

MACIEJ HENNEBERG

OCENA DYNAMIKI BIOLOGICZNEJ WIELKOPOLSKIEJ
DZIEWIĘTNASTOWIECZNEJ POPULACJI WIEJSKIEJ *
III. OPIS STANU PULI GENÓW NA PODSTAWIE
DANYCH DEMOGRAFICZNYCH

W poprzednich publikacjach [Henneberg, 1977a i b] przedstawiono opis materiału metrykalnego wykorzystanego w niniejszej pracy, ogólną charakterystykę demograficzną badanej zbiorowości oraz analizę ruchu naturalnego i systemu kojarzeń. Warto przypomnieć, że badana ludność rzymskokatolickiej parafii Szczepanowo (woj. bydgoskie) w latach 1830 - 1874 może być uznana za reprezentatywną próbę ludności polskiej zamieszkującej Wielkopolskę.

Posługując się danymi demograficznymi, można uzyskać informacje dotyczącą odchyień od stanu, w jakim o puli genów badanej populacji można by odnieść prawo Hardyego-Weinberga. Można więc określić sposobność do działania doboru naturalnego oraz wpływ skończonej wielkości populacji i migracji na odchylenia od pełnej losowości kojarzeń. Możliwe jest także rozpatrywanie odchyień od losowości kojarzeń wynikających z wybiórczego kojarzenia się ze względu na pokrewieństwo. Zastosowanie danych demograficznych nie pozwala na określanie natężenia mutacji.

Sposobność do działania doboru naturalnego

Dobór naturalny może działać jedynie wówczas, gdy istnieją różnice natężenia i tempa reprodukcji osobników o różnym wyposażeniu genetycznym. Zwykle, ze względów praktycznych, trudno jest obserwować zróżnicowanie całokształtu zjawisk składających się na sukces reprodukcyjny osobników lub ich grup, wymaga to bowiem obserwacji trwających przez kilka pokoleń. Dogodniej jest, tak jak to czyni J. F. Crow [1958] obserwować oddzielnie sposobność do działania doboru naturalnego przez różnicową wymieralność i przez różnicową płodność.

* Praca wykonana w ramach Programu Badań Przemian Biologicznych Populacji Ludzkich, dział II B i D.

Celem określenia możliwej intensywności selekcji przez zróżnicowaną wymieralność wykorzystany został wskaźnik stanu biologicznego [Henneberg i Piontek, 1975]. Wyraża on szansę, jaką posiada przeciętny osobnik urodzony w danej populacji, na pełne zreprodukowanie się. Im ta szansa jest większa, tym mniejsza sposobność do działania doboru naturalnego przez te zgony, które nie dopuszczają osobników do udziału w rozrodzie lub ograniczają długość ich okresu zdolności do rozrodu. Ze względu na te dwie możliwości działania doboru, wskaźnik stanu biologicznego zawiera dwie składowe. Pierwsza z nich — proporcja zgonów osobników niedojrzałych rozrodzco (d_{0-14}) — mierzy działanie doboru przez całkowite wykluczenie osobników z uczestnictwa w reprodukcji. Druga część wskaźnika wynika ze skombinowania umieralności dorosłych w okresie reprodukcyjnym z ich szansą na posiadanie do chwili zgonu całkowitej, możliwej do osiągnięcia przy danej strukturze płodności, liczby potomstwa — po prostych przekształceniach ta część wskaźnika stanu biologicznego da się zamieniać na tzw. potencjalny współczynnik reprodukcji brutto R_{pot} . Szczegóły konstrukcji tego ostatniego współczynnika podano w pracach: Henneberg [1975], Henneberg [1976a] i Ward i Weiss [1976]. R_{pot} wyraża oddziaływanie doboru zmniejszające, przez przedwczesną wymieralność, sprawność reprodukcyjną osobników dorosłych. Zarówno wartości wskaźnika stanu biologicznego I_{bs} jak i R_{pot} mieszczą się, z definicji, pomiędzy 0 i 1. Zero oznacza iż wymieralność nie dopuszcza żadnego z osobników danej populacji do rozrodu, wartość równą 1 otrzymalibyśmy wówczas, gdyby istniał całkowity brak wymieralności w okresie reprodukcyjnym (R_{pot}) lub łącznie w okresie przedreprodukcyjnym i reprodukcyjnym (I_{bs}).

