

MACIEJ HENNEBERG

INTENSYWNOŚĆ DZIAŁANIA DOBORU NATURALNEGO  
PRZEZ RÓŻNICOWĄ PŁODNOŚĆ W POPULACJACH LUDZKICH —  
OCENA ILOŚCIOWA

POMIAR OGÓLNEJ INTENSYWNOŚCI SELEKCJI PRZEZ RÓŻNICOWĄ  
PŁODNOŚĆ

Populacje w sensie biologicznym są systemami o określonej strukturze wynikającej z wyposażenia informacyjnego ich elementów — osobników i relacji pomiędzy nimi. Trwałość populacji zależy od trwałości poszczególnych osobników oraz przebiegu procesu reprodukcji. W procesie tym osobnicy, eliminowani ze względu na ograniczoną trwałość indywidualną, zastępowani są nowo powstającymi osobnikami. Warunkiem ciągłości istnienia populacji jest przebieg reprodukcji w sposób zapewniający przynajmniej zastąpienie, w sensie ilościowym i jakościowym, osobników ubywających przez nowo powstających, a więc nie powodujący zagrażającego jej trwałości naruszenia struktury populacji. Zatem w trakcie reprodukcji co najmniej część wyposażenia informacyjnego pokolenia rodziców musi być przekazana pokoleniu potomnemu. Sposób przebiegu tego procesu decyduje o zmianach wyposażenia informacyjnego następujących po sobie pokoleń.

Odnosząc te ogólne sformułowania do informacji genetycznej należy stwierdzić, że przebieg reprodukcji ma zasadnicze znaczenie dla ewolucji biologicznej. Uporządkowane ze względu na warunki otoczenia zmiany w składzie i strukturze pul genów zachodzą pod wpływem działania doboru naturalnego. Działanie doboru naturalnego polega na różnicowaniu ilości poszczególnych alleli przekazywanych nowym pokoleniom oraz tempa ich przekazu. Przyrost częstości danego allela z pokolenia na pokolenie, pomijając efekty mutacji, zależy od sukcesu reprodukcyjnego jego nosicieli. Sukces reprodukcyjny grupy osobników zależy od intensywności produkowania przez nich potomstwa oraz czasu w jakim zdolni są oni to potomstwo produkować. Czas ten wyznaczany jest wiekiem osiągnięcia dojrzałości rozrodczej oraz trwałością osobników, a ściślej tych struktur i funkcji ich organizmów, które są niezbędne dla efektywnego rozrodu. W takim ujęciu utrata zdolności do rozrodu i śmierć są sobie równoważne. Osobnik potencjalnie zdolny do rozrodu, ale umie-

rający przed wydaniem na świat potomstwa może być traktowany jako jednostka bezpłodna. Jest to oczywiście ujęcie formalne i upraszczające, ponieważ obecność w populacji osobników bezpotomnych może mieć pośrednie znaczenie dla sukcesu reprodukcyjnego grupy (ochrona rodziców, opieka nad cudzym potomstwem itp.). Zostanie ono jednak zastosowane w niniejszej pracy, gdyż jak się wydaje, niejasność pojęć i bardzo szeroki zakres zagadnień poruszanych w dyskusjach, dotyczących genetycznych aspektów ewolucji człowieka, utrudnia wypracowanie jednoznacznych metod badawczych i interpretację faktów.

W populacjach ludzkich obserwuje się znaczne zróżnicowanie zjawisk związanych z reprodukcją. Stwarza to podstawę do przypuszczeń dotyczących działania doboru naturalnego i potrzebę oceny rozmiarów i kierunków jego działania. Zarówno wykazywanie działania doboru, jak i wspomniana ocena, dokonywane są dwoma sposobami. Pierwszy z nich polega na obserwacji odchyłeń rozkładów częstości genotypów od przewidywań wynikających z reguły Hardy-Weinberga i wykazaniu, że powodowane są one zróżnicowaniem sukcesu reprodukcyjnego nosicieli różnych wariantów wyposażenia dziedzicznego. Druga droga to dążenie do ogólnej oceny zróżnicowania sukcesu reprodukcyjnego, przy założeniu, że determinowane jest ono genetycznie. W pierwszy sposób można ustalać mechanizmy i intensywność oddziaływania doboru na cechy jednostkowe. Dobre efekty daje on w przypadku genów wywołujących jaskrawe, punktowe zmiany (obniżenie lub podwyższenie sukcesu reprodukcyjnego). Jednakże przy bogactwie dziedzicznego wyposażenia człowieka takie szczegółowe wyniki nie stwarzają możliwości łącznej oceny intensywności selekcji.

Ogólna ocena zróżnicowania reprodukcji człowieka jest teoretycznie bardzo prosta. Rozumowanie opiera się tu na tzw. podstawowym twierdzeniu Fishera (*the fundamental theorem of natural selection* [Fisher 1930]). Głosi ono, że intensywność selekcji, mierzona tempem przyrostu darwinowskiej fitness, jest wprost proporcjonalna do addytywnej wariancji genetycznej sukcesu reprodukcyjnego. Zgodnie z tym J. F. Crow [1958] wprowadził miarę nazwaną początkowo „wskaźnikiem ogólnej selekcji” (*the index of total selection*). Stanowi ją stosunek wariancji liczb potomstwa poszczególnych osobników do kwadratu średniej arytmetycznej tej liczby. Chodzi tu nie o całkowite liczby wydawanego na świat potomstwa, a o liczby tych potomków, którzy dożyją wieku rodziców

$$I = \frac{V_w}{\bar{w}^2}$$

Wskaźnik  $I$  mierzy prawidłowo intensywność działania doboru tylko pod warunkiem całkowitej odziedziczalności realizowanego faktycznie sukcesu reprodukcyjnego. Ponieważ wiadomo, że u człowieka zróżnico-

wanie liczb wydawanego na świat potomstwa i wymieralności ma źródła pozagenetyczne, ekologiczno-kulturowe, omawiana miara wskazuje tylko maksymalny, potencjalny poziom działania selekcji, podczas gdy rzeczywista jej intensywność jest mniejsza. Stąd obecnie wskaźnik ten określa się mianem „wskaźnik sposobności do selekcji” (*the index of opportunity for selection*). Oszacowanie rzeczywistej intensywności działania doboru  $AI$  można uzyskać uwzględniając odziedziczalność sukcesu reprodukcyjnego  $h_w^2$ :

$$AI = Ih_w^2 = \frac{V_w h_w^2}{\bar{w}^2}$$

Wskaźniki te można stosować w przedstawionej formie jedynie wówczas gdy są do dyspozycji obserwacje pełnego cyklu reprodukcyjnego, to jest czasu upływającego od powstania zygot jednego pokolenia do powstania zygot pokolenia następnego. U człowieka, w przypadkach skrajnych, wymaga to objęcia obserwacją okresu ponad czterdziestu lat. W praktyce stosuje się więc uproszczony sposób szacowania wartości  $I$  ujmując osobno urodzenia i zgony:

$$I = I_m + I_f \frac{1}{P_s} = \frac{P_d}{P_s} + \frac{V_x}{\bar{x}^2} \cdot \frac{1}{P_s}$$

gdzie:  $I_m$  — wskaźnik sposobności do selekcji przez różnicową wymieralność,  $P_d$  — frakcja potomków umierających przed osiągnięciem wieku dojrzałości rozrodczej,  $P_s$  — frakcja potomków dożywających dojrzałości ( $P_s = 1 - P_d$ ),  $I_f$  — wskaźnik sposobności do selekcji przez różnicową płodność,  $V_x$  — wariancja liczby potomstwa w rodzinie kompletnej (tj. takiej, w której rodzice nie są już dalej zdolni do rozrodu),  $\bar{x}$  — średnia arytmetyczna tej liczby. W tym przypadku liczba potomstwa równa jest liczbie żywych urodzeń.

Ponieważ proces reprodukcji ma u człowieka charakter ciągły (rodzice więcej niż jeden raz w ciągu życia wydają na świat potomstwo) miernik  $I$  stosowany w takiej formie obarczony jest licznymi niedokładnościami. Wady wskaźnika  $I_m$  wynikające z wymieralności w czasie okresu zdolności do rozrodu, można usunąć kombinując ze sobą odpowiednie miary wymieralności i płodności według wieku [Kobayashi (za Spuhlerem 1976), Henneberg 1975, Henneberg i Piontek 1975]. Można również wprowadzać poprawki ujmujące wymieralność wewnątrzmaciczną w sposób podobny jak zgony osób żywo urodzonych [Johnston i Kensinger 1971]. Więcej trudności nastęrcza usunięcie wad wskaźnika  $I_f$ , który przy mechanicznym zastosowaniu uwzględnia wszystkie czynniki różnicujące płodność, a więc, poza ewentualnym zróżnicowaniem genetycznym, zmienność niedziedzicznych uwarunkowań biologicznych i ogromną różnorodność zjawisk natury społeczno-psychologicznej.

Wartości wskaźników Crowa znane są dla kilkudziesięciu grup ludzkich, głównie dzięki pracom Spuhlera [1963, 1976], jak również Johnstona i Kensingera [1971], Friedla i Ellisa [1974], Swedlunda [1971], Scholl i in. [1976], Berdychowskiego i Henneberga [1978] i innych. Analizując swoje wyniki dla kilkudziesięciu populacji, Spuhler [1976] zwrócił uwagę na zmiany udziału wskaźników cząstkowych  $I_m$  i  $I_f$  w ogólnej wartości  $I$  oraz rozpatrzył zmiany sekularne ich wartości u Indian Navajo, Lapończyków, ludności Japonii, USA i Wielkiej Brytanii. Stwierdził on, że w miarę postępu kulturowego maleją wartości  $I_m$ , co potwierdzają wyniki Piontka [1979] i Henneberga [1978], natomiast wartości  $I_f$  wzrastają i to tak znacznie, że całkowite wartości wskaźników sposobności do selekcji ( $I$ ) również rosną. Trend ten szczególnie silnie przejawia się wśród ludności krajów uprzemysłowionych.

W stosunku do takich wyników od razu pojawia się zastrzeżenie, iż wzrost zróżnicowania płodności ma przyczyny pozagenetyczne — głównie rozpowszechnianie się kontroli urodzeń. Autorzy posługujący się wskaźnikami sposobności do selekcji czynią oczywiście takie zastrzeżenie wskazując, że należałoby korygować wartości  $I_f$ . Korekta taka wymaga znajomości odziedziczalności płodności. Wykonane dotychczas oszacowania są nieliczne, a wyniki różnią się dość znacznie — uzyskane wartości  $h^2$  wynoszą: 0,4 [Fisher 1930, Berent 1953], 0,2 [Huestis i Maxwell 1932], 0,1 - 0,2 [Imaizumi i in. 1970], 0,05 [Neel i Schull 1972], 0,00 - 0,4 [Philippe i Yelle 1978]. Szacunki te wykonano różnymi metodami (korelacje pomiędzy liczbą rodzeństwa rodziców a liczbą potomstwa, liczbami potomków rodzeństwa, długością pojedynczych odstępów urodzeniowych u matek i córek lub sióstr) na materiałach o różnej, często niewielkiej liczebności i wiarygodności rejestracji urodzeń, a przy tym pochodzących z grup o różnym stopniu homogeniczności pod względem czynników, szczególnie pozagenetycznych, wpływających na zróżnicowanie płodności. Oceniając odziedziczalność płodności nie brano pod uwagę faktu, że wynik rozrodu zależy od wyposażenia dziedzicznego rodziców i potomka, a nie od pojedynczych genotypów kobiet czy mężczyzn. W związku z tym metodyka postępowania badawczego i wnioskowania była taka jak dla fenotypowych cech osobniczych.

Wraz z postępowaniem kulturowym maleje znacznie sposobność do selekcji przez różnicową wymieralność, jednocześnie doskonalone są metody określania przyczyn zgonów, co pozwala ustalać w jakim stopniu mają one podłoże dziedziczne. Poza oczywistymi przypadkami zgonów z przyczyn anomalii genetycznych, wykazano, że w przeszłości istniał związek pomiędzy zróżnicowaniem wymieralności a zróżnicowaniem niektórych cech morfologicznych wskazując na rolę doboru naturalnego działającego przez różnicową wymieralność w mikroewolucji poligenicznych cech

czaszki [Bieliński i Welon 1962, 1964a, Henneberg 1976b, Henneberg i in. 1978, Piontek 1979].

Słabiej rozpoznane jest zagadnienie oceny działania doboru naturalnego przez różnicową płodność. Przynajmniej częściowo wiąże się to z trudnościami precyzyjnego zdefiniowania badanej zmiennej (zapłodnienia? wszystkie urodzenia czy tylko urodzenia żywe? potomstwo dożywające dojrzałości płciowej?) i wykonania dokładnych obserwacji (nieodciążenia rejestracji, różny stopień ujawniania przez badanych rozmiarów stosowanej kontroli urodzeń i szczegółów pożycia małżeńskiego, poziom opieki lekarskiej itp.). Zagadnienie, w miarę zmniejszania się sposobności do selekcji przez różnicową wymieralność, nabierać będzie coraz większego znaczenia, szczególnie wobec konieczności dalszego upowszechniania kontroli urodzeń. Ma ono również znaczenie dla badań nad przeszłością naszego gatunku; o ile bowiem szczątki kopalne dostarczają w miarę pewnych informacji o istniejącej dawniej wymieralności, płodność dawniejszych populacji musi być oceniana pośrednio, przez wnioski aktualne, na podstawie możliwie uniwersalnych ustaleń wykonanych na materiałach współczesnych.

Celem niniejszej pracy jest próba oceny ogólnej intensywności działania doboru naturalnego przez różnicową płodność.

#### PŁODNOŚĆ I ZDOLNOŚĆ ROZRODCZA JAKO ZMIENNE KOMPLEKSOWE

W populacjach ludzkich eliminacja osobników odbywa się we wszystkich momentach życia osobniczego. Odnosi się to zarówno do osobników diploidalnych, jak i gamet. W tej sytuacji za „czystą” płodność należałoby uznać tylko produkcję gamet i powstawanie zygot. Praktyczne badanie tak zdefiniowanej zmiennej jest bardzo trudne. Wydaje się, że pamiętając o pojęciowym rozgraniczeniu pomiędzy eliminacją osobników a ich przybywaniem, można pozostać przy tradycyjnym sposobie opisu reprodukcji człowieka: wyrażać płodność liczbą urodzeń, a eliminację ujmować jako zgony osób żywo urodzonych. Należy tylko powiedzieć jakie jednostkowe zdarzenia o znaczeniu selekcyjnym decydują o żywym urodzeniu.

Pozostając przy tradycyjnych definicjach, wewnątrzpopulacyjne zróżnicowanie płodności bada się jako różnice w liczbie osobników przychodzących na świat w poszczególnych rodzinach. W przypadku wszystkich istot o rozrodzie płciowym analiza przyczyn różnic międzyrodzinnych jest skomplikowana, ponieważ dla pojawienia się nowego osobnika diploidalnego potrzebne jest wyprodukowanie gamet, oraz interakcja organizmów rodzicielskich umożliwiająca ich połączenie i powstanie zygoty. Różnice w płodności stadał mogą więc wynikać ze zróżnicowanej między-

osobniczo zdolności do produkcji gamet, ich żywotności oraz warunków umożliwiających im prawidłowe połączenie się w zygotę (selekcja game-tyczna). Od chwili swego powstania zygota narażona jest na eliminację będącą już w zasadzie wymieralnością. Eliminacja taka może nastąpić na skutek właściwości samej tylko zygoty, wyłącznie właściwości organizmu matki lub interakcji pomiędzy matką i potomkiem. Tak więc o płodności mierzonej liczbą żywych urodzeń decydują właściwości organizmów rodziców, interakcje pomiędzy nimi oraz przebieg eliminacji w życiu wewnątrzmacicznym. Płodność jest zmienną kompleksową obejmującą szereg zjawisk związanych z tworzeniem i eliminacją osobników.

