stephen Jay Gould, Niles Eldredge

1977 | Paleobiology | DOI: 10.1017/s0094837300005224

Źródło

[20] "ALLOMETRY AND SIZE IN ONTOGENY AND PHYLOGENY"

Stephen Jay Gould

1966 | Biological reviews/Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society | DOI: 10.1111/j.1469-185x.1966.tb01624.x

Źródło

[21] "Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events"

Elisabeth S. Vrba

1985 | South African Journal of Science

Źródło

[22] "SPECIES AND SPECIATION"

Alan R. Templeton, Elisabeth S. Vrba

1987 | Evolution | DOI: 10.1111/j.1558-5646.1987.tb05790.x

Źródło

[23] "Mammals as a Key to Evolutionary Theory"

Elisabeth S. Vrba

1992 | Journal of Mammalogy | DOI: 10.2307/1381862

Źródło

[24] "Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory"

Elisabeth S. Vrba, Niles Eldredge

1984 | Paleobiology | DOI: 10.1017/s0094837300008149

Źródło

[25] "Comprehensive molecular phylogeny of barn owls and relatives (Family: Tytonidae), and their six major Pleistocene radiations"

Vera Uva, Martin Päckert, Alice Cibois, Luca Fumagalli, Alexandre Roulin

2018 | Molecular Phylogenetics and Evolution | DOI: 10.1016/j.ympev.2018.03.013

Źródło

[26] "The Rocky Mountains as a dispersal barrier between barn owl (Tyto alba) populations in North America"

Ana Paula Machado, Laura Clément, Vera Uva, Jérôme Goudet, Alexandre Roulin

2018 | Journal of Biogeography | DOI: 10.1111/jbi.13219

Źródło

[27] "A melanin-based trait is more strongly related to body size in the tropics than in temperate regions in the globally distributed barn owl family"

Alexandre Roulin, Vera Uva, Andrea Romanò

2018 | Journal of Evolutionary Biology | DOI: 10.1111/jeb.13386

Źródło

[28] "Molecular evolution of the proopiomelanocortin system in Barn owl species"

Karin Löw, Anne-Lyse Ducrest, Luis M. San-Jose, Céline Simon, Vera Uva

2020 | PLoS ONE | DOI: 10.1371/journal.pone.0231163

Źródło

[29] "The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas"

Adrien Favre, Martin Päckert, Steffen U. Pauls, Sonja C. Jähnig, Dieter Uhl

2014 | Biological reviews/Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society | DOI: 10.1111/brv.12107

Źródło

[30] "Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes"

D. Matthias Dehling, Susanne A. Fritz, Till Töpfer, Martin Päckert, Patrizia Estler

2014 | Ecography | DOI: 10.1111/ecog.00623

Źródło

[31] "Molecular phylogeny of Central and South American slider turtles: implications for biogeography and systematics (Testudines: Emydidae:Trachemys)"

Uwe Fritz, Heiko Stuckas, Mario Vargas-Ramírez, Anna K. Hundsdörfer, Jérôme Maran, Martin Päckert

2011 | Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research | DOI: 10.1111/j.1439-0469.2011.00647.x

Źródło

[32] "Phylogeny and diversification of the largest avian radiation"

F. Keith Barker, Alice Cibois, Peter Schikler, Julie Feinstein, Joel L. Cracraft

2004 | Proceedings of the National Academy of Sciences | DOI: 10.1073/pnas.0401892101

Źródło

[33] "Molecular phylogenetic reconstructions identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus Myotis (Mammalia, Chiroptera)"

Manuel Rüedi, Benoît Stadelmann, Yann Gager, Emmanuel Douzery, Charles M. Francis, Alice Cibois

2013 | Molecular Phylogenetics and Evolution | DOI: 10.1016/j.ympev.2013.08.011

Źródło

[34] "Near-complete phylogeny and taxonomic revision of the world's babblers (Aves: Passeriformes)"

Tianlong Cai, Alice Cibois, Per Alström, Robert G. Moyle, Jonathan D. Kennedy

2018 | Molecular Phylogenetics and Evolution | DOI: 10.1016/j.ympev.2018.10.010

Źródło

[35] "AN ENDEMIC RADIATION OF MALAGASY SONGBIRDS IS REVEALED BY MITOCHONDRIAL DNA SEQUENCE DATA"

Alice Cibois, Beth Slikas, Thomas S. Schulenberg, Éric Pasquet

2001 | Evolution | DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00639.x

Źródło

[36] "DNA metabarcoding—Need for robust experimental designs to draw sound ecological conclusions"

Lucie Zinger, Aurélie Bonin, Inger Greve Alsos, Miklós Bálint, Holly M. Bik, Luca Fumagalli

2019 | Molecular Ecology | DOI: 10.1111/mec.15060

Źródło

[37] "Large-scale whole-genome resequencing unravels the domestication history of Cannabis sativa"

Guangpeng Ren, Xu Zhang, Ying Li, Kate E. Ridout, Martha L. Serrano-Serrano, Luca Fumagalli

2021 | Science Advances | DOI: 10.1126/sciadv.abg2286

Źródło

[38] "High genetic variability and low local diversity in a population of arbuscular mycorrhizal fungi"

Alexander M. Koch, Gerrit Kuhn, Pierre Fontanillas, Luca Fumagalli, Jérôme Goudet

2004 | Proceedings of the National Academy of Sciences | DOI: 10.1073/pnas.0306441101

Źródło

[39] "Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years"

Nathaniel Valière, Luca Fumagalli, Ludovic Gielly, Christian Miquel, Benoît Lequette