Przy obliczaniu wartości omawianych współczynników dla badanej w niniejszej pracy ludności posługiwano się danymi z przedstawionych poprzednio [Henneberg, 1977a] tablic wymieralności oraz szeregiem prawdopodobieństw nieposiadania do chwili zgonu całkowitej, możliwej do osiągnięcia liczby potomstwa (szereg wartości s_x), ustalonym dla populacji niemaltuzjańskich przy opracowywaniu metody obliczania R_{pot} i jego zastosowania do badania płodności w dawniej żyjących grupach ludzkich [Henneberg, 1975]. Analiza płodności ludności parafii szczepanowskiej wykazała bowiem, iż brak było wyraźnych efektów świadomej kontroli liczby potomstwa w rodzinie.

Celem porównania sposobności do działania doboru naturalnego przez różnicową wymieralność w badanej grupie z danymi innych autorów, obliczono również wskaźnik I_m Crowsa [1958] będący stosunkiem liczby umierających przed osiągnięciem dojrzałości rozrodzcej do liczby przeżywających dalej. Jego zawartość informacyjna jest w zasadzie taka sama jak wartości d_{0-14} .

Na podstawie parametrów zestawionych dla dekad w tabeli 1 można stwierdzić, że sposobność do działania doboru naturalnego przez różnicową

Tab. 1. Mierniki sposobności do działania doboru naturalnego przez różnicową wymieralność w parafii szczepanowskiej. Dla porównania podano odpowiednie wartości dla lat 1952 - 1972 z tego samego terenu (parafia Słaboszewo)

Lata	1828 - 34	1835 - 44	1845 - 54	1855 - 64	1865 - 74	Parafia Słaboszewo
d_{0-14}	0,49	0,60	0,60	0,54	0,43	0,10
R_{pot}	0,79	0,73	0,81	0,82	0,82	0,99
I_{bs}	0,41	0,29	0,32	0,38	0,46	0,89
I_m	0,96	1,50	1,50	1,17	0,75	0,11

wymieralność zmniejszała się w ciągu badanego okresu: rosła wartość I_{bs} i R_{pot} , maleją wartości d_{0-14} i I_m . Odstępstwo od tego trendu, wykazywane przez dane dla lat 1828 - 1834, tłumaczy się niekompletnością rejestrów, powodującą zaniżenie liczby zgonów małych dzieci. Warto zauważyć, że R_{pot} w tych latach nie odchyła się od trendu wartości dla następnych dekad, ponieważ współczynnik ten nie uwzględnia zgonów osobników mających mniej niż 15 lat.

Porównanie wartości I_{bs} i R_{pot} z danymi dla populacji pradziejowych i dla Polski w 1966 r. [Henneberg i Pióntek 1975] wskazuje, że warunki działania selekcji przez różnicową wymieralność były w parafii szczepanowskiej zbliżone do istniejących w populacjach pradziejowych od neolitu do wczesnego średniowiecza (gdzie I_{bs} mieści się w granicach 0,23 - 0,58). Wartość I_{bs} dla lat 1835 - 1844 pozostaje w pobliżu dolnej granicy stwierdzonej dotąd w populacjach pradziejowych, w następnych dekadach wartości I_{bs} powoli rosną, osiągając w latach 1865 - 1874 poziom wyższy od przeciętnego dla populacji pradziejowych, a równy w przybliżeniu połowie stwierdzonego dla ludności Polski w drugiej połowie XX wieku. Wartości R_{pot} dla ludności badanego mikroregionu są w porównaniu z odpowiednimi danymi dla grup pradziejowych wysokie; zbliżają się one do górnej granicy stwierdzonego tam zakresu (0,42 - 0,93), są jednak wyraźnie niższe od właściwych współczesnej ludności Polski. Z powyżej omówionych faktów wynika, że pod względem sposobności do działania doboru naturalnego przez różnicową wymieralność ludność badana pozostawała w drugiej z trzech faz wyróżnionych w ciągu istnienia naszego gatunku [Henneberg i Pióntek 1975], wykazując pewien trend w kierunku fazy trzeciej. W pierwszej fazie natężenie zgonów dzieci jak i dorosłych jest znaczne; przy niskim R_{pot} ogólny stan biologiczny populacji jest zły, a mniej niż połowa urodzonych osobników ma szansę na pełne zreprodukowanie się. W drugiej fazie następuje poprawa warunków życia dorosłych — wyższe są wartości R_{pot} , co przy braku regulacji urodzeń w nowoczesnej formie pociąga za sobą wzrost rodności. To z kolei, przy w zasadzie niezmiennych co do jakości i natężenia uwarunkowaniach wymieralności dzieci, powoduje wysoką częstość zgonów w wieku 0 - 14 lat. Ostatecznie stan biologiczny populacji jest zły podobnie jak w fazie pierwszej. Jednakże nacisk selekcyjny w większym stopniu jest skierowany

przeciwko cechom niekorzystnym dla rozwijającego się organizmu niż dla organizmu dorosłego, w porównaniu z fazą pierwszą. W fazie trzeciej, właściwej wysoko rozwiniętym kulturowym systemom adaptacyjnym, R_{pot} bardzo wyraźnie zbliża się do jedności, wydatnie spada wymieralność osobników niedojrzałych rozrodczo, co łącznie daje wysoką wartość wskaźnika stanu biologicznego.

Zestawienie obliczonych dla ludności parafii szczepanowskiej wartości wskaźnika I_m z danymi dla różnych populacji [Johnston i Kensingtoner, 1971; Swedlund, 1971] pozwala sądzić, że ludność badana mieści się wśród grupy populacji „prymitywnych”, żyjących do dziś na poziomie technologiczno-organizacyjnym niewiele odbiegającym od charakterystycznego dla pradziejowych grup europejskich. Poniżej przedstawiono dla przykładu kilka wybranych danych.

grupa	I_m
Anglia i Walia (wsp.)	0,04
Hutteryci (wsp.)	0,22
Deerfield (USA, XIX w.)	0,35
Cashinahua (Peru, Indianie wsp.)	0,79
Peri (Nowa Gwinea, wsp.)	1,14
parafia szczepanowska XIX w.	0,75 - 1,50

Należy pamiętać, że dane dotyczące parafii szczepanowskiej obliczone zostały przy założeniu zastoju, co mogło zawyżyć ocenę częstości zgonów dzieci i młodzieży. Jednakże, jak to już wspomniano przy omawianiu zagadnienia wymieralności, zawyżenie takie nie powoduje błędnej, pod względem jakościowym, oceny sytuacji.

Zróznicowana płodność jest, obok wymieralności, drugim z czynników powodujących zróżnicowanie sukcesu reprodukcyjnego. Według Crowa [1958], sposobność do działania doboru naturalnego przez zróżnicowaną płodność mierzyć można stosunkiem warjancji liczby potomstwa w rodzinie kompletnej (tj. takiej, w której rodzice dożyli fizjologicznego kresu zdolności rozrodczej) do kwadratu średniej arytmetycznej tej liczby:

$$I_f = \frac{V_f}{\bar{x}^2}$$

Przy obliczaniu I_f nie bierze się pod uwagę płodności kobiet umierających przed zakończeniem okresu reprodukcyjnego, zakładając, że wymieralność kobiet dorosłych przed menopauzą nie jest skorelowana z ich płodnością. Wskaźnik ten jest bardzo nieprecyzyjną miarą działania doboru naturalnego przez różnicową zdolność do rozrodu z tego również względu, iż nie daje on możliwości oddzielenia części zróżnicowania wynikającej z różnic genetycznych (szczególnie warjancji addytywnej) od tej, której źródłem są przyczyny „środowiskowe”. Jak wiadomo [Fisher, 1930] tylko ta pierwsza część zróżnicowania decyduje o tempie zmian puli genów pod wpływem doboru naturalnego. Podobne zastrzeżenie można też odnieść

do poprzednio omawianych miar sposobności do selekcji przez różnicową wymieralność, wydaje się jednak, że niegenetyczne przyczyny zróżnicowania obserwowalnej płodności mają większy udział w jej całkowitym zróżnicowaniu, niż dzieje się to w przypadku wymieralności.

Obserwując liczbę potomstwa w kompletnych rodzinach w populacjach (szczególnie współczesnych), nie można oddzielić wpływu świadomej kontroli urodzeń ani na V_f , ani na \bar{x} . Kontrola ta najprawdopodobniej nie ma związku z wyposażeniem genetycznym rodziców i dzieci. Ponadto, liczba potomstwa urodzonego przez kobiety, które dożyły co najmniej 45 roku życia, jest niezbyt precyzyjną miarą zróżnicowania zdolności do rozrodu, nawet w przypadku braku planowania rodziny. Odzwierciedla ona bowiem działanie licznych kulturowych czynników (np. okresowej separacji lub wczesnego owdowienia) nie związanych bezpośrednio ze stanem puli genów populacji, w której kobiety te żyją. Omawiana liczba jest przy tym miarą zbiorczą, odnoszącą się do okresu około 30 lat (czas trwania zdolności reprodukcyjnej kobiety), mierząc sposobność do działania doboru naturalnego „wstecz” — w kohortach, które już zakończyły reprodukcję.

W niniejszej pracy zastosowano, skonstruowaną w trakcie opracowywania materiałów szczepanowskich, inną niż wskaźnik Crowa, miarę sposobności do działania doboru naturalnego przez różnicową płodność [H e n n e b e r g, 1976b]. Ma ona umożliwić, przynajmniej częściowo, uniknięcie powyżej omówionych wad wskaźnika I_f . Ponadto, co ważne ze względów praktycznych, można ją stosować wówczas, gdy brak pełnych danych o rozrodzie poszczególnych osób. Proponowana miara opiera się na obserwacji długości odstępów proto- i intergenetycznych. Podejście takie pozwala uchwycić zróżnicowanie płodności, wynikające z fizjologicznych i anatomicznych właściwości organizmu kobiety, podobnych cech jej małżonka, stosunku płodu do organizmu matki oraz, w mniejszym stopniu, z psychologiczno-kulturowych czynników regulujących częstość stosunków płciowych, sposobu reakcji na okołoporodową wymieralność potomstwa itp. Przy odpowiednio prowadzonej obserwacji da się wykluczyć wpływ świadomej kontroli urodzeń na długość poszczególnych odstępów. Jest to szczególnie ważne w przypadku populacji współczesnych, a da się stosunkowo łatwo wykonać przez zebranie odpowiedniego wywiadu. W zależności od możliwości badawczych da się także wykluczyć wpływ na długość odstępów innych „pozabiologicznych” czynników, takich jak np. okresowa separacja. Już z powyżej podanego pobieżnego przeglądu czynników ujmowanych przez proponowaną miarę można się zorientować, iż ze zbadanego, przy jej zastosowaniu, zróżnicowania płodności wykluczona będzie pewna porcja wariancji niegenetycznej („środowiskowej”). Równocześnie jednak jasne jest, że znaczna część pozostałej po tym wykluczeniu wariancji ma nadal szanse wynikać ze źródeł środowiskowych. Szczegółowiej kwestię wytrącania wpływów środowiskowych z wariancji płodności przedyskutujemy przy omówieniu sposobu konstrukcji proponowanej miary.

Wskaźnik sposobności do selekcji przez różnicową płodność — S_F — oblicza się jako odchylenie standardowe mierników zdolności rozrodczej kobiet F . Dla celów analitycznych lepiej jest niekiedy posługiwać się wariancją S_F^2 . Miernik zdolności rozrodczej kobiety F (a ściślej kobiety i jej partnerów) oblicza się jako średnią arytmetyczną standaryzowanych na 0 i 1 odstępów proto- i intergenetycznych. Każdy odstęp normalizowany jest na średnią i odchylenie standardowe odpowiednie dla jego kolejności i wieku kobiety. Jest to konieczne ze względu na istniejące zróżnicowanie długości odstępów z wiekiem kobiet i kolejnością urodzeń, które powinno być wytrącone przy obliczaniu F .

$$F_j = \frac{1}{k_j} \sum_{o=1}^k \frac{i_{jox} - \bar{o}_x}{s_{ox}},$$

gdzie F_j — zdolność rozrodcza j -tej kobiety, k — liczba obserwowanych u tej kobiety odstępów, i_{jox} — odstęp o -tej kolejności, który nastąpił gdy j -ta kobieta była w wieku x , \bar{o}_x — średnia długość o -tego odstepu u kobiet w wieku x w populacji, z której pochodzi badana, s_{ox} — odchylenie standardowe odpowiedniego rodzaju odstępów.

Wartości odchylenia standardowego S_F teoretycznie mogą zawierać się w granicach od 0 do 1. Wartość S_F równa zero powinna by pojawiać się wtedy, gdy wszystkie kobiety charakteryzować będzie jednakowa „trwale zakodowana” zdolność do rodzenia dzieci, wahania długości kolejnych odstępów u każdej z kobiet będą losowe, a liczba odstępów obserwowanych u każdej z kobiet na tyle duża, że można pominąć błąd oceny F . Jeżeli w populacji istnieje zróżnicowanie płodności par małżeńskich, wynikające z utrzymujących się na jednym poziomie przez całe życie małżonków determinant, wartość S_F będzie istotnie większa od zera i, przy spełnieniu pozostałych warunków podanych dla przypadku zerowego, proporcjonalna do wielkości zróżnicowania zdolności rozrodczych. W przypadku skrajnym, przy jednolitej determinacji długości poszczególnych odstępów u poszczególnych kobiet, wariancja zdolności rozrodczych może równać się wariancji poszczególnych odstępów, a wówczas $S_F = 1$.

W konkretnych sytuacjach, jakie napotyka badacz, powyżej przedstawione warunki idealizujące nie są spełnione; otrzymuje się wartości S_F mniejsze od jedności, ale większe od zera. Warto więc zastanowić się, jakie są źródła zmienności składającej się na zróżnicowanie obserwowanych na konkretnym materiale zdolności rozrodczych F . Ponieważ obserwacja standaryzowanych długości odstępów proto- i intergenetycznych u poszczególnych kobiet jest formalnie tym samym, co wielokrotne dokonywanie pomiaru cechy fenotypowej w ciągu życia osobnika, możemy tu zastosować rozumowanie przedstawione przez Falconera [1974]. Jeżeli pomierzemy n razy daną cechę u każdego z osobników w badanej grupie i średnią z tych n pomiarów przyjmiemy jako wartość fenotypową osobnika (w naszym przypadku jest to F), wówczas wariancja tej wartości może być przed-

stawiona w postaci sumy wariancji wynikającej z: 1) wariancji genotypowej V_G , 2) wariancji międzyosobniczej czynników środowiskowych oddziałujących na każdego osobnika jednolicie przez cały czas, w którym dokonywaliśmy pomiarów V_{Eg} , i 3) wariancji wewnątrzosobniczej wynikającej z czynników środowiskowych, powodujących różnice pomiędzy kolejnymi pomiarami tego samego osobnika V_{Es} . Zakładamy, że umiemy wykluczyć wariancję wynikającą z błędów pomiarowych. Wartość S_F można przedstawić w postaci następującej sumy:

$$S_F^2 = V_G + V_{Eg} + \frac{1}{n} \cdot V_{Es}.$$

Z powyższej formuły wynika, że S_F będzie malało wraz ze wzrostem liczby odstępów obserwowanych u pojedynczej kobiety, niezależnie od wielkości wariancji genotypowej i międzyosobniczej wariancji środowiskowej. Wariancja genotypowa zawiera w sobie nie tylko ważny dla obserwacji działania doboru komponent wariancji addytywnej, ale również komponenty wynikające z interakcji alleli tego samego locus (wariancja dominacji) i różnych loci (wariancja interakcji). W przypadku większości cech poligenicznych, a za taką możemy uznać zdefiniowaną poprzednio zdolność rozrodczą, największą jednak część wariancji genotypowej stanowi zwykle wariancja addytywna. Jeżeli mamy do czynienia z grupą ludzką na tyle jednolitą, by oczekiwać, że udział międzyosobniczej wariancji środowiskowej jest nieistotny, znajomość wariancji ogólnej cechy powtarzalnej, czyli S_F , oraz liczby obserwacji przeprowadzonych u tego samego osobnika pozwala na oszacowanie udziału wariancji genetycznej — przybliżoną ocenę odziedziczalności. Biorąc pod uwagę poczynione ostatnio założenia, możemy przyjąć, że $V_G \approx V_A$ (wariancja addytywna), $V_{Eg} = 0$, $V_{Es} = 1 - r$ (w przypadku cechy standaryzowanej). Wielkość r nazywa się powtarzalnością i jest korelacją pomiędzy pomiarami tego samego osobnika. Można ją określić w przypadku cech standaryzowanych, z następującej formuły (przekształcenie wzoru 8.11 Falconera [1974]):

$$r = \frac{nS_F^2 - 1}{n - 1}.$$

Podstawiając wartości poszczególnych składników wariancji ogólnej do poprzednio podanego równania otrzymujemy:

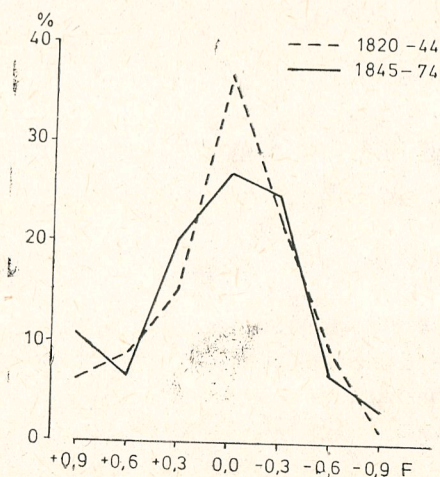
$$S_F^2 = V_A + \frac{1}{n} \cdot (1 - r).$$

Stąd łatwo już wyliczyć wariancję addytywną, następnie jej stosunek do wariancji ogólnej, więc współczynnik odziedziczalności h^2 .

Dopiero przeprowadzenie opisanych przekształceń pozwala ocenić stopień zróżnicowania płodności, który może efektywnie wpływać na przebieg procesów selekcyjnych.

Proponowany wskaźnik działania doboru naturalnego przez zróżnicowaną płodność nie uwzględnia wpływu na reprodukcję pełnej sterility niektórych osobników oraz zróżnicowanego czasu kończenia rozrodu (tzw. definitywnej sterility stadeł, rozpoczynającej się w wieku x lat). Jeśli jednak zauważymy, że wpływ tych zjawisk na sposobność do selekcji da się uwzględnić we wskaźniku stanu biologicznego, zarówno przez ujęcie ich przy szacowaniu struktury płodności potrzebnej dla obliczenia R_{pot} , jak też przez możliwość formalnego potraktowania osób niezdolnych do rozrodu lub przedwcześnie rozród kończących, tak jak osób zmarłych (a więc również niezdolnych do uczestniczenia w reprodukcji), to można uznać, że przez połączenie obydwu wskaźników uzyskamy dosyć pełną informację dotyczącą ogólnej sposobności do działania doboru naturalnego.

Wskaźnik S_F można obliczyć na danych dla parafii szczepanowskiej. Ponieważ stwierdzono poprzednio (Henneberg, 1977b), że ludność tego mikroregionu odpowiada pod względem płodności populacjom niemaltuzjańskim, nie jest tu konieczne wprowadzanie poprawek uwzględniających świadomą regulację płodności. Aby uniknąć zbyt dużego wpływu przypadkowych błędów wartości F na oszacowanie sposobności do selekcji, z posiadanego materiału wybrano do obliczeń tylko te karty, na których zanotowano dane pozwalające określić długość co najmniej trzech odstępów. Standaryzację odstępów dla każdej kobiety przeprowadzono posługując się średnimi i odchyleniami standardowymi według wieku i kolejności (porównaj tab. 15 w: Henneberg [1977b]). Ponieważ nie stwierdzono wyraźnych różnic w płodności kobiet szczepanowskich w okresie przed- i powłaszczeniowym, oszacowanie sposobności do działania doboru naturalnego przez różnicową płodność wykonano łącznie dla całego badanego okresu. Rozkłady wartości F przedstawia rys. 1. Ponad 95% obserwowanych wartości F mieści się w zakresie $-1,0$ do $+1,0$, jedynie cztery kobiety miały F większe od $+1$. Biorąc pod uwagę zdarzające się, jakkolwiek rzadko, niedokładności rejestracji w materiale metrykalnym można



Rys. 1. Rozkłady miernika zdolności rozrodczej (F) kobiet z parafii szczepanowskiej według lat zawarcia pierwszego związku małżeńskiego

Tab. 2. Parametry rozkładów mierników zdolności rozrodczej F kobiet z parafii szczepanowskiej. A – obliczenia z danych „surowych”, B – po wprowadzeniu poprawki. Dalsze objaśnienia w tekście

	N	\bar{x}	Me	S_F^2	S_F
A	152	+0,069	0,0	0,235	0,485
B	152	+0,045	0,0	0,187	0,432

by przypuszczać, iż wartości te są „sfalszowane”. Z drugiej jednak strony nie mamy pewności, by tak twierdzić; wartości te nie są drastycznie wysokie, nie przekraczają +2,0. W związku z powyższym obliczeń dokonano dwukrotnie: raz przyjmując bez zastrzeżeń wartości obserwowane, a drugi raz „przesuwając” wspomnianym wyżej czterem kobietom wartość F na +1,0. Parametry rozkładów F z „poprawką” i bez poprawki przedstawia tabela 2. Różnica pomiędzy dwoma oszacowaniami S_F nie jest istotna statystycznie ($F^0=1,26$). Wnioskując bezpośrednio z przedstawionych danych moglibyśmy powiedzieć, że sposobność do działania doboru naturalnego przez różnicową płodność obejmowała (w odchyleniach standardowych) około 40% maksymalnego obserwowanego w badanej populacji zróżnicowania płodności. Spróbujmy jednak zanalizować szczegółowiej obliczoną wariancję. Średnia liczba odstępów analizowanych u każdej z kobiet wynosiła w badanym materiale 5,3. Daje to wartość powtarzalności $r=0,057$, udział wariancji środowiskowej $1/n(1-r)=0,178$, zatem na wariancję genetyczną pozostaje 0,057. Przyjmując, że jest ona w całości addytywna otrzymujemy oszacowanie odziedziczalności $h^2=0,243$. Jest to wartość niska i obciążona znacznymi niedokładnościami szacunków. Ostatecznie można wnioskować, że sposobność do działania doboru naturalnego przez różnicową płodność była w badanej populacji bardzo mała.

Przed przystąpieniem do ogólnej oceny sposobności do działania doboru naturalnego w badanej populacji warto przedyskutować otrzymany wynik dotyczący płodności. Badając grupę 114 kobiet wiejskich z okolic Kościerzyny, które rozród odbywały w drugiej połowie XX w. stwierdziliśmy, przy podobnej liczbie obserwowanych u każdej z kobiet odstępów, $S_F=0,46$ [B e r d y c h o w s k i i H e n n e b e r g, 1978]. Niestety dotąd brak większej ilości opracowań, w których obliczany byłby interesujący nas miernik. Warto w odniesieniu do obydwu