Skomplikowany układ zależności międzyosobniczych pozwala oddziaływać na płodność znacznej liczbie czynników pochodzenia ekologiczno-kulturowego. Stwarza to możliwość rozległej manipulacji płodnością przy zastosowaniu środków kulturowych. Badanie wpływu czynników kulturowych na płodność stanowi przedmiot zainteresowań demografii. Demografowie zdają sobie oczywiście sprawę z istnienia biologicznych determinantów rozrodu człowieka. Wyrazem tego jest dążenie do ustalenia modelu tzw. „płodności naturalnej”. L. Henry [1972] zdefiniował ją jako płodność takiej populacji, która nie czyni świadomych wysiłków celem ograniczania liczby urodzeń. Autor ten wskazał jednocześnie na trudności uzyskania z materiału demograficznego danych pozwalających na dokładne określenie tak rozumianej płodności naturalnej. Celem skompensowania niedokładności danych, przedstawił on szeroko rozbudowane rozważania o charakterze formalno-matematycznym. W biologii człowieka podejmowano próby ustalania płodności naturalnej, wychodząc z rozważań dotyczących zapłodnialności, częstości poronień, czasu trwania ciąży i następującego po niej okresu przejściowej bezpłodności [Bielicki i Welon 1964 b, Weiss 1972]. Wyniki uzyskane przez demografów drogą skomplikowanych zabiegów rachunkowych na danych empirycznych, pochodzących z populacji nie kontrolujących świadomie urodzeń i rezultaty teoretycznych rozważań biologów różnią się znacznie: szacunki demografów są kilkakrotnie niższe od ocen biologów, które sięgają 30 urodzeń na kobietę. W populacjach nie stosujących świadomego ograniczania liczby urodzeń spotykamy niemal jednakowy rozkład prawdopodobieństw powiększenia liczby potomstwa z wiekiem kobiet [Weiss 1973, Henneberg 1975 1976a], chociaż różnią się one całkowitą dzietnością kobiet (liczbą potomstwa urodzonego w rodzinie kompletnej). Różnice te nie wydają się mieć związku z biologicznym zróżnicowaniem międzypopulacyjnym. Przyczyną międzygrupowych, a przypuszczalnie również międzyrodzinnych, różnic dzietności są w głównej mierze czynniki ograniczające ogólne prawdopodobieństwo wystąpienia ciąży lub jej zakończenia żywym urodzeniem. Czynniki te, najprawdopodobniej pochodzenia środowiskowego, niekoniecznie muszą należeć do zespołu działań, które w chwili obecnej uznaje się za kontrolę urodzeń,

ale mogą być związane z takimi działaniami społecznymi jak utrzymywanie pewnych osób w celibacie lub ograniczanie dostępności kontaktów seksualnych, wyznaczanie wieku zdolności do zawarcia małżeństwa, niezgodnego z wiekiem osiągania dojrzałości rozrodczej itp. Pewną rolę może tu także odgrywać zespół warunków bytowych (stan odżywienia, higiena itp.). Z tych właśnie względów wydaje się, że do określania zróżnicowania dziedzicznych determinant płodności należy poszukiwać innych niż prosta obserwacja dzietności sposobów.

Dobrym podejściem wydaje się badanie, zamiast całkowitej realizowanej płodności, jedynie zdolności rozrodczej (*fecundity*). Przy takim postępowaniu ocenia się zdolność stadeł do wydawania potomstwa. Dla części stadeł, zresztą niewielkiej, zdolność do rozrodu jest równa zeru (stadia sterylne) i na ogół ma podłoże biologiczne. W odniesieniu zaś do stadeł wydających na świat potomstwo, szczególnie użyteczną metodą określania zdolności rozrodczej wydaje się być obserwacja długości odstępów urodzeniowych. Formalne, matematyczne ujęcia analizy odstępów pomiędzy kolejnymi zdarzeniami w historiach rozrodu kobiet zostały przez demografów szeroko opracowane (por. np. Henry [1972], Bongaarts [1976]). Wyróżnia się dwa rodzaje odstępów: intergenetyczne i protogenetyczne. Analizując w ten sposób zdolność do rozrodu obserwujemy parę osobników permanentnie kontaktujących się ze sobą seksualnie. Jeżeli kobieta w tej parze nie jest w ciąży, lub w takim stanie fizjologicznym, który powoduje anowulację, wówczas w środku każdego cyklu menstruacyjnego pojawia się w jej drogach rodnych jajko. O ile nie ma ono wad, może, zetknąwszy się z plemnikiem, utworzyć zygotę, która następnie przejdzie podziały, utworzy zarodek itd. Odstęp pomiędzy dwoma urodzeniami z tej samej kobiety (odstęp intergenetyczny) zawiera w sobie szereg okresów składowych. Tuż po pierwszym z porodów wyznaczających odstęp, organizm kobiety nie jest jeszcze zdolny do następnego zapłodnienia. Okres powrotu organizmu kobiety do normalnej funkcji owulacyjnej i zdolności do „przyjęcia” następnej ciąży będziemy tu umownie, i trochę niezgodnie z przyjętą terminologią, nazywać okresem połogu. Od momentu wystąpienia pierwszej po porodzie owulacji kobieta znajduje się w stanie nazwanym okresem „ryzyka” zajścia w ciążę. To kiedy zajście w ciążę faktycznie nastąpi, zależy od jakości nasienia mężczyzny, z którymi kobieta współżyje oraz od częstości stosunków płciowych, dokładniej od częstości zaplemnień. Im wyższa częstość zaplemnień, tym większa szansa, że zdolne do zapłodnienia plemniki znajdą się w drogach rodnych kobiety w momencie owulacji i nastąpi zapłodnienie. Długość okresu „ryzyka” zależy więc będzie od właściwości organizmu mężczyzny, częstości stosunków płciowych, stanu dróg rodnych kobiety i jakości produkowanych przez nią gamet. Jeżeli po zapłodnieniu utworzy się zdolna do podziałów zygota, następuje okres ciąży. Długość tego okresu zależy od stanu organizmu matki i nowo

powstałego osobnika oraz od interakcji pomiędzy tymi dwoma jednostkami. Jeżeli wymienione trzy zmienne zawierają się w określonych granicach, które w uproszczeniu nazwiemy „prawidłowymi”, ciąża trwa około dziewięciu miesięcy kalendarzowych i kończy się urodzeniem żywego potomka. W chwili żywego urodzenia kończy się cały okres intergenetyczny. Odstęp protogenetyczny jest to czas poprzedzający pierwsze urodzenie z danej kobiety. Liczy się go od momentu, w którym kobieta znajdzie się w sytuacji ryzyka ciąży, a więc praktycznie od momentu rozpoczęcia przez nią współżycia płciowego (bez antykoncepcji) do urodzenia jej pierwszego dziecka. Omawiany odstęp zawiera te same elementy co odstęp intergenetyczny, z wyjątkiem porożu.

Należy zwrócić uwagę, że w czas trwania odstępów urodzeniowych, poza wymienionymi okresami składowymi występującymi w każdym odstepie, wchodzić mogą dodatkowo okresy chwilowego zawieszenia współżycia (np. na skutek czasowej separacji, czy choroby jednego z małżonków) oraz czas, w którym skutecznie stosowano metody i środki zapobiegające zajściu w ciążę. Ponadto w długość odstępów wliczane będą także te ciążę, które nie zakończą się żywym urodzeniem (poronienia, martwe urodzenia) i występująca ewentualnie w ich następstwie czasowa niezdolność do ponownego zajścia w ciążę. Zatem pełna lista składników odstepu intergenetycznego przedstawia się następująco: okres porożu, okres „ryzyka” zajścia w ciążę, okres „pozornego ryzyka” zajścia w ciążę, czyli czas, w którym organizm kobiety jest całkowicie sprawny rozrodczo, ale nie następują zaplemnienia mające szansę skuteczności (brak pożycia, efektywna antykoncepcja), czas trwania ciąż nie kończących się urodzeniem i ich ewentualnych następstw, i w końcu czas trwania tej ciąży, która doprowadzi do żywego urodzenia. Niektóre składniki mogą powtarzać się kilkakrotnie w jednym odstepie (okresy „pozornego ryzyka”, poronienia). Badając zróżnicowanie czasu trwania odstępów urodzeniowych obserwujemy łączne zróżnicowanie całej gamy zjawisk decydujących o przebiegu rozrodu i jego natężeniu. Stwarza to znaczne możliwości uchwycenia zarówno zmienności genetycznej jak i wynikającej ze źródeł środowiskowych.

Spśród wymienionych składowych odstepu urodzeniowego umiemy bez rozważań biologicznych wskazać przyczyny tylko dwu elementów: abstynencji płciowej i skutecznego stosowania kontroli urodzeń (nieopuszczanie do zapłodnienia lub usuwanie niepożądanych ciąż). Czas trwania pozostałych elementów odstepu urodzeniowego zależy od przyczyn, których wpływu nie można szczegółowo ocenić bez odpowiednich badań ilościowych. Generalnie, przyczyny te determinują zdolność rozrodczą stadeł. Pewną rolę w kształtowaniu zdolności rozrodczej należy przypisać nie tylko czynnikom „biologicznym” w wąskim sensie i ich zależności od warunków ekologiczno-kulturowych, ale również społeczno-psychologicznej regulacji częstości stosunków płciowych. Nie wiadomo jed-



nak jak duży jest udział świadomej regulacji w częstości stosunków, a jaką rolę odgrywają tu czynniki natury biologicznej sensu stricto, chociażby działające pośrednio (ogólny stan organizmu, odziedziczone cechy psychiczne itp.).

Uogólniając można powiedzieć, że natężenie urodzeń — płodność — zależy od dwu zmiennych zbiorczych: zdolności rozrodczej oraz szeroko rozumianej społecznej regulacji urodzeń. Na społeczną regulację urodzeń składają się działania mające, niezależny od decyzji poszczególnych osób zdolnych do wydawania potomstwa, wpływ na możliwość i zakres wykorzystania przez nie właściwej im zdolności rozrodczej oraz świadoma kontrola urodzeń. Termin ten odnosi się nie tylko do zapobiegania niepożądanym urodzeniom (negatywna kontrola urodzeń), ale również do zabiegów mających na celu wywoływanie pożądaných urodzeń gdy nie występują one przy „normalnym” sposobie starania się o nie (pozytywna kontrola urodzeń). W chwili obecnej, na szeroką skalę możemy liczyć się tylko z negatywną kontrolą urodzeń, jeśli prowadzi się rozważania na poziomie populacyjnym. Na poziomie poszczególnych rodzin pozytywna kontrola urodzeń stanowi czynnik istotnie wpływający na zróżnicowanie dzietności, działający na ogół w kierunku zmniejszania różnic międzyrodzinných (leczenie bezpłodności, zapobieganie poronieniom, porady zabiegowe itp.). Im większa zdolność rozrodcza, a mniejsza negatywna kontrola urodzeń, tym wyższa realizowana płodność. Wielkość zdolności rozrodczej wyznacza więc górną granicę natężenia urodzeń w warunkach „naturalnych” (bez kontroli). Jeśli na skutek zmian natężenia czynników określających zdolność rozrodczą granica ta przesunie się poniżej poziomu wymaganego dla reprodukcji prostej, populacja zacznie zanikać, o ile nie zastosuje się masowo, dość trudnych, technik pozytywnej kontroli urodzeń.

Próby apriorycznego ustalenia „maksymalnej płodności biologicznej”, czyli w używanym tu systemie pojęć zdolności rozrodczej, przez zliczenie podręcznikowo najkrótszych czasów trwania połogu, okresu ryzyka, ciąży i ewentualnych wpływów poronień [np. Bielicki i Welon 1964 b, Weiss 1972] wydają się zbyt uproszczone i stąd nierealistyczne. Szerszą dyskusję tego zagadnienia przedstawiono poprzednio [Henneberg 1977 b], tutaj warto tylko przypomnieć, że człowiek, aby uczestniczyć w rozrodzie, musi przebywać w zbiorowości i spełniać całokształt czynności zapewniających przeżycie jemu i jego potomstwu, a nie zajmować się wyłącznie prokreacją. Zdolność rozrodczą można więc prawidłowo ocenić jako tę część całego zjawiska rozrodu, która pozostaje po usunięciu efektów społecznej regulacji urodzeń.

Oceniając zróżnicowanie liczb potomstwa, lub jakichkolwiek innych miar natężenia rozrodu, bierzemy pod uwagę zarówno zmienność wynikającą ze źródeł genetycznych, jak i środowiskowych. Przy rozważaniu zmienności genetycznej należy uwzględnić fakt, że przebieg zjawisk pro-

wadzących do żywego urodzenia zależy od genotypów trzech osób: matki, ojca i potomka oraz interakcji ich wyposażenia dziedzicznego. Mierniki rozrodu można uznać za cechy fenotypowe, a ich zróżnicowanie uwzględniać w postaci wariancji fenotypowej i poddawać ją analizie zmierzającej do rozdzielenia na składowe wynikające ze źródeł genetycznych i pozagenetycznych.

Z przedstawionych rozważań wynika, że płodność, czy zdolność rozrodczą, można z jednej strony traktować jako czynnik powodujący zmiany pul genów z pokolenia na pokolenie, a więc czynnik doboru naturalnego, z drugiej jednak strony płodność może być traktowana jak cecha fenotypowa. Przy tym jest to cecha bezpośrednio determinująca darwinowską fitness. Z tego powodu skutki działania selekcji mogą bardzo szybko i wyraźnie przejawiać się w fenotypowych zmianach cechy, pod warunkiem, że udział genów (dokładniej ich efektów addytywnych) w determinacji zróżnicowania fenotypowego jest istotny.

#### METODY OCENY ODZIEDZICZALNOŚCI ZDOLNOŚCI ROZRODCZEJ I PŁODNOŚCI

Zabiegi metodyczne stosowane w niniejszej pracy polegają na określaniu długości odstępów proto- i intergenetycznych odpowiednio dobranych grup kobiet oraz opracowaniu ich metodami genetyki cech ilościowych. W metodach tych wykorzystuje się zasady analizy i wnioskowania statystycznego.

Długość odstępów urodzeniowych oceniana była na podstawie dat ślubu (lub rozpoczęcia regularnego współżycia płciowego) i dat urodzeń uzyskanych z dwu źródeł: z dziewiętnastowiecznych materiałów metrykalnych i z wywiadów przeprowadzonych z obecnie żyjącymi rodzicami. Metodyka zbierania danych jest szczegółowiej opisana w następnym rozdziale.

Ponieważ długość odstępów urodzeniowych ulega zmianom z wiekiem oraz kolejnością urodzeń, dobrym miernikiem ogólnej zdolności rozrodczej  $j$ -tego stadła jest średnia długość trwania ustandaryzowanych ze względu na wiek i kolejność odstępów urodzeniowych:

$$F_j = \frac{1}{n} \sum_{i_{jox}} \frac{i_{jox} - \bar{i}_{ox}}{S_{ox}}$$

gdzie:  $F_j$  — zdolność rozrodcza  $j$ -tego stadła,  $n$  — liczba odstępów obserwowanych w tym stadle,  $i_{jox}$  — odstęp  $o$ -tej kolejności, który rozpoczął się gdy  $j$ -ta kobieta była w wieku  $x$ ,  $\bar{i}_{ox}$  — średnia długość odstepu  $o$ -tej kolejności u kobiet w wieku  $x$  w populacji, do której należą bada-

ne stadło,  $S_{ox}$  — odchylenie standardowe obliczone dla tego samego zbioru odstępów co średnia.

Stosując taką metodę określania zdolności rozrodczej stadeł dokonuje się zabiegu powtarzania pomiaru na tym samym obiekcie. Cechą mierzoną w sposób powtarzalny jest tu długość odstępu urodzeniowego. Powtórzenie to ma miejsce dla danej kobiety tyle razy, ile odstępów bierze się u niej pod uwagę. Maksymalna liczba uwzględnionych odstępów zależy oczywiście od całkowitej liczby urodzeń z kobiety. Dla określenia wartości  $F$  nie musimy jednak koniecznie dysponować całą historią rozrodu stadła, wystarczy jej wycinek obejmujący kilka odstępów.

Zabieg powtarzania pomiarów zmniejsza wpływ wariancji pomiędzy kolejnymi obserwacjami tego samego osobnika, a więc także wariancji błędu losowego pomiarów, na ocenę ogólnej wariancji fenotypowej. Tym samym uwypukla się wpływ zróżnicowania genetycznego oraz wariancji międzypersonicznej spowodowanej oddziaływaniem tych czynników środowiska, których efekty nie zmieniają się w ciągu życia osobników. Równocześnie można oszacować udział wewnątrzosobniczej zmienności cechy (tj. między kolejnymi pomiarami tego samego osobnika) w całkowitej wariancji fenotypowej pomiarów wykonanych jednorazowo na zbiorze osobników.

Wewnątrzpopulacyjną wariancję cechy fenotypowej można podzielić na następujące składowe [Falconer 1974]: wariancję wynikającą ze zmienności genetycznej  $V_G$ , wariancję środowiskową międzypersoniczną  $V_{Eg}$  i wariancję wewnątrzosobniczą  $V_{Es}$ :

$$V_p = V_G + V_{Eg} + V_{Es}$$

Obserwując wariancję cechy fenotypowej, wyznaczonej dla każdego osobnika jako średnią z wielokrotnie powtórzonych pomiarów (oznaczymy tę wariancję przez  $V_{pn}$ ), redukuje się wpływ trzeciego ze źródeł o taki ułamek jaki stanowi różnica pomiędzy jednością a odwrotnością średniej liczby powtórzeń na każdym osobniku. Średnią liczbę powtórzeń wyznacza się następująco [Sváb 1978]:

$$\bar{n} = \frac{1}{N-1} \left( \sum^N n_j - \frac{\sum^N n_j^2}{\sum^N n_j} \right)$$

gdzie:  $n_j$  — liczba powtórzeń na  $j$ -tym obiekcie (osobniku, stadle),  $\bar{n}$  — średnia liczba powtórzeń,  $N$  — liczba obiektów. Zatem wariancja fenotypowa cechy powtarzalnej zawierać będzie następujące elementy:

$$V_{pn} = V_G + V_{Eg} + \frac{1}{\bar{n}} V_{Es}$$

Znając pełną wariancję fenotypową cechy mierzonej jednorazowo oraz wariancję fenotypową cechy powtarzalnej łatwo można wyznaczyć wiel-

kość wariancji wewnątrzsobniczej. Wystarczy w tym celu różnicę  $V_p - V_{pn}$  podzielić przez część wariancji wewnątrzsobniczej jaką usuwa się za pomocą zabiegu powtarzania pomiarów

$$V_{Es} = \frac{V_p - V_{pn}}{1 - \frac{1}{\bar{n}}}$$

Jeśli bada się grupę osobników tak dobranych by międzyosobniczy komponent wariancji środowiskowej był pomijalny ( $V_{Eg} \cong 0$ ), to, jak wynika z przedstawionych formuł, znając wariancję wewnątrz osobników, można od razu wyliczyć wielkość wariancji genetycznej.

W przypadku miernika zdolności rozrodczej  $F$ , przy obliczaniu którego wykonuje się standaryzację zero-jedynkową, wariancja fenotypowa pojedynczego odstepu  $S^2 = V_p$  jest zawsze taka sama, a priori równa jedności. Badając wariancję mierników zdolności rozrodczej ( $S_F^2 = V_{pn}$ ) otrzymujemy oszacowanie wariancji fenotypowej cechy powtarzalnej i możemy zastosować odpowiednie zabiegi rachunkowe celem określenia komponentów wariancji ogólnej. Przy założeniu, że  $V_{Eg} = 0$ , dla oszacowania  $V_G$  wystarczy obliczyć współczynnik korelacji wewnątrzklasowej  $r$ , czyli korelacji pomiędzy kolejnymi obserwacjami u tego samego sta-  
dła

$$r = \frac{\bar{n}S_F^2 - 1}{\bar{n} - 1} = 1 - V_{Es} = V_G = h_{(\max)}^2$$

Równość ta jest spełniona tylko przy przyjętych założeniach:  $V_p = 1$  i  $V_{Eg} = 0$ . Spełnienie założenia  $V_{Eg} = 0$  daje jednocześnie randomizację warunków środowiskowych wpływających na wariancję wewnątrz osobników. Zatem oszacowanie wariancji genetycznej na odpowiednio dobranym materiale ( $V_{Eg}$  bliskie 0) nie będzie obciążone ewentualną korelacją wewnątrzsobniczych wpływów środowiskowych. Tak wyliczony udział wariancji genetycznej jest maksymalną oceną wielkości współczynnika odziedziczalności  $h^2$  mającego bezpośrednie znaczenie dla określenia efektywności selekcji przebiegającej ze względu na cechę fenotypową. Mówi się tu o maksymalnej wielkości współczynnika  $h^2$ , ponieważ dokładna jego wartość wyraża się stosunkiem jednego tylko składnika wariancji genotypowej — wariancji addytywnych efektów genów do wariancji fenotypowej. Przy ocenie wariancji addytywnej  $V_A$  należy usunąć z wariancji genetycznej wariancję wynikającą z interakcji pomiędzy allelami tego samego lokus  $V_D$  i różnych loci  $V_I$ , a to wymaga badań kowariancji pomiędzy osobnikami spokrewnionymi

$$h^2 = \frac{V_A}{V_p}, \quad V_A = V_G - (V_D + V_I)$$

Ponadto w praktyce założenie, że wariancja, której źródłem są międzyosobnicze różnice efektów środowiskowych  $V_{Eg}$  jest równa zero, nie zawsze da się całkowicie spełnić przy doborze materiału do badań. Istnienie takiej wariancji w badanych grupach podwyższy wartość współczynnika korelacji, a więc również oszacowania  $h^2_{(max)}$ .

Zasady analizy wariancji i wykorzystywania jej wyników w interpretacjach genetycznych i ewolucyjnych, stanowiące podstawę przedstawianych tu metod, zostały wprowadzone głównie przez R. A. Fishera i S. Wrighta, a szeroko opisane w dziełach o charakterze podręcznikowym [np. Mather i Jinks 1971, Falconer 1974, Sváb 1978].

Do zagadnienia udziału czynników dziedzicznych w determinacji zmienności fenotypowej można również podejść badając podobieństwa pomiędzy krewnymi. Daje to również, teoretycznie, możliwość rozdzielania wariancji genetycznej na jej składowe. Podobieństwo pomiędzy osobnikami spokrewnionymi bada się za pomocą klasycznej analizy współzmienności. Dobierając pary osób w określony sposób spokrewnionych można uchwycić efekty poszczególnych składników wariancji genotypowej:  $V_A$ ,  $V_D$ ,  $V_I$ . Należy pamiętać, że kowariancja pomiędzy krewnymi może wynikać nie tylko ze źródeł genetycznych, mogą bowiem istnieć wspólne dla nich oddziaływania środowiska. Ten ostatni komponent jest trudny do wydzielenia. Największe znaczenie może on mieć przy badaniu korelacji pomiędzy osobnikami należącymi do tego samego pokolenia, szczególnie zaś pomiędzy członkami tej samej, złączonej zależnościami społeczno-ekonomicznymi, jednostki rodzinnej (np. rodzeństwo). Taki udział składnika środowiskowego kowariancji można próbować oceniać badając korelacje pomiędzy cechami par osób dobranych wyłącznie ze względu na istniejące pomiędzy nimi więzy społeczne (np. żony braci, adoptowane dzieci). U organizmów diploidalnych, w odniesieniu do cech indywidualnych łatwo jest teoretycznie określić jaką wspólną część genotypu posiadają osobnicy o danym stopniu pokrewieństwa. Określenia te stanowią podstawę ocen maksymalnych wartości współczynników korelacji pomiędzy parami krewnych. Oceny te podane są w cytowanych poprzednio podręcznikach.

Płodność człowieka, jak to już wspomnieliśmy, jest fenotypowym efektem współdziałania pomiędzy więcej niż jednym genotypem i środowiskiem. W czasie przebiegu zdarzeń, które składają się na zjawisko płodności mamy do czynienia z działaniem i interakcjami trzech genotypów (a w przypadku ciąży mnogich nawet większej ich liczby): kobiety, jej partnera i potomka. Genotyp potomka jest złożeniem, ale nie prostą sumą, genomów rodziców. Biorąc pod uwagę poprzednio wyróżnione okresy odstępu urodzeniowego można w przybliżony sposób spróbować określić przeciętny udział poszczególnych genotypów w determinacji zdolności rozrodczej. W determinacji czasu trwania okresu „ryzyka” zajścia w ciąż-

zę prawie równą rolę odgrywają genotypy mężczyzny i kobiety. Genotypy te przez udział w formowaniu fenotypów wpływają na częstość stosunków, fizjologię funkcjonowania dróg rodnych, ilość i jakość produkowanych gamet. W czasie trwania ciąży mamy do czynienia ze zjawiskami, w których determinacji biorą udział genotypy matki i płodu. Genotyp płodu w połowie pochodzi od matki, w okresie tym więc „wkład” wyposażenia dziedzicznego kobiety w wyposażenie zespołu dwu osobników wynosi 0,75. W końcu, w okresie połogowym, determinacja dziedziczna zależy tylko od genotypu kobiety. Pewną rolę odgrywać tu mogą odległe efekty ciąży. Można więc dla tego okresu dopuścić niewielki udział genotypu płodu, a poprzez niego także i wyposażenia dziedzicznego mężczyzny. Jak widać, badając płodność „kobiet”, bo tak się zwykle postępuje ze względu na techniczne trudności badania pod tym względem mężczyzn, mamy do czynienia z taką cechą fenotypową, w której determinacji genotyp kobiety nie jest jedynym decydującym materiałem dziedzicznym. Genotypy kobiet mogą determinować przeciętnie około 3/4 zmienności genetycznej cechy fenotypowej określanej mianem płodności lub zdolności rozrodczej. Wynika stąd konieczność wprowadzenia poprawek do odpowiednich metod statystycznych stosowanych dla szacowania udziału genetycznych składników wariacji i odziedziczalności, jeśli chce się uzyskać ocenę wyłącznie wpływu genotypów kobiet na determinację zróżnicowania rozrodu. Można również otrzymać oceny wpływu genotypów mężczyzn i potomków. W szczególności, dla uzyskania przybliżonej oceny wpływu genotypów kobiet, szacunek odziedziczalności uzyskany z badań cech powtarzalnych należy podzielić przez 0,75. Podobne poprawki należy wprowadzać do ocen za pomocą badania współzmienności pomiędzy krewnymi. Zagadnienie jest tu komplikowane przez fakt, że udział poszczególnych składników wariacji genetycznej pomiędzy różnymi kombinacjami osobników spokrewnionych jest różny. Wymaga to znajomości sposobu dziedzicznej determinacji płodności. Stosunkowo łatwo można wyznaczyć maksymalne wartości współczynników korelacji pomiędzy niektórymi kombinacjami krewnych, zakładając, że cała genetyczna wariacja płodności jest addytywna, a udział genotypu kobiety wynosi około 75%. Na przykład, dla par matka—córka lub siostra—siostra, przy braku wariacji spowodowanej efektami środowiskowymi współczynniki korelacji powinny wynosić około 0,3, a w tej samej sytuacji korelacje matka—syn, lub siostra—brat mogą osiągnąć wartości współczynników równe w przybliżeniu 0,1. Wprowadzanie omawianych poprawek ma na celu ustalenie jaka byłaby odziedziczalność płodności jako cechy fenotypowej w sytuacji, w której całe zróżnicowanie genetyczne wynikałoby tylko ze zmienności genotypów jednej z osób uczestniczących w rozrodzie, pozostałe zaś osoby (partner i potomstwo) nie wykazywałyby w ogóle zmienności genetycznej. Jest to równoznaczne z sytuacją teoretyczną, w której wszy-

stkie kobiety badane metodą powtarzalności współżyją z tym samym mężczyzną, a wszystkie ich dzieci mają taki sam genotyp.

W przypadku powtarzalności, przyjęcie iż wariacja wyposażenia dziedzicznego kobiet stanowi przeciętnie około  $3/4$  całej wariacji genetycznej odnosi się do sytuacji, w której każde dziecko danej kobiety ma innego ojca. Badając metodą powtarzalności stadła, należy liczyć się z tym, że wystąpienie kolejnych ciąż i porodów jest wynikiem współżycia z tym samym mężczyzną. Korelacja wewnątrzklasowa odzwierciedla więc będzie właściwości obydwu genotypów rodzicielskich oraz podobieństwa pomiędzy genotypami kolejnych potomków, stanowiących grupę rodzeństwa. Ponieważ u potomków następować może różne kombinowanie się genomów rodziców, właściwości dzieci oraz ich interakcje z organizmem matki nie będą dokładnie powtarzalne z ciąży na ciążę. Tak więc, obserwując stadła można wprawdzie oczekiwać, że współczynnik korelacji pomiędzy długością kolejnych odstępów urodzeniowych, przy braku wariacji spowodowanej wpływami środowiska, będzie wyższy od 0,75, ale nie osiągnie on wartości 1,0. Warto jeszcze zauważyć, że współzależności pomiędzy genotypami osób uczestniczących w rozrodzie mogą wygaszać część fenotypowych efektów zmienności genetycznej związanej z płodnością występującej u pojedynczych osobników. Ocena stopnia w jakim jednostkowe wyposażenie dziedziczne determinuje zmienność płodności wydaje się być kwestią najistotniejszą, mającą bezpośrednie znaczenie dla interpretacji ewolucyjnych.

#### DOBÓR MATERIAŁU EMPIRYCZNEGO

Materiał nadający się do badania genetycznego zróżnicowania płci rozrodczej w opisany uprzednio sposób powinien: stanowić reprezentatywną próbę z grupy homogenicznej pod względem między innymi środowiskowych determinant rozrodu, pozwalać na usunięcie efektów regulacji urodzeń i obejmować okres wystarczający do wyważenia co najmniej kilku urodzeń w każdym ze stadł, dane jest by obejmował on osoby spokrewnione należące do dwóch pokoleń.

Tego rodzaju materiały, wykorzystane w badaniach przeprowadzanych na grupach różnych grup ludności polskiej, pochodzących odnoszących się do ludności nie stosującej się do kontroli urodzeń oraz z wyjątkiem małżonków

o kon-

st-

tano również o datę rozpoczęcia regularnego współżycia płciowego jeżeli była ona inna niż data ślubu. Łącznie materiał obejmuje informacje o przebiegu rozrodu 3902 stadeł w 12 grupach ludności zamieszkałej w Polsce i w USA, żyjącej w XIX i XX wieku. Liczba branych pod uwagę urodzeń wynosi 7503. Wymagania stawiane materiałowi udało się spełnić w różnym stopniu w poszczególnych grupach, w zależności od ich specyfiki i możliwości uzyskania szczegółowych informacji. Podana niżej krótka charakterystyka grup umożliwi orientację w wartości materiału. Nazwy grup są umownymi skrótami urobionymi od ich lokalizacji.

### 1. Szczepanowo

Informacje o rozrodzie 265 kobiet, obejmujące 192 odstępy protogenetyczne i 842 intergenetyczne pochodzą z ksiąg metrykalnych rzymskokatolickiej parafii Szczepanowo obejmujących lata od 1825 do 1874. Ludność tej parafii, zamieszkująca kilkanaście wsi na południu obecnego województwa bydgoskiego, stanowiła reprezentatywną próbę dziewiętnastowiecznej wiejskiej ludności Wielkopolski [Henneberg 1977 a i b, 1978].

### 2. Panna Maria

Parafia Panna Maria (hrabstwo Karnes, Teksas) jest najstarszą polską parafią w Ameryce. Założyła ją w 1854 roku grupa kilkudziesięciu rodzin emigrujących ze wsi Płużnica Wielka na Opolszczyźnie i jej najbliższych okolic. Szczegóły dotyczące emigrantów i historii polskich osad w Teksasie podane są m. in. w książkach A. Brożka [1972] i J. Przygody [1972]. Charakterystykę antropologiczną ich mieszkańców przedstawił Brożka [1934]. Informacje wykorzystane w niniejszej pracy pochodzą z ksiąg metrykalnych parafii za lata 1855 - 1900 oraz imiennych spisów parafialnych przeprowadzonych w latach 1860, 1870, 1880, 1890. Dane te są dostępne w *US Bureau of Census* w Waszyngtonie. Rezerwa danych pozwoliła uzyskać dane o 379 kobietach obejmujące 287 protogenetycznych i 595 intergenetycznych.



W czasie ankietowania kobiet uwzględniano, oprócz dat urodzeń małżonków, dat ślubów i dat urodzeń dzieci, informacje o poronieniach (naturalnych i sztucznych), czasowych przerwach w pożyciu małżeńskim i ewentualnej bezpłodności. Ogółem dane pozwoliły na obliczenie długości 669 odstępów protogenetycznych i 1728 intergenetycznych dla urodzeń występujących w latach 1910 - 1963. Materiał jest stosunkowo liczny, jego wartość obniża nieco brak dokładnych dat urodzeń potomstwa (podany tylko rok urodzenia). T. Bielicki i Z. Welon [1964 b] podjęli próbę oszacowania strat rozrodczych u 341 kobiet z tej grupy. Stwierdzili oni, że przyczynami biologicznymi da się wyjaśnić 12,6% wszystkich strat, społecznymi 45,8%; 41,6% strat nie udało się wyjaśnić na podstawie zebranych informacji.

#### 4. Wdzydze Kiszewskie, 5. Chmielno, 6. Gniewino

W latach 1975, 1976, 1978 i 1979 wykonano badania rodzin we wsiach województwa gdańskiego. Ekipy Zakładu Morfologii i Biomechaniki Człowieka WSWF w Gdańsku i Zakładu Antropologii UAM zbierały wywiady w trzech grupach ludności wiejskiej: z okolic Wdzydz Kiszewskich (południowa część Kaszubszczyzny), Chmielna (centrum) i Gniewina (północ). Grupy te potraktowano oddzielnie ze względu na domniemane różnice kulturowe pomiędzy nimi. Ankietowano wszystkie małżeństwa niezależnie od wieku małżonków. Zbierając wywiady uwzględniano, poza datami ślubów i urodzeń, poronienia, kontrolę urodzeń, przerwy w pożyciu oraz częstość stosunków płciowych. Wywiad dotyczący kontroli urodzeń i szczegółów pożycia małżeńskiego zbierano, w większości przypadków, osobno od męża i żony, a następnie uzgadniano celem uzyskania bliższych prawdy informacji. W okolicach Chmielna i Gniewina wykonano również pomiary antropometryczne badanych. Zostaną one częściowo wykorzystane w niniejszej pracy.

Z Wdzydz Kiszewskich i okolicznych wsi uzyskano informacje o rozrodzie 165 stadeł dające możliwość obliczenia długości 553 odstępów intergenetycznych. W grupie tej nie zbierano informacji o datach ślubów, toteż obliczenie długości odstępów protogenetycznych było niemożliwe. Wsie te leżą na południowym skraju Kaszubszczyzny i zamieszkałe są w większości przez ludność autochtoniczną. Biologiczno-demograficzna charakterystyka omawianej grupy podana jest w pracy Berdychowskiego i Henneberga [1978].

W gminie Chmielno uzyskano dane o rozrodzie 80 rodzin pozwalające określić długość 38 odstępów proto- i 225 intergenetycznych. Gmina ta, położona w centrum Kaszubszczyzny, zamieszkała jest prawie wyłącznie przez ludność autochtoniczną. W trakcie badań zostało to potwierdzone przez zadawanie pytań o miejsca urodzenia rodziców i dziadków.

Z gminy Gniewino zebrano informacje o 74 rodzinach: 25 odstępów proto- i 242 intergenetyczne. Gmina ta leży na północnym skraju województwa gdańskiego, na przedwojennej granicy polsko-niemieckiej, toteż obecna jej ludność jest mieszana: autochtoni i repatrianci z Litwy, Białorusi i Ukrainy.

#### 7. Kalisz

Przeprowadzono wywiady ze 134 pacjentkami poradni K w Kaliszu. Warunkiem ankietowania było stałe zamieszkanie w mieście od, najpóźniej, osiemnastego roku życia, co najmniej jedna przeżyta ciąża i wydanie na świat wszystkich dzieci w mieście. Większość badanych (53%) ukończyło jedynie szkołę podstawową, a tylko 4% legitymowało się wyższym wykształceniem. W zbieranych w 1977 roku wywiadach, poza informacjami uwzględnianymi w badaniach kobiet z województwa gdańskiego, w przypadkach skutecznego stosowania antykoncepcji pytano o daty rozpoczęcia i zakończenia stosowania metod i środków kontroli urodzeń. Umożliwiło to wyłączenie okresów „pozornego ryzyka” z długości odstępów urodzeniowych. Ogółem uzyskane dane obejmują 134 odstępy proto- i 160 intergenetycznych „oczyszczonych” od efektów kontroli urodzeń.

#### 8. Poznań — ankietę

W 1978 roku ankietowano 138 kobiet na oddziałach ginekologiczno-położniczych szpitali poznańskich. Dobór badanych, jak i sposób ankietowania były takie same jak w badaniach kaliskich. W grupie tej odsetek kobiet z wykształceniem podstawowym był mniejszy (38%), a większy absolwentek wyższych uczelni (15%). Uzyskano informacje o 88 odstępach protogenetycznych i 119 intergenetycznych. U ankietowanych wykonano pomiary wybranych cech antropometrycznych.

#### 9. Poznań — archiwa

Z archiwów Kliniki Położnictwa i Chorób Kobietych w Poznaniu uzyskano dane o 1545 kobietach przebywających w Klinice w 1969 roku. Zapisywane w trakcie badania lekarskiego informacje nie były zbierane pod kątem potrzeb niniejszej pracy, często brak w nich szczegółów dotyczących kontroli urodzeń i pożycia małżeńskiego; nie można mieć również całkowitej pewności co do rejestracji dat urodzeń wszystkich dzieci. Zaletą tego materiału jest stosunkowo duża liczebność (większość dzieci rodzonych w Poznaniu przychodzi na świat w tej właśnie klinice) pozwalająca

jąca odtworzyć długość 260 odstępów protogenetycznych i 856 intergenetycznych. Materiał ten został opracowany przez mgr Elżbietę Muchę zgodnie z metodyką zaproponowaną przez autora i przedstawioną w niniejszej pracy.

#### 10. Daniszyn, 11. Miłosław

Materiał ankietowy zebrano w 1978 roku we wsiach wielkopolskich należących do gmin Daniszyn (woj. kaliskie) i Miłosław (woj. poznańskie), charakteryzujących się przewagą ludności rolniczej. Ograniczono się do dat ślubów (ewentualnie rozpoczęcia regularnego współżycia) i urodzeń dokonując jedynie ogólnego wywiadu dotyczącego stosowania kontroli urodzeń. Ankietowano wszystkie stadła bez względu na wiek małżonków.

W gminie Daniszyn ankietowano 92 stadła uzyskując dane o 92 odstępach proto- i 222 intergenetycznych.

W gminie Miłosław uzyskano informacje o rozrodzie 81 stadeł pozwalające na odtworzenie długości 81 odstępów proto- i 121 intergenetycznych.

#### 12. Koło — nauczycielki

W 1978 r. zebrano wywiady dotyczące 82 płodnych stadeł, w których kobiety były nauczycielkami zawodowo czynnymi w szkołach miasta Koła. Uzyskano dane o 82 odstępach proto- i 84 intergenetycznych. Wywiady prowadzono w sposób podobny jak we wsiach wielkopolskich.

Materiały dotyczące kobiet wielkopolskich (grupy 7 - 12) zbierane były i opracowywane przez Zakład Antropologii UAM.

Oceniając całość materiałów można powiedzieć, że dobór grup zapewnia stosunkowo wysoką wewnętrzną homogeniczność każdej z nich pod względem czynników środowiskowych, a jednocześnie stwarza możliwość ewentualnego ujawnienia się międzygrupowego zróżnicowania szeroko rozumianych warunków ekologiczno-kulturowych. Ponieważ wszystkie grupy stanowią próby ludności polskiej, można przyjąć, że mamy do czynienia z grupami o podobnym składzie i strukturze genetycznej.

#### WSTĘPNE OPRACOWANIE MATERIAŁU

Przygotowanie materiału do badań odziedziczalności zdolności rozrodczej i intensywności selekcji polegało na obliczeniu długości odstępów proto- i intergenetycznych oraz wykluczeniu z ich długości, tam gdzie było to możliwe, wpływu czynników „pozabiologicznych”. Jeśli istniały tylko ogólne informacje o stosowaniu przez niektóre stadła kontroli uro-

dzeń, lub znacznych nieciągłości pożycia, całość danych dotyczących tych stadeł była odrzucana. W przypadkach istnienia informacji bardziej precyzyjnych — daty stosowania skutecznej kontroli urodzeń, czas trwania okresowej separacji itp., obliczano długość okresów „pozornego ryzyka” i wyłączano ją z długości odstępów lub odrzucano pojedyncze odstępy, na których długość tego rodzaju zdarzenia mogły mieć wpływ. Dla większości grup nie udało się uzyskać wystarczająco ścisłych danych o datach rozpoczęcia regularnego współżycia płciowego jeśli nastąpiło ono przed ślubem. W tych przypadkach odstęp protogenetyczny trzeba było wyznaczać formalnie z dat ślubu i pierwszego urodzenia. U wielu stadeł tak obliczone odstępy były krótsze niż 9 miesięcy. Dane takie odrzucono. Stąd w większości grup liczba stadeł płodnych jest wyższa niż liczba wziętych pod uwagę odstępów protogenetycznych. Nie weszły również do dalszych analiz odstępy intergenetyczne trwające dłużej niż 7,5 roku, a otrzymane z materiałów, w których brak było informacji dotyczących ciągłości pożycia (w szczególności materiały metrykalne). Można bowiem podejrzewać, że długość tych odstępów jest raczej odzwierciedleniem błędów w rejestracji lub nieujawnionych przerw w pożyciu, niż przebiegu rozrodu w normalnie funkcjonującym stadle.

Dla większości grup obliczono też wskaźniki  $I_f$  Crowa wybierając tylko te stadła, w których kobiety w momencie badania były w wieku co najmniej 40 lat i miały pełną historię rozrodu. Zastrzeżenie to odnosi się do materiałów metrykalnych, gdzie można było obserwować tylko część przebiegu rozrodu tych stadeł, które zawarły małżeństwa przed datą, od której rozpoczynają się rejestry.

Następnie dla każdej grupy z osobna (z wyjątkiem połączonych danych z Daniszyna i Miłosławia) obliczono parametry rozkładów odstępów urodzeniowych podzielonych na klasy kolejności odstepu i pięcioletnie klasy wieku. Podstawą zaliczenia danego odstepu do odpowiedniej klasy wieku była liczba lat matki na początku odstepu. Gdy liczebności odstepów w niektórych klasach wieku i kolejności były małe, dane dla sąsiadujących klas traktowano łącznie celem uniknięcia zbyt dużych błędów losowych oszacowań średnich i wariancji. Otrzymane dla każdej z grup zestawy średnich i odchyłeń standardowych według wieku i kolejności posłużyły do wykonania standaryzacji przy obliczaniu wartości  $F$  stadeł danej grupy. Wartości mierników zdolności rozrodczej warto było obliczać tylko dla tych stadeł, dla których znana była długość więcej niż jednego odstepu urodzeniowego. Praktycznie obliczenia dotyczyły jedynie stadeł mających znaną długość co najmniej trzech odstepów. Reguła ta nie dotyczy materiałów z Wielkopolski, gdzie liczebność stadeł wielodzietnych była niewielka. W większości wykorzystanych materiałów mała liczba odstepów obserwowanych u niektórych rodzin była raczej wynikiem sposobu zbierania informacji, niż ich rzeczywiście mniejszej płodności. Materiały metrykalne mają bowiem sztywne granice czasowe, zaczy-

nają się i kończą w określonych latach, toteż te stadła, których końcowa lub początkowa faza historii rozrodu przypada w pobliżu owych granic mają uchwycone w rejestrach tylko małe części całości urodzeń jakie w nich następowały. Podobna uwaga odnosi się do materiałów ankietowych, w których rok badania stanowi górną granicę obserwacji, brak tu jednak dolnej granicy. Ponadto niektóre odstępy odrzucono na skutek udziału w determinacji ich długości czynników „pozabiologicznych”.

Ostatecznie oceny mierników zdolności rozrodczej uwzględniające 6447 urodzeń objęły 1525 stadeł.

W materiałach metrykalnych ze Szczepanowa i Panny Marii oraz w materiale ankietowym z Nuru możliwe było ustalenie pokrewieństwa niektórych osób na podstawie nazwisk, miejsc i dat urodzenia. Te stadła rodziców i rodzeństwa, dla których dało się obliczyć wartości  $F$  pozwoliły uzyskać łącznie 260 kombinacji par osób spokrewnionych wykorzystanych dla analizy kowariancji. Ponieważ wartości  $F$  są standaryzowane na dane każdej grupy, wszystkie pary, niezależnie od pochodzenia, można było potraktować łącznie.

#### CHARAKTERYSTYKA ZDOLNOŚCI ROZRODCZEJ I SPOSOBNOŚCI DO SELEKCJI W BADANYCH GRUPACH

##### DŁUGOŚĆ ODSTĘPÓW

Opracowanie materiałów ze Szczepanowa sugerowało, że wiek jest czynnikiem silniej niż kolejność wpływającym na długość odstępów urodzeniowych [H e n n e b e r g 1977 b]. Obliczenie korelacji wieku i kolejności, w próbie 595 odstępów intergenetycznych z Panny Marii, dało współczynnik korelacji  $r = +0,83$ . W związku z tym międzygrupowe porównanie można ograniczyć jedynie do długości odstępów według wieku.

Rozpatrując odstępy protogenetyczne (tab. 1) stwierdzamy, że ich średnia długość waha się od 14 do 23 miesięcy i jest przeciętnie mniejsza niż odstępów intergenetycznych. Trudno tu o jednoznaczną interpretację różnic międzygrupowych. Wynikać one mogą z arbitralnego wyłączenia począć przedślubnych, których częstość jest rozmaita w poszczególnych grupach, z niedokładności określania momentu rozpoczęcia regularnego współżycia płciowego, gdy następował on przed ślubem i był uwzględniony przy obliczaniu długości odstepu, oraz z ewentualnej kontroli urodzeń. Pewien wpływ może mieć tu także międzygrupowe zróżnicowanie częstości odstępów protogenetycznych według wieku (por. tabela 1).

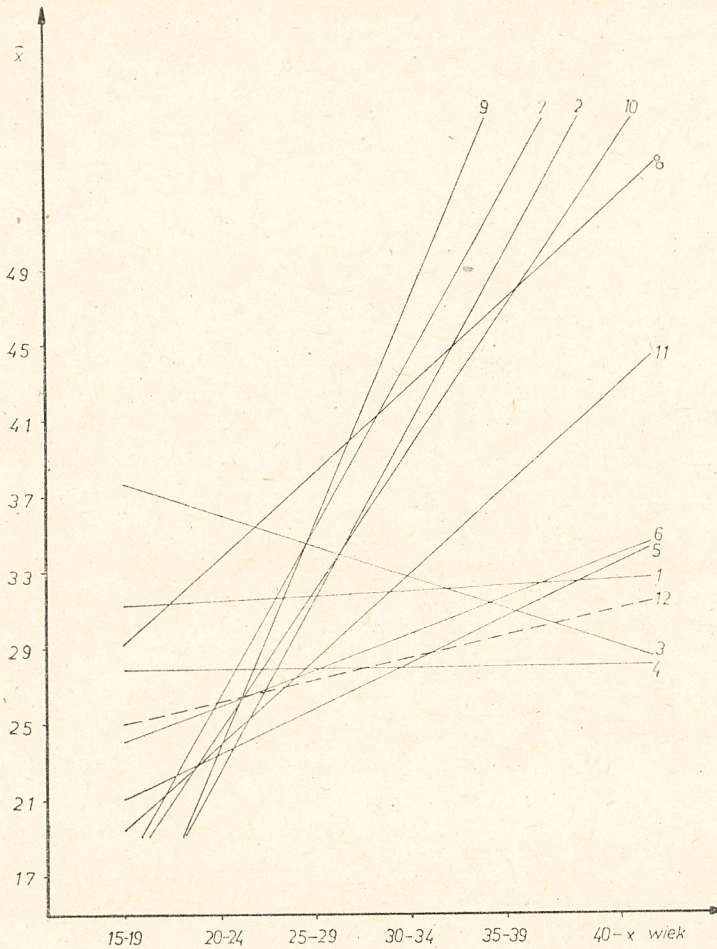
Zróżnicowanie długości odstępów intergenetycznych jest szczególnie wyraźne w starszych klasach wieku. Ponieważ dość trudno zorientować się w obfitym materiale liczbowym (tab. 1) rozpatrzymy prostoliniową regresję średnich długości odstępów względem wieku. Biorąc pod uwagę

Tab. 1. Długość (w miesiącach) odstępów proto- i intergenetycznych w badanych grupach. Przy liczebności odstępów protogenetycznych podano w nawiasie liczebność odstępów obserwowanych u matek w wieku 20 - 24 lat

Grupa		protogenetyczne	Odstępy intergenetyczne według wieku					
			15 - 19	20 - 24	25 - 29	30 - 34	35 - 39	40 - x
Szczepanowo	<i>N</i>	192(92)	29	201	261	201	127	23
	$\bar{x}$	23,2	34,0	30,0	29,7	31,7	32,5	34,0
	<i>s</i>	19,3	22,7	14,2	12,8	15,5	13,9	12,4
Panna Maria	<i>N</i>	95(51)	35	178	170	118	70	24
	$\bar{x}$	15,1	24,3	26,1	27,7	29,2	30,7	34,9
	<i>s</i>	7,6	10,6	10,2	10,9	9,7	12,7	12,4
Nur	<i>N</i>	669(314)	4	228	565	552	296	83
	$\bar{x}$	19,8		22,5	31,7	38,8	51,9	59,1
	<i>s</i>	16,8		10,1	17,7	24,9	31,1	36,7
Wdzydze Kiszewskie	<i>N</i>	brak danych	12	140	193	136	72	
	$\bar{x}$		43,9	28,2	32,5	35,6	31,1	
	<i>s</i>		31,1	18,6	24,4	24,6	21,8	
Chmielno	<i>N</i>	38(25)	3	64	75	53	26	4
	$\bar{x}$	16,7		23,2	27,4	25,9	32,3	
	<i>s</i>	10,1		12,0	17,3	14,4	17,3	
Gniewino	<i>N</i>	25(14)	18	106	74	36	8	0
	$\bar{x}$	16,2	27,4	26,7	29,2	30,8	25,5	—
	<i>s</i>	5,8	14,2	15,8	14,8	18,2	8,3	—
Kalisz	<i>N</i>	134(72)	3	62	55	33	7	0
	$\bar{x}$	14,1	21,3	21,9	29,2	36,0	51,3	—
	<i>s</i>	5,1	5,7	10,8	18,5	29,2	52,3	—
Poznań, ankiety	<i>N</i>	88(42)	2	37	51	25	4	0
	$\bar{x}$	17,9	19,5	29,1	32,0	35,5	61,0	—
	<i>s</i>	17,1	1,5	18,4	23,0	24,6	21,6	—
Poznań archiwa*	<i>N</i>	260(56)	0	128	281	267	140	40
	$\bar{x}$	14,2	—	18,5	28,7	38,3	36,4	32,2
	<i>s</i>	8,7	—	12,3	19,2	28,3	26,9	26,1
Daniszyn i Miłośław	<i>N</i>	173(106)	0	105	142	73	23	0
	$\bar{x}$	15,5	—	24,4	33,9	47,8	59,3	—
	<i>s</i>	10,9	—	11,0	21,9	55,5	32,1	—
Koło, nauczycielki	<i>N</i>	82(48)	0	13	39	23	6	3
	$\bar{x}$	19,7	—	29,7	34,2	50,6	60,2	39,7
	<i>s</i>	38,6	—	13,9	16,9	34,7	45,1	11,0

\* granice klas wieku przesunięte o jeden rok „w górę” (tj. 16 - 20, 21 - 25 itd.).

przebieg linii regresji wydzielić można dwa zespoły grup. W pierwszym, do którego należą: Szczepanowo, Wdzydze Kiszewskie, Gniewino, Chmielno i Panna Maria nachylenie linii regresji jest małe — długość odstepu ulega niewielkim regularnym zmianom z wiekiem. Linie tego zespołu przebiegają podobnie do linii wyznaczonej na podstawie teoretycznie wprowadzonych przez Burgeois-Pichata [za Spuhler 1976]



Rys. 1. Proste regresji średnich długości odstępów intergenetycznych z wiekiem  
 1 — Szczepanowo, 2 — Nur, 3 — Wdzydze Kiszewskie, 4 — Gniewino, 5 — Chmielno, 6 —  
 Panna Maria, 7 — Poznań, ankiety, 8 — Koło, nauczycielki, 9 — Daniszyn i Miłostaw, 10 —  
 Kalisz, 11 — Poznań, archiwa, 12 — „model” Burgeois-Pichata

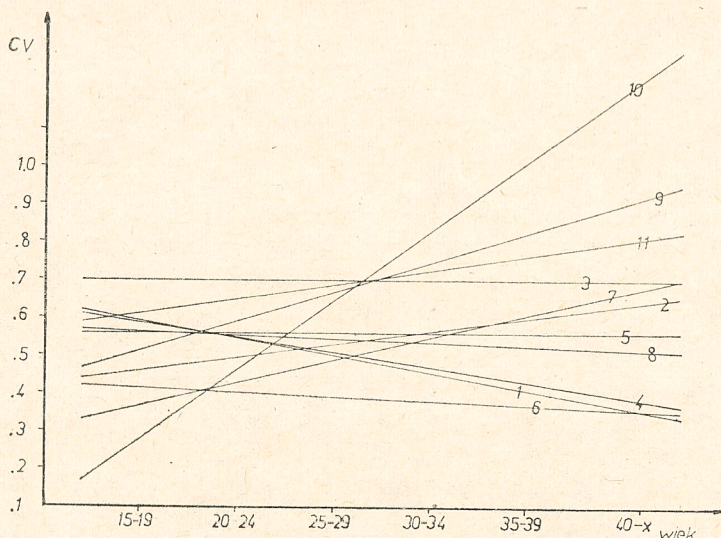
współczynników płodności według wieku. Współczynniki te uzyskano przez uogólnienie danych demograficznych przy następujących założeniach: kobiety wychodzą za mąż przeciętnie w wieku 20-24 lat, brak świadomej kontroli urodzeń, częstość stosunków płciowych wynosi 8 na cykl miesięczny, opóźnienie zapłodnienia (zapładniałość) 1,9 cyklu, ciąża i okres połogowy trwają łącznie 24 cykle, a przedłużenie odstępów z powodu poronień wynosi średnio 5,9 cyklu. Skonstruowaną w ten sposób charakterystykę płodności uznaje się za jeden z demograficznych modeli „płodności naturalnej”.

W drugim zespole nachylenie linii regresji jest znaczne. Należą tu: Nur, Poznań — ankiety, Koło — nauczycielki, Daniszyn + Miłostaw,

Kalisz, Poznań — archiwa. Taki przebieg linii regresji wynika z dłuższych niż w pierwszym zespole odstępów intergenetycznych u starszych kobiet. Warto zauważyć, że do drugiego zespołu należą wyłącznie grupy, o których rozrodzie wiadomości pochodzą z wywiadów. Wydaje się, że wydłużenie odstępów z wiekiem jest tu wynikiem, nieujawnionych w trakcie zbierania materiału, efektów regulacji urodzeń, szczególnie niektórych form kontroli (*coitus interruptus*, „kalendaryk”, ograniczanie częstości stosunków celem uniknięcia zapłodnienia) lub przerw w pożyciu. Wymienione formy kontroli urodzeń uważane są za niezbyt skuteczne w przypadkach indywidualnych, a przy tym nie wymagają stosowania żadnych zabiegów i środków. Mogły więc być pomijane przez respondentów przy udzielaniu odpowiedzi na pytanie o kontrolę urodzeń. Biorąc pod uwagę długość odstępów występujących w grupach tego zespołu u kobiet dwudziestokilkuletnich, nie stwierdza się znaczących różnic w porównaniu z grupami wchodzącymi w skład pierwszego zespołu. Odstępy te mają długość zbliżoną do oczekiwanej na podstawie demograficznego „modelu”.

Średni wiek kobiet w chwili pierwszego ślubu w badanych materiałach również odpowiada założeniom modelowym. Najniższy średni wiek panien w chwili ślubu stwierdziliśmy w Pannie Marii (20,1 lat), najwyższy w Chmielnie (23,8 lat).

Rozpatrując zróżnicowanie poszczególnych odstępów w grupach również łatwiej jest posłużyć się prostymi regresjami. Obliczono je dla współczynników zmienności i wieku (rys. 2). Z wyjątkiem jednej grupy o niewielkiej, szczególnie w starszych klasach wieku, liczebności obserwacji



Rys. 2. Proste regresji współczynników zmienności długości odstępów intergenetycznych z wiekiem. Oznaczenia jak na rys. 1



(Kalisz), nachylenie linii jest bardzo małe. Upoważnia to do wyciągnięcia wniosku, że zmienność odstępów intergenetycznych nie ulega regularnym zmianom z wiekiem. Wzrost wartości odchyłeń standardowych odpowiada wzrostowi wartości średnich.

Podsumowując można stwierdzić, że wybrany do badań materiał składa się z grup o stosunkowo jednolitej charakterystyce zdolności rozrodczej. Występujące różnice międzygrupowe, przynajmniej częściowo, wynikają z różnic sposobu i dokładności zbierania danych. Mogą one mieć również przyczynę w różnicach uwarunkowań ekologiczno-kulturowych, ich wpływ jednak nie wydaje się być znaczny.

#### ZDOLNOŚĆ ROZRODCZA I OCENA PRZYCZYŃ JEJ ZRÓŻNICOWANIA

Zestawiając parametry rozkładów mierników zdolności rozrodczej w badanych grupach oraz wyniki dokonanego podziału ich wariancji (tab. 2) stwierdza się, że jak należało oczekiwać, średnie wartości  $F$  są wsze-

Tab. 2. Parametry rozkładów mierników zdolności rozrodczej ( $F$ ) w badanym materiale oraz oszacowania składników wariancji i maksymalnej wartości udziału wariancji genetycznej kobiet ( $r/0,75$ )

Grupa	$N$	$\bar{F}$	$S_F^2$	$\bar{n}$	$V_{Es}$	$r$	$\frac{r}{0,75}$
Szczepanowo	152	+0,07	0,235	5,3	0,943	0,057	0,076
Panna Maria	111	0,00	0,300	5,5	0,856*	0,144	0,192
Nur	445	+0,02	0,318	4,6	0,871*	0,129	0,172
Wdzydze Kiszewskie	114	0,00	0,262	4,7	0,937	0,063	0,084
Chmielno	45	-0,04	0,221	5,4	0,956	0,044	0,059
Gniewino	48	+0,01	0,310	4,8	0,872	0,128	0,171
Kalisz	35	-0,03	0,283	3,6	0,993	0,007	0,009
Poznań, ankiety	108	-0,05	0,475	2,8	0,817*	0,183	0,244
Poznań, archiwa	251	+0,14	0,325	3,6	0,935	0,065	0,087
Daniszyn	92	0,00	0,372	3,4	0,890	0,110	0,147
Miłosław	64	+0,04	0,404	2,9	0,910	0,090	0,120
Koło, nauczycielki	60	+0,04	0,355	2,4	1,106	-0,106	0,000
Razem	1525	+0,03	0,322	4,2	0,888*	0,112	0,149

\* istotnie różne od 1,000 na poziomie 0,05.

dzie bliskie zera. Ponieważ wartości  $S_F^2$  zależą m. in. od średniej liczby powtórzeń  $\bar{n}$ , a te ostatnie różnią się między grupami, oszacowania wariancji mierników  $F$  nie są bezpośrednio porównywalne pomiędzy sobą. Do porównań nadają się natomiast oszacowania składników wariancji pojedynczych odstępów: wewnątrzsobniczej wariancji środowiskowej  $V_{Es}$  i korelacji  $r=1-V_{Es}$ . Oszacowania  $V_{Es}$  mają  $\sum n_j$  minus  $N$  stopni

swobody i można je porównywać ze sobą stosując test  $F$  Snedecora. Takie porównanie wartości  $V_{Es}$  każdej grupy z każdą (66 porównań), wykazało brak istotnych różnic we wszystkich zestawieniach.

Ponieważ oczekiwana, przy braku genetycznej kontroli zróżnicowania standaryzowanych długości odstępów urodzeniowych i istnieniu wewnątrzgrupowej homogeniczności warunków środowiskowych między rodzinami, wartość  $V_{Es}$  wynosi 1 ( $V_p = V_{Es}$ ) można ustalić testem Snedecora czy wyniki dla badanych grup różnią się od niej istotnie. Rozpatrując każdą grupę z osobna tylko w trzech przypadkach stwierdza się (tab. 2), że wariancja wewnątrzosobnicza jest istotnie mniejsza od jedności, a zatem istnieje niezerowa korelacja pomiędzy długością odstępów urodzeniowych w obrębie stad.

Brak istotnych różnic pomiędzy grupami upoważnia do łącznego potraktowania całego materiału. Uzyskane wyniki (tab. 2) wskazują na istnienie istotnej, jakkolwiek niskiej, korelacji pomiędzy odstępami tej samej kobiety. Pozostając przy formalnych założeniach metodycznych stwierdza się więc istnienie genetycznego zróżnicowania zdolności rozrodczej stad. Jest ono jednak niewielkie — niemal 90% wariancji długości odstępów urodzeniowych ma przyczyny pozagenetyczne. Ocena udziału genotypów kobiet w determinacji zróżnicowania długości odstępów (ostatnia kolumna tabeli 2) nie jest wiele wyższa.

Ponieważ ocena odziedziczalności na podstawie badania cech powtarzalnych może zawierać komponent wynikający z międzyosobniczego zróżnicowania czynników środowiskowych, należało sprawdzić jego ewentualne występowanie w badanym materiale. Posłużyły do tego obliczenia współczynników korelacji pomiędzy parami osób spokrewnionych, korelacji wartości  $F$  z przeciętną częstością stosunków płciowych w stadzie oraz z cechami antropometrycznymi o znanej ekosensytywności.

Badania korelacji wartości mierników zdolności rozrodczej osób spokrewnionych dotyczyły następujących kombinacji stad (litera N oznacza niespokrewnionego partnera): 1. matka + ojciec — córka + N, 2. siostra + N — siostra + N, 3. N + brat — siostra + N, 4. matka + ojciec — N + syn, 5. N + brat — N + brat. Dalej będziemy w skrócie określać te kombinacje tylko nazwami osób spokrewnionych (np. matka—syn). Z przedstawionych na wstępie rozważań wynika, że należy oczekiwać, iż genotypy kobiet w większym stopniu niż dziedziczne wyposażenie mężczyzn wpływają na zróżnicowanie zdolności rozrodczej stad. Zatem w przypadku braku przekazywanych pozagenowo (np. drogą tradycji rodzinnej) różnic zdolności rozrodczej poszczególnych stad powinno się otrzymać wyższe współczynniki korelacji dla tych kombinacji stad, w których kobiety są spokrewnione, a nie spowinowacane.

Z zestawienia współczynników korelacji (tab. 3) wynika, że istotny, dodatni związek istnieje jedynie pomiędzy stadłami siostr, we wszystkich innych wypadkach przedziały ufności współczynników korelacji

Tab. 3. Korelacje zdolności rozrodczej stadeł osób spokrewnionych. A — dla wszystkich par, B — tylko dla par niezależnych

Kombinacja	Pary	N	Granica 95% przedziału ufności <sup>1</sup>		
			dolna	r	górna
1. matka-córka	A	42	-0,18	+0,13	+0,41
	B	34	-0,33	+0,01	+0,35
2. siostra-siostra	A	58	+0,01	+0,27	+0,49
	B	49	0,00	+0,28	+0,52
3. brat-siostra	A	97	-0,16	+0,04	+0,24
	B	59	-0,28	-0,03	+0,23
4. matka-syn	A	23	-0,54	-0,17	+0,26
	B	16	-0,80	-0,50	-0,01
5. brat-brat	A	40	-0,57	-0,32	-0,01
	B	28	-0,58	-0,26	+0,13
1+2	A	100	+0,01	+0,21	+0,39
	B	83	-0,05	+0,17	+0,37
3+4+5	A	160	-0,22	-0,06	+0,10
	B	103	-0,35	-0,17	+0,02

obejmują zero, lub nawet leżą po stronie wartości ujemnych. Istnienie ujemnych korelacji jest trudne do merytorycznego uzasadnienia. Wystąpiły one w próbach o najmniejszej liczebności, a przy tym nie utrzymują się gdy usunąć lub uwzględnić pary zależne. Ze względu na wielodzietność rodzin, w materiale występowało po kilku potomków tej samej pary rodziców. Podnosiło to liczebność kombinacji rodzice-potomstwo i rodzeństwa, ale jednocześnie, gdy istniała kowariancja pomiędzy krewnymi, mogło wpłynąć na oszacowania wariancji używanej przy obliczaniu współczynników korelacji, a tym samym zmienić ich wartości.

Przy niskich liczebnościach prób, przedziały ufności oszacowań współczynników korelacji według momentu iloczynowego są tak szerokie, że interpretacja otrzymanych wartości liczbowych tych współczynników mija się z celem. Ponadto, dokładne, nadające się do szczegółowych interpretacji wartości współczynników korelacji musiałyby być obliczone dla materiału, w którym pokrewieństwo stwierdzono metodami biologicznymi, a nie tylko na podstawie danych personalnych. Otrzymany na badanym materiale układ współczynników i przedziałów ufności upoważnia do stwierdzenia, że na podstawie danych wykorzystanych w niniejszej pracy nie można odrzucić hipotezy o braku pozagenetycznych źródeł kowariancji mierników zdolności rozrodczej, a korelacja wynikająca z addytywnych efektów genów jest prawdopodobnie słaba.

W miarę wiarygodne informacje o częstości stosunków płciowych dało się uzyskać dla części materiałów z województwa gdańskiego i Wielkopolski. Łącznie, obliczenie korelacji pomiędzy miernikami zdolności rozrodczej stadeł i podawaną przez nie przeciętną częstością stosunków płciowych objęło 219 małżeństw. Dla tej zbiorowości średnia wartość  $F$  wynosiła  $+0,02$ , a  $S_2^F$   $0,338$ , stanowi więc ona próbę reprezentatywną dla całości materiału pod względem rozkładu mierników zdolności rozrodczej. Średnia częstość stosunków wynosiła w tej grupie  $10,4$  na cykl, przy odchyleniu standardowym  $8,1$ . Uzyskana wartość współczynnika korelacji ( $-0,09$ ) okazała się nieistotnie różna od zera. Stwierdzenie braku korelacji wynikać może z niewielkiej wiarygodności oświadczeń małżonków dotyczących częstości pożycia. Podczas ankietowania zadawano pytania zmierzające do ustalenia częstości stosunków w tym okresie historii stadła, w którym rodziły się dzieci. Przy zróżnicowanym wieku badanych w chwili ankietowania może to być źródłem błędu. Ponadto, można przypuścić, że częstość stosunków ma wpływ na określanie zdolności rozrodczej tylko w przypadkach skrajnych — szczególnie jeśli pożycie jest bardzo rzadkie lub nieregularne. W granicach „normalnych” — przy sześciu lub więcej stosunkach rozłożonych równomiernie w czasie cyklu — liczba zaplemnień jest wystarczająca na to, by w czasie owulacji i tuż po niej istniała duża szansa na obecność w drogach rodnych kobiety zdolnych do zapłodnienia plemników. Częstość stosunków jest tylko jednym z licznych czynników decydujących o ogólnej zdolności rozrodczej. Uzyskany wynik można również interpretować następująco: zarówno rzeczywista częstość stosunków płciowych w małżeństwie, jak i sądy małżonków o niej wpływające na rzetelność udzielanych w czasie badań odpowiedzi, określane są zespołem czynników natury psychologiczno-społecznej. Zróżnicowanie tych czynników w badanym materiale nie wykazuje związku ze zmiennością mierników zdolności rozrodczej.

Wszystkie współczynniki korelacji pomiędzy wartościami  $F$  a cechami antropometrycznymi, obliczone według momentu iloczynowego na materiale 79 rodzin (kobiet) z Chmielna i Gniewina okazały się nieistotnie różne od zera (tab. 4). Można by przypuszczać, że związek pomiędzy zdolnością rozrodczą a cechami morfologicznymi nie ma charakteru prostoliniowego. Jednakże analiza wariancji dla 108 kobiet ankietowanych w Poznaniu nie wykazała żadnej istotnej statystycznie zależności pomiędzy wartością  $F$  a wybranymi cechami (tab. 4). Pozwala to sądzić, że zarówno czynniki dziedziczne, jak i środowiskowe wywołujące wewnątrzgrupowe zróżnicowanie cech antropometrycznych nie wpływają na wewnątrzgrupową zmienność zdolności rozrodczej, a przynajmniej nie są to wpływy na tyle wyraźne by dały się uchwycić w badanym materiale.

Tab. 4. Określenie siły związku pomiędzy miernikiem zdolności rozrodczej  $F$  a wybranymi cechami morfologicznymi kobiet. Współczynniki korelacji według momentu iloczynowego obliczono na materiałach z Chmielna i Gniewina, analizę wariancji wykonano na danych z Poznania — ankiety, traktując  $F$  jako zmienną niezależną z zakresem zmienności podzielonym na pięć klas

Korelacja prostoliniowa cecha $r$ ( $N=79$ )		Analiza wariancji cecha $F^0$ ( $N=108$ )		Stosunek korelacyjny
wysokość ciała	-0,05	wysokość ciała	1,16	0,04
wskaźnik głowy	-0,07	wskaźnik głowy	1,23	0,05
<i>al-al</i>	-0,04	<i>al-al</i>	1,86	0,07
<i>zy-zy</i>	+0,08	<i>zy-zy</i>	1,18	0,04
<i>n-gn</i>	-0,02	<i>n-sn</i>	1,04	0,04
<i>g-op</i>	-0,04	<i>sn-gn</i>	1,27	0,05
<i>eu-eu</i>	-0,10	ciężar ciała przed		
fald*	-0,10	pierwszym poro-		
		dem	1,60	0,06

\*  $\log(1+x)$ , gdzie  $x$  jest grubością faldy skórno-tłuszczowego pod dolnym kątem łopatki.

#### SPOSOBNOSĆ DO SELEKCJI PRZEZ RÓŻNICOWĄ PŁODNOŚĆ — WSKAŹNIKI $I_f$

Obliczenia można było wykonać tylko dla niektórych materiałów — tam gdzie istniały odpowiednio liczne dane o pełnych historiach rozrodu stadeł, w których kobieta ukończyła co najmniej 40 lat i co do których nie było uzasadnionych podejrzeń o stosowanie kontroli urodzeń. Taki dobór materiału miał na celu przynajmniej częściowe wykluczenie wpływu czynników „pozabiologicznych” na ocenę płodności stadeł. Wy-

Tab. 5. Parametry rozkładów liczb potomstwa w rodzinach kompletnych nie stosujących świadomej kontroli urodzeń i wskaźniki  $I_f$  Crowa dla badanych grup

Grupa	$N$	$\bar{x}$	$V_x$	$I_f$
Szczepanowo	73	5,49	7,87	0,26
Panna Maria	18	8,61	7,15	0,10
Nur	572	3,63	5,46	0,42
Wdzydze Kiszewskie	35	4,83	5,29	0,23
Chmielno	28	6,43	12,39	0,30
Gniewino	29	5,52	4,32	0,14
Koło, nauczycielki	31	2,65	0,72	0,10

niki, uzyskane przeważnie dla prób o małej liczebności (tab. 5), obarczone są znacznymi błędami losowymi. Istnieje znaczne międzygrupowe różnicowanie zarówno średnich jak i wariancji liczb urodzeń w rodzi-

nach o płodności zakończonej. Mimo to wartości  $I_f$  obliczone z badanych w niniejszej pracy materiałów leżą blisko lewego skraju rozkładu współczynników obserwowanych u 80 grup ludzkich (zakres zmienności 0,07 - -1,41 — por. rys. 3 i dalsze rozdziały). Trudno uznać by odnoszące się do badanych grup wartości wskaźników Crowa odzwierciedlały wyłącznie zróżnicowanie genetyczne. Są one „zanieczyszczone” zmiennością tych czynników środowiskowych, których wpływu nie można było wykluczyć z materiału. Istnienie w dobranym materiale efektów regulacji urodzeń sugerują niskie średnie liczby potomstwa dla niektórych grup.

OCENA UDZIAŁU WARIANCJI GENETYCZNEJ W CAŁKOWITEJ  
WARIANCJI ZDOLNOŚCI ROZRODCZEJ I PŁODNOŚCI,  
ODZIEDZICZALNOŚĆ

Wyniki uzyskane metodą powtarzalności dają podstawę do stwierdzenia, że maksymalnie tylko kilkanaście procent całego wewnątrzgrupowego zróżnicowania długości odstępów urodzeniowych można przypisać zróżnicowaniu genetycznemu. Podchodząc formalnie do zagadnienia: można by twierdzić, że udział ten w zróżnicowaniu wartości  $F$  jest większy, ponieważ, zgodnie z rozumowaniem przedstawionym w rozdziale „Metody oceny odziedziczalności...”,

$$S_F^2 = V_G + \frac{1}{\bar{n}} V_{Es}, \quad \text{gdzie} \quad V_G = r$$

a stąd:

$$h_{F(\max)}^2 = \frac{r}{S_F^2}$$

Posługując się danymi dla całości materiału (tab. 2) otrzymuje się w ten sposób oszacowanie odziedziczalności  $F$  równe 0,35. Jednakże wariancja wartości  $F$  zależy od liczby powtórzeń, podczas gdy  $r$  jest teoretycznie od niej niezależna. Zatem w miarę wzrostu średniej liczby powtórzeń  $\bar{n}$  wzrastać będzie  $h_{F(\max)}^2$ . Manipulując liczbą powtórzeń, przy znanym  $r$  i  $V_{Es}$ , można uzyskiwać z góry założone wartości obliczonego w omawiany sposób współczynnika odziedziczalności. Będą one zbliżać się do 1 wraz ze wzrostem liczby powtórzeń, pod warunkiem, że  $r$  jest większe od zera. Tak więc uzyskana wartość  $h_{F(\max)}^2$  nie ma znaczenia dla interpretacji odziedziczalności zdolności rozrodczej, jest bowiem artefaktem wynikającym z liczby branych pod uwagę powtórzeń obserwacji. Wskazuje ona natomiast, że używane do analiz związków korelacyjnych wartości  $F$  mogą zawierać w swym zróżnicowaniu stosunkowo duży komponent wynikający z wariancji genetycznej.

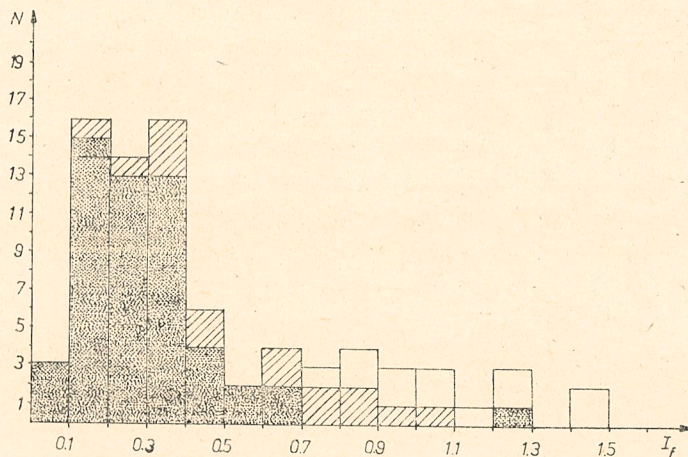
Wśród korelacji pomiędzy zdolnością rozrodczą krewnych, istotny,

dodatni związek wystąpił tylko dla kombinacji siostra—siostra. Wartości liczbowe współczynników korelacji, jak to już było powiedziane, są mało wiarygodne, chociażby ze względu na niedużą liczebność prób. Oszacowania innych autorów, dotyczące korelacji pomiędzy dzietnością krewnych [Fisher 1930, Huestis i Maxwell 1932, Berent 1953, Imazumi i in. 1970] lub długością ich pojedynczych odstępów urodzeniowych [Philippe i Yelle 1978] mieszczą się w przedziale ufności uzyskanego w niniejszej pracy współczynnika korelacji dla potraktowanych łącznie par matka—córka i siostra—siostra. Dokładne rozpatrzenie korelacji wymagałoby materiałów o większej liczebności, bezspornie ustalonym pokrewieństwie biologicznym i pochodzących z grup homogenicznych pod względem międzyosobniczych wpływów środowiskowych. Uzyskanie takich materiałów przy zachowaniu wymienionych warunków jest bardzo trudne.

Spośród prac innych autorów badających odziedziczalność płodności i zdolności rozrodczej, stosunkowo najlepiej kryterium homogeniczności i porównywalności z grupami badanymi w niniejszej pracy spełniały materiały Imazumi i in. [1970] oraz Philippe a i Yelle [1978]. Autorzy japońscy dysponowali księgami rodzinnymi (*koseki*) dla grupy rolniczej ludności z Uto. Księgi te sięgały wstecz do XVIII wieku. Uzyskane przez tych autorów współczynniki korelacji pomiędzy dzietnością rodziców i potomstwa były nieistotnie różne od zera mimo dużej liczebności prób (ok. 600 - 1000 par), a dla dzietności rodzeństwa  $r = +0,092$  ( $N = 573$ ). Philippe i Yelle wykorzystali informacje dotyczące długości odstępów protogenetycznych i pierwszych intergenetycznych w grupie ludności kanadyjskiej pochodzenia francuskiego zamieszkującej Isle-aux-Coudres. Grupa ta nie była całkowicie jednolita pod względem warunków społeczno-ekonomicznych. Materiał był stosunkowo liczny (142 - 230 par). Istotnie różny od zera współczynnik korelacji stwierdzono jedynie dla odstępów intergenetycznych matek i córek ( $r = +0,17$ ). Korelacje pomiędzy siostrami oraz odstępami protogenetycznymi matek i córek okazały się nieistotne statystycznie. Różnice pomiędzy wartościami współczynników korelacji, lub ich istotnością statystyczną, dla układów rodzice—potomstwo i rodzeństwa wskazują na udział nieaddytywnych komponent w całkowitej wariancji genetycznej badanych cech. Ostateczne rozstrzygnięcie tej kwestii wymaga dokładniejszych oszacowań wartości współczynników korelacji.

Rozpatrując odziedziczalność zdolności rozrodczej bierze się pod uwagę tylko stadła płodne, odrzucając, z oczywistych powodów, stadła sterylne. Przynajmniej część przyczyn definitywnej bezpłodności może mieć podłoże genetyczne. Fakt ten może powodować różnicę pomiędzy obserwowaną odziedziczalnością zdolności rozrodczej i płodności. Dotychczas uzyskiwane wyniki nie są w tym względzie rozstrzygające: oceny odziedziczalności płodności i zdolności rozrodczej są równie niskie. Pewnych

sugestii dostarcza tu rozpatrzenie wskaźników  $I_f$ . Obliczając je zgodnie z zaleceniami Crowa bierze się pod uwagę wszystkie stadła, w których kobiety osiągnęły wiek menopauzy — zarówno płodne jak i sterylne. Wskaźnik  $I_f$  jest w zasadzie kwadratem współczynnika zmienności liczby potomstwa urodzonego w rodzinach kompletnych, a więc ustandaryzowaną wariacją płodności. Zestawienie wartości  $I_f$  dla 80 grup ludzkich uzyskanych z literatury [Spuhler 1963, 1976, Johnston i Kensingtoner 1971, Scholl i in. 1976, Friedl i Ellis 1974] i z badań własnych ilustruje rysunek 3. Grupy te można było rozdzielić na trzy



Rys. 3. Rozkład wartości wskaźnika  $I_f$  Crowa w 80 grupach ludzkich  
Zakropkowane — populacje, dla których brak informacji o kontroli urodzeń, zakreskowane — populacje stosujące „prymitywne” formy regulacji urodzeń, białe — populacje stosujące nowoczesną kontrolę urodzeń. Dalsze objaśnienia w tekście

zespoły. W skład pierwszego z nich wchodzi grupę badane w niniejszej pracy oraz te, dla których autorzy nie podali informacji o występowaniu społecznej regulacji urodzeń. Drugi zespół obejmuje grupy nie stosujące nowoczesnych metod i środków kontroli urodzeń, w których jednak istnieją mechanizmy społeczne regulujące płodność (np. poligamia, nakaz okresowej wstrzemięźliwości płciowej kobiet po porodzie itp.), trzeci zaś populacje, w których, w różnym zresztą stopniu, rozpowszechnione są nowoczesne formy planowania rodziny. Różnice w wartościach wskaźników należących do poszczególnych zespołów są wyraźne (rys. 3). Wyjątek stanowią tubylcy australijscy ( $I_f=1,299$ ), których formalnie można zaliczyć do zespołu pierwszego. Średnie dla grup należących do kolejnych zespołów wynoszą odpowiednio: 0,3, 0,6, 1,1. Wyniki dla grup należących do pierwszego zespołu i tak zawierają zapewne znaczny komponent zmienności ze źródeł „pozabiologicznych”. Są to w większości dane dla grup lokalnych o niezbyt dużej liczebności. Część więc obserwowanych rozbieżności pomiędzy charakteryzującymi je wielkościami  $I_f$  da



się przypisać błędom losowym. Ponadto w trakcie zbierania materiału trudno jest nieraz uzyskać informację o wszystkich kulturowych regulatorach płodności.

Tytułem eksperymentu warto obliczyć współczynniki  $I_f$  przy założeniu całkowitego braku wewnątrzgrupowego zróżnicowania płodności stadeł zdolnych do rozrodu. W takiej sytuacji różnice w całkowitej liczbie potomstwa wydawanego na świat przez poszczególne stadła mogą wynikać jedynie z istnienia bezpłodności, czy to trwającej całe życie, czy też pojawiającej się dopiero po urodzeniu pewnej liczby dzieci. Częstość występowania bezpłodności według wieku można określić na podstawie informacji podanych przez Pressata [1966] i Spuhlera [1976]. Załóżmy równocześnie, że brak jest kontroli urodzeń, a więc liczby dzieci urodzonych przez kobiety przed osiągnięciem wieku  $x$  lat stanowią stałe frakcje pełnej liczby urodzeń w rodzinie kompletnej (wartości  $1-s_x$ , [Henneberg 1975, Ward i Weiss 1976]). Obliczone przy takich założeniach wartości  $I_f$  (tab. 6) leżą na dolnej granicy empirycznie obser-

Tab. 6. Obliczenie wskaźnika  $I_f$  przy założeniu, że jedynym czynnikiem różnicującym dzietność jest występowanie sterylności. A — przeciętna frakcja stadeł stających się bezpłodnymi w danym wieku. B — wartości  $1-s_x$  według Henneberga [1975], C — wartości  $1-s_x$  według Warda i Weissa [1976]. Dalsze objaśnienia w tekście

Wiek	A	B	C
do 20 lat	0,03	0,00	0,00
25	0,04	0,34	0,47
30	0,04	0,56	0,70
35	0,08	0,75	0,87
40	0,16	0,91	0,96
$\bar{x}$		0,891	0,920
$V_x$		0,049	0,040
$I_f$		0,062	0,047

wowanych współczynników (ok. 0,05). Po wytrąceniu około 0,05 z wartości empirycznie uzyskanych współczynników  $I_f$  otrzyma się oceny wolne od efektów sterylności, czyli oceny sposobności do działania doboru przez różnicową płodność stadeł zdolnych do rozrodu, lub prościej, zmienności płodności tych stadeł. Zależy ona od zróżnicowania zdolności rozrodczej i oddziaływania tych czynników środowiska, które decydują o stopniu jej wykorzystania w poszczególnych stadłach.

Kontynuując eksperyment rachunkowy można ocenić efekt jaki na wielkość współczynnika  $I_f$  wywiera zróżnicowanie wieku w chwili ślubu. Posłużyły do tego dane dla czterech spośród badanych grup: dwóch charakteryzujących się największym i dwóch o najmniejszym zróżnicowaniu wieku kobiet w chwili zawierania przez nie pierwszego małżeństwa. Wiek w chwili ślubu, traktowany formalnie jako moment rozpoczęcia

efektywnego rozrodu, określa prawdopodobieństwo pojawienia się określonej liczby dzieci w rodzinie. Utrzymując założenia poczynione przy szacowaniu efektu bezpłodności można przyjąć, że zróżnicowanie wieku w chwili ślubu pomnożone przez prawdopodobieństwo urodzenia dziecka w jednostce czasu odzwierciedli wpływ omawianego czynnika na całkowitą dzietność rodzin. Obliczenia, których wyniki zawiera tabela 7,

Tab. 7. Ocena składowych wskaźnika  $I_f$  wynikających ze zróżnicowania wieku w chwili ślubu — A, bezpłodności — B, i pozostałych czynników (głównie zdolności rozrodczej) — C. Dalsze objaśnienia w tekście

Grupa	Wiek w chwili ślubu		$I_f$	Składowe $I_f$		
	$\bar{x}$	$s$		A	B	C
Nur	23,4	4,4	0,42	0,32	0,05	0,05
Szczepanowo	23,2	4,2	0,26	0,13	0,05	0,08
Gniewino	21,0	2,8	0,14	0,06	0,05	0,03
Panna Maria	20,1	2,4	0,10	0,02	0,05	0,03

polegały na mnożeniu odchyłeń standardowych wieku panien w chwili ślubu przez przybliżony współczynnik płodności kobiet 15 - 29-letnich określony na podstawie wspomnianego uprzednio „modelowego” ujęcia Burgeois-Pichata. Użyta do obliczeń wartość tego współczynnika 0,465 wyraża prawdopodobieństwo urodzenia dziecka w ciągu roku. Kwadraty uzyskanych iloczynów stanowiły oszacowania wariancji liczby potomstwa ze względu na zmienność wieku zawierania małżeństw. Dzieliąc je przez kwadraty średnich liczb potomstwa (z tab. 5) otrzymuje się oszacowania  $I_f$  przy założeniu, że jedynym czynnikiem różnicującym płodność jest wiek w chwili ślubu. Uznając, że zróżnicowanie wieku zawierania małżeństw nie ma podłoża genetycznego, jego efekt można wytrącić z ogólnych wskaźników  $I_f$  przez proste odejmowanie. Obowiązuje tu bowiem zasada addytywności składników wariancji wynikających z różnych źródeł. Obejmując dalej uprzednio oszacowaną część  $I_f$  wynikającą ze sterylności otrzymujemy oszacowanie tego składnika  $I_f$ , który powodowany jest zróżnicowaniem zdolności rozrodczej stadeł płodnych — właściwości badanej za pomocą obserwacji długości odstępów urodzeniowych. Jak wynika z liczb zawartych w ostatniej kolumnie tabeli 7, tak „oczyszczone” wskaźniki Crowa mają bardzo niskie wartości. Warto zauważyć, że całkowite wartości wskaźników dla wybranych grup znacznie różniły się pomiędzy sobą, natomiast po oczyszczeniu, we wszystkich przypadkach wartości są podobne, mimo przybliżonego i prymitywnego charakteru zabiegów rachunkowych.

Istnieją więc podstawy by sądzić, że różnice w wielkości współczynników  $I_f$  podawane dla wielu grup ludzkich wynikają w największej mierze ze zróżnicowania nie mającego związku z wariancją genetycz-

nego podłoża płodności. Wskaźniki te, jak to zresztą podkreślają autorzy posługujący się nimi dla interpretacji kwestii związanych z działaniem doboru naturalnego na człowieka, mierzą tylko sposobność do działania doboru naturalnego. Jej wielkość ma naprawdę bardzo słaby, o ile nie żaden, związek z rzeczywistą intensywnością selekcji. Zatem opieranie jakichkolwiek wniosków o ewolucji biologicznej człowieka na wartościach wskaźników sposobności do selekcji przez różnicową płodność, wydaje się bardzo ryzykowne.

Można jeszcze rozważać w jakim stopniu dziedzicznie zdeterminowane właściwości poszczególnych osobników, lub ich grup, wpływają na te zjawiska, które sumarycznie nazywamy tu „pozabiologicznymi”, a więc: prawdopodobieństwo wstąpienia w związki małżeńskie, regularność i intensywność współżycia płciowego itp. Wydaje się jednak, że pominąwszy wyraźne defekty morfologiczne, fizjologiczne czy psychiczne, wpływ taki nie jest znaczny.

Podsumowując, można stwierdzić, że zarówno odziedziczalność płodności, jak i zdolności rozrodczej jest niska — sięga maksymalnie kilkunastu procent. Odpowiada to uzyskiwanym dla zwierząt oszacowaniom odziedziczalności cech związanych z rozrodem [por. np. Falconer 1974], przy których możliwość eksperymentalnej kontroli warunków jest znacznie większa niż w badaniach człowieka. Należy również pamiętać, że oszacowania odziedziczalności płodności opierają się u człowieka w znacznym stopniu na badaniach korelacji pomiędzy rodzeństwem, o której mogą decydować nieaddytywne składowe wariacji genotypowej. Zastrzeżenie to obowiązuje również w stosunku do otrzymanego w niniejszej pracy oszacowania odziedziczalności zdolności rozrodczej metodą powtarzalności.

Na wpływ efektów dominacji i naddominacji na genetyczną zmienność rozrodu człowieka wskazywali m. in. Philippe [1977], Philippe i Yelle [1978] i Imaizumi i in. [1970]. Wyniki niniejszej pracy także sugerują możliwość istnienia takich efektów. Należy również dopuścić możliwość istnienia interakcji pomiędzy allelami różnych loci, komplikowanych dodatkowo ewentualnym sprzężeniem z płcią, chociaż trudno tu o dowody empiryczne. We wszystkich badaniach odziedziczalności traktuje się płodność, lub zdolność rozrodczą, jak cechę poligeniczną determinowaną działaniem alleli należących do wielu loci. Działanie to ma w założeniu charakter addytywny. Wydaje się jednak, że genetyczna determinacja rozrodu ma charakter, który można nazwać „łańcuchowym”, ponieważ odnosi się do niego potoczne powiedzenie, że wytrzymałość łańcucha jest zdeterminowana mocą jego najsłabszego ogniwa. Dla zniesienia bowiem, lub obniżenia zdolności do rozrodu może wystarczyć wystąpienie jednego allela zaburzającego przebieg jakiegokolwiek elementarnego procesu składającego się na skomplikowane zjawisko produkcji potomstwa. Można więc płodność traktować jak cechę

progową, lub jak taką, w determinacji której uczestniczą zarówno geny o dużym (*major genes*) jak i o małym (*minor genes*) efekcie. Przy złożonym charakterze interesującej nas cechy, należy także dopuścić możliwość kompensacji niekorzystnych efektów pewnych alleli jednego z osobników uczestniczących w rozrodzie przez działanie innych alleli pozostałych osobników. Ponieważ jednak celem niniejszej pracy jest ocena całej zmiennej kompleksowej, nie będziemy tu wnikać głębiej w szczegóły dziedziczenia jej składowych.

#### PRÓBA OCENY INTENSYWNOŚCI DZIAŁANIA DOBORU NATURALNEGO PRZEZ RÓŻNICOWĄ PŁODNOŚĆ

Jak powiedziano na wstępie, płodność jest cechą bezpośrednio związaną z darwinowską *fitness*, a cechy tego rodzaju, jak wiadomo [Cavalli-Sforza i Bodmer 1971], charakteryzują się małą genetyczną wariancją addytywną, gdyż jej ewentualne pojawienie się szybko redukowane jest przez dobór naturalny. Badania empiryczne potwierdzają ten wniosek ogólny. Rozważając kwestię działania doboru naturalnego na płodność należy wziąć pod uwagę stwierdzenie R. A. Fishera [1930], że najistotniejszym determinantem selekcji jest nie wielkość rodziny (liczba potomstwa), lecz wydatek energetyczny na wyprodukowanie zdolnych do rozrodu osobników następnego pokolenia. Nie powinniśmy zatem oczekiwać by dobór naturalny w nieskończoność działał w kierunku podwyższenia płodności lub zdolności rozrodczej. Będzie on raczej utrzymywał wielkość tych cech na pewnym, optymalnym ze względu na całokształt uwarunkowań trwałości populacji, poziomie. Zróżnicowanie genetyczne determinacji jednostkowych procesów związanych z rozrodem będzie jednocześnie tak kształtowane przez dobór, by sumaryczny efekt tych procesów był optymalny. Przy zmianie warunków otoczenia można więc z większym prawdopodobieństwem oczekiwać pojawienia się uchwytanego trendu ewolucyjnego pewnych elementarnych zjawisk, decydujących o przebiegu rozrodu niż zmiany płodności ogólnej.

Wykazanie działania doboru przez zróżnicową płodność, wyrażaną jakimkolwiek miernikiem, na dowolną cechę organizmów jest równoznaczne ze stwierdzeniem, że przynajmniej część tych genów, które determinują zróżnicowanie owej cechy uczestniczy równocześnie w determinacji zróżnicowania płodności. Oceniając szansę zaistnienia takiej sytuacji można posłużyć się wartościami  $I_f$  oczyszczonymi od efektów pozabiologicznych i oszacowaniami odziedziczalności. Podstawę przybliżonych szacunków stanowią dane z tabeli 7, wolne od efektów zróżnicowania wieku w chwili ślubu i przynajmniej częściowo nieobciążone kontrolą urodzeń. Po wykonaniu odpowiednich odejmowań stwierdzamy, że tak spreparowane wartości  $I_f$  wynoszą od 0,08 do 0,13. Ponieważ są

to i tak tylko szacunki, przyjmujemy, iż po oczyszczeniu  $I_f=0,1$ . Mnożąc tę wartość przez ocenę odziedziczalności płodności, która w przybliżeniu wynosi 0,0 - 0,4, otrzymujemy wskaźnik intensywności selekcji  $AI_f$  w granicach 0,00 - 0,04. Ponieważ autorzy nie kontrolowali wpływu wieku w chwili ślubu przy ocenie korelacji stanowiących podstawę szacunków odziedziczalności, można tu zastosować, dla sprawdzenia poprawności wyniku, inne rozumowanie. Ocena odziedziczalności uzyskana w niniejszej pracy jest, dzięki standaryzacji, wolna od efektu zróżnicowania wieku zawierania małżeństw. Korzystając nadal z danych tabeli 7 weźmy pod uwagę składowe  $I_f$  wynikające z bezpłodności i zróżnicowania zdolności rozrodczych. Przyjmijmy równocześnie, że połowa obserwowanych przypadków bezpłodności ma podłoże dziedziczne. Jest to założenie całkowicie arbitralne, ponieważ dane, z których korzystano przy określeniu częstości występowania bezpłodności według wieku nie były podzielone według przyczyn. Po wykonaniu odpowiednich sumowań i mnożeń otrzymujemy przybliżoną wartość  $AI_f$  równą 0,03. Pamiętając o tym, że nie można było danych całkowicie uwolnić od efektów regulacji urodzeń, oraz że szacunki odziedziczalności obejmują najprawdopodobniej część wariacji nieaddytywnych efektów genów, a ta jest bezużyteczna dla selekcji, ostatecznie można wnioskować, że faktycznie realizowana intensywność działania doboru naturalnego przez różnicową płodność jest niższa od 0,01.

Sposobność do działania doboru naturalnego przez różnicową wymieralność jest obecnie niewielka ( $I_m$  rzędu 0,05), a jego faktyczna intensywność prawdopodobnie znacznie mniejsza. Dla wieku w chwili zgonu bowiem maksymalny szacunek odziedziczalności wynosi 0,29 [Cavalli-Sforza i Bodmer 1971], a jest ona najprawdopodobniej faktycznie znacznie niższa. Biorąc te fakty pod uwagę dochodzimy do generalnego wniosku, że ogólna intensywność działania doboru naturalnego jest we współczesnych populacjach ludzkich bardzo mała. Nie może ona być jednak równa zeru, gdyż stale występować musi co najmniej „równowagowe” działanie selekcji (eliminacja mutacji, utrzymywanie polimorfizmów).

Na podstawie przeprowadzonych wyżej rozważań można zaryzykować stwierdzenie, że występowanie doboru kierunkowego u współczesnego człowieka jest bardzo mało prawdopodobne. Wielu antropologów fizycznych niejako intuicyjnie, na podstawie ogólnych rozważań, przyjmowało takie stwierdzenie za punkt wyjścia swoich ujęć dotyczących zmienności wewnątrzgatunkowej człowieka. Wyniki niniejszej pracy potwierdzają słuszność tych przypuszczeń.

Autor pragnie wyrazić swoją wdzięczność doc. dr. hab. Janowi Strzałko za dyskusję wielu problemów poruszonych w niniejszej pracy oraz księdzu Bernardowi Goebelowi, proboszczowi parafii Panna Maria, mgr Alicji Puch, mgr Blandynie Jerszyńskiej, Peggy Fry, M. A. i wielu studentkom UAM za pomoc w zbieraniu i przygotowaniu materiałów.

## PIŚMIENNICTWO

- Berdychowski W., M. Henneberg, 1978, *Wstępna ocena stanu biologicznego ludności wiejskiej z okolic Kościerzyny na podstawie wybranych danych o ruchu naturalnym i wędrownym*, Przgl. Antrop., 44, 53.
- Berent J., 1953, *Relationship between family sizes of two successive generations*, Milbank Memor. Fund. Quart., 31, 39.
- Bielicki T., Z. Welon, 1962, *Działanie doboru naturalnego na kształt głowy*, Mat. i Prace Antrop., 59, 39.
- Bielicki T., Z. Welon, 1964 a, *Operation of the natural selection on the head form*, Homo, 15, 22.
- Bielicki T., Z. Welon, 1964 b, *Próba oszacowania strat rozrodczych u kobiet wiejskich*, Mat. i Prace Antrop., 70, 211.
- Bongaarts J., 1976, *Intermediate fertility variables and marital fertility rates*, Population Studies, 30, 227.
- Brożek A., 1972, *Słazacy w Teksasie. Relacje o najstarszych osadach polskich w Ameryce*, PWN, Warszawa.
- Cavalli-Sforza L. L., W. F. Bodmer, 1971, *The Genetics of Human Populations*, Freeman and Comp., San Francisco.
- Crow J. F., 1958, *Some possibilities for measuring selection intensities in man*, Hum. Biol., 30, 1.
- Falconer D. S., 1974, *Dziedziczenie cech ilościowych*, PWN, Warszawa.
- Fisher R. A., 1930, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford University Press, Oxford.
- Friedl J., W. S. Ellis, 1974, *Inbreeding, isonymy and isolation in a Swiss community*, Hum. Biol., 46, 699.
- Henneberg M., 1975, *Notes on the reproduction possibilities of prehistoric populations*, Przgl. Antrop., 41, 75.
- Henneberg M., 1976 a, *Reproductive possibilities and estimations of the biological dynamics of earlier human populations*, J. Hum. Evol., 5, 41.
- Henneberg M., 1976 b, *The influence of natural selection on brachycephalization in Poland*, Studies in Phys. Anthrop., 2, 3.
- Henneberg M., 1977a, *Ocena dynamiki biologicznej wielkopolskiej dziewiętnastowiecznej populacji wiejskiej. I. Ogólna charakterystyka demograficzna*, Przgl. Antrop., 43, 67.
- Henneberg M. 1977 b, *Ocena dynamiki biologicznej wielkopolskiej dziewiętnastowiecznej populacji wiejskiej. II. System kojarzeń i płodność*, Przgl. Antrop., 43, 245.
- Henneberg M., 1978, *Ocena dynamiki biologicznej wielkopolskiej dziewiętnastowiecznej populacji wiejskiej. III. Opis stanu puli genów na podstawie danych demograficznych*, Przgl. Antrop., 44, 34.
- Henneberg M., J. Piontek, 1975, *Biological state index of human groups*, Przgl. Antrop., 41, 191.
- Henneberg M., J. Piontek, J. Strzałko, 1978, *Natural selection and morphological variability. The case of Europe from Neolithic to Modern Times*, Current Anthrop., 19, 67.
- Henry L., 1972, *On the Measurement of Human Fertility*, Elsevier Publ. Comp., Amsterdam.
- Huestis R. R. Maxwell A., 1932, *Does family size run in families?* J. Hered., 23, 77.
- Imaizumi Y., M. Nei, T. Furusho, 1970, *Variability and heritability of human fertility*, Ann. Hum. Genet., 33, 251.
- Johnston F. E., K. M. Kensinger, 1971, *Fertility and mortality differen-*

- tials and their implications for microevolutionary change among the Cashinahua*, Hum. Biol., 43, 356.
- Mather K., J. L. Jinks, 1971, *Biometrical Genetics*, Chapman and Hall, Londyn.
- Neel J. V., W. J. Schull, 1972, *Differential fertility and human evolution*, [w:] *Evolutionary Biology* (red. T. Dobzhansky, M. K. Hecht, W.C. Steere), Appleton-Century-Crofts, Nowy Jork, s. 363.
- Philippe P., 1977, *Genetics of fecundity. A demographic approach*, Hum. Biol., 49, 11.
- Philippe P., L. Yelle, 1978, *Heritability of fecundity and post-partum sterility. An isolate-based study*, Hum. Biol., 50, 1.
- Piontek J., 1979, *Procesy mikroewolucyjne w europejskich populacjach ludzkich*, UAM, Poznań.
- Pressat R., 1966, *Analiza demograficzna*, PWN, Warszawa.
- Przygoda J., 1971, *Texas Pioneers from Poland. A study in the Ethnic History*, Texian Press, Waco.
- Rosiński B., 1934, *Emigracje europejskie do Stanów Zjednoczonych pod względem antropologicznym*, Archiwum Tow. Nauk. we Lwowie, Dział III, t. VI, z. 12.
- Scholl T. O., M. E. Odell, F. E. Johnston, 1976, *Biological correlates of modernization in a Guatemalan highland Municipio*, Ann. Hum. Biol., 3, 23.
- Spuhler J. N., 1963, *The scope for natural selection in man*, [w:] *Genetic Selection in Man* (red. W. J. Schull), The Univ. of Michigan Press, Ann. Arbor., s. 1.
- Spuhler J. N., 1976, *The maximum opportunity for natural selection in some human populations*, [w:] *Demographic Anthropology. Quantitative Approaches* (red. E. B. W. Zubrow), Univ. of New Mexico Press, Albuquerque, s. 185.
- Sváb J., 1978, *Genetyka populacji*, PWRiL, Warszawa.
- Swedlund A. C., 1971, *The Genetic Structure of an Historical Population. A Study of Marriage and Fertility in Old Deerfield, Massachusetts*, Research Reports, nr 7, Dept. of Anthropology, University of Massachusetts, Amherst.
- Ward R. H., K. M. Weiss, 1976, *The demographic evolution of human populations*, [w:] *The Demographic Evolution of Human Populations* (red. R. H. Ward, K. M. Weiss), Academic Press, Londyn, s. 1.
- Weiss K. M., 1972, *A general measure of human population growth regulation*, Am. J. Phys. Anthrop., 37, 337.
- Weiss K. M., 1973, *A method for approximating fertility in the construction of life tables for anthropological populations*, Hum. Biol., 45, 195.

Zakład Antropologii UAM  
Fredry 10, 61-701 Poznań

## NATURAL SELECTION THROUGH DIFFERENTIAL FERTILITY IN HUMAN POPULATIONS; QUANTITATIVE EVALUATION OF SELECTION INTENSITY

by MACIEJ HENNEBERG

With diminishing mortality still more impact on overall reproduction of modern human groups is exerted by fertility. Hence it becomes, at least potentially, increasingly important force in determining operation of natural selection on man. The matter is complicated by widespread use of birth control and family planning strategies.

It is relatively easy to evaluate the total possible influence of differential fertility onto operation of natural selection (e.g. Crow 1958, Spuhler 1976). However, methods applied for such an evaluation are based on the assumption that all observed variance in fertility is heritable. That in turn makes interpretation of results unrealistic. Estimation of the actual intensity of selection requires knowledge on the share of genetic variance (strictly: additive portion of this variance) in the total phenotypic variance of fertility. The author, after discussing notions of fertility and fecundity, has focused on evaluation of heritability of this second characteristics. Duration of birth intervals, "corrected" so as to get rid of most of effects of "non-biological" factors, was taken as a measure of fecundity. Heritability was estimated in two ways. The first one is to observe correlation between lengths of, standardized with respect to woman's age and parity, birth intervals of the same couple. This gives an estimate of the upper limit of a heritability coefficient ( $h^2$ ) provided that a group under study is selected in such a way that between-couple environmental variance is negligible (e.g. socially homogeneous group). The second way to estimate heritability was to observe correlations between average, age+parity standardized, lengths of birth intervals of relatives (or rather couples which members were related).

The material submitted to analysis consisted of grand total of 7503 births from 3902 women belonging to 12 groups of Polish people living during 19th - 20th century in Poland (various rural and urban groups) and in the U.S.A. (see table 1 for details on group names and length of intervals). After as much as data quality permitted of correcting for effects of social birth regulation in the broadest sense, number of couples used for heritability estimates fell down to 1525. Obtained heritability estimates are low (see tables 2 and 3) — around 10 - 15% at maximum.

Taking into account values of Crow's indices of total opportunity for selection through differential fertility ( $I_p$ ) for 80 groups from all over the world (data from the literature and some author's own calculations) the author has attempted at separating from their values effects of non-genetic variability in order to arrive at an estimate of actual selection intensity. This estimate has turned out to be very low — genetic variance of fertility is probably less than 1% of its squared arithmetic mean. Such a result is not surprising in a context of well-known theoretical considerations, since fertility is a characteristics directly related to darwinian fitness. After some further theoretical discussion the author concludes that intensity of natural selection operation is in modern human populations actually very low despite the fact that opportunity for selection, viewed formally, is considerable and even growing.