2003 | Animal Conservation | DOI: 10.1017/s1367943003003111

Źródło

[40] "The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds"

Alexandre Roulin

2004 | Biological reviews/Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society | DOI: 10.1017/s1464793104006487

Źródło

[41] "Condition-dependence, pleiotropy and the handicap principle of sexual selection in melanin-based colouration"

Alexandre Roulin

2015 | Biological reviews/Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society | DOI: 10.1111/brv.12171

Źródło

[42] "Genetics of colouration in birds"

Alexandre Roulin, Anne-Lyse Ducrest

2013 | Seminars in Cell and Developmental Biology | DOI: 10.1016/j.semcdb.2013.05.005

Źródło

[43] "Female barn owls (Tyto alba) advertise good genes"

Alexandre Roulin, Thomas W. Jungi, Hedi Pfister, Cor Dijkstra

2000 | Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences | DOI: 10.1098/rspb.2000.1093

Źródło

[44] "Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance"

Malte Andersson, R. Åke Norberg

1981 | Biological Journal of the Linnean Society | DOI: 10.1111/j.1095-8312.1981.tb00752.x

Źródło

[45] "An Ecological Theory on Foraging Time and Energetics and Choice of Optimal Food-Searching Method"

R. Åke Norberg

1977 | Journal of Animal Ecology | DOI: 10.2307/3827

Źródło

[46] "Temporary Weight Decrease in Breeding Birds May Result in More Fledged Young"

R. Åke Norberg

1981 | The American Naturalist | DOI: 10.1086/283874

Źródło

[47] "AUTOROTATION, SELF-STABILITY, AND STRUCTURE OF SINGLE-WINGED FRUITS AND SEEDS (SAMARAS) WITH COMPARATIVE REMARKS ON ANIMAL FLIGHT"

R. Åke Norberg

1973 | Biological reviews/Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society | DOI: 10.1111/j.1469-185x.1973.tb01569.x

Źródło

[48] "THE EVOLUTION OF REVERSED SEXUAL DIMORPHISM IN SIZE IN MONOGAMOUS SPECIES OF BIRDS"

Helmut C. Mueller

1990 | Biological reviews/Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society | DOI: 10.1111/j.1469-185x.1990.tb01238.x

Źródło

[49] "The Evolution of Reversed Sexual Dimorphism in Owls: An Empirical Analysis of Possible Selective Factors"

Helmut C. Mueller

1986 | The Wilson Journal of Ornithology | DOI: 10.5281/zenodo.16292283

Źródło

[50] "The Evolution of Reversed Sexual Dimorphism in Size: A Comparative Analysis of the Falconiformes of the Western Palearctic"

Helmut C. Mueller, Kenneth D. Meyer

1985 | Springer eBooks | DOI: 10.1007/978-1-4613-2385-3_2

Źródło

[51] "Observations on Migrating Saw-Whet Owls"

Helmut C. Mueller, Daniel D. Berger

1967 | Bird-Banding | DOI: 10.2307/4511358

Źródło

[52] "Unravelling the invasion history of the Asian tiger mosquito in Europe"

Stéphanie Sherpa, Michaël G. B. Blum, Thibaut Capblancq, Tristan Cumer, Delphine Rioux

2019 | Molecular Ecology | DOI: 10.1111/mec.15071

Źródło

[53] "A genomic amplification affecting a carboxylesterase gene cluster confers organophosphate resistance in the mosquito Aedes aegypti : From genomic characterization to high-throughput field detection"

Julien Cattel, Chloé Haberkorn, Frédéric Laporte, Thierry Gaude, Tristan Cumer

2021 | Evolutionary Applications | DOI: 10.1111/eva.13177

Źródło

[54] "Double-digest RAD-sequencing: do pre- and post-sequencing protocol parameters impact biological results?"

Tristan Cumer, Charles Pouchon, Frédéric Boyer, Glenn Yannic, Delphine Rioux

2021 | Molecular Genetics and Genomics | DOI: 10.1007/s00438-020-01756-9

Źródło

[55] "Unexpected post-glacial colonisation route explains the white colour of barn owls (Tyto alba) from the British Isles"

Ana Paula Machado, Tristan Cumer, Christian Iseli, Emmanuel Beaudoing, Anne-Lyse Ducrest

2021 | Molecular Ecology | DOI: 10.1111/mec.16250

Źródło

[56] "On the nature of allosteric transitions: A plausible model"

Jacques Monod, Jeffries Wyman, Jean-Pierre Changeux

1965 | Journal of Molecular Biology | DOI: 10.1016/s0022-2836(65)80285-6

Źródło

[57] "Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins"

François Jacob, Jacques Monod

1961 | Journal of Molecular Biology | DOI: 10.1016/s0022-2836(61)80072-7

Źródło

[58] "General Conclusions: Teleonomic Mechanisms in Cellular Metabolism, Growth, and Differentiation"

Jacques Monod, F Jacob

1961 | Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology | DOI: 10.1101/sqb.1961.026.01.048

Źródło

[59] "The genetic control and cytoplasmic expression of “Inducibility” in the synthesis of β-galactosidase by E. coli"

Arthur B. Pardee, François Jacob, Jacques Monod

1959 | Journal of Molecular Biology | DOI: 10.1016/s0022-2836(59)80045-0

Źródło

Treść tworzy Fundacja Dobre Państwo.
Redaguje i publikuje APA ONE, autorski system redakcyjny Fundacji oparty na AI.
APA ONE Publishing System
Fundacja Dobre Państwo © 2026
Article ID: 50fa927b-9e05-437f-81e5-6abdc7cf2d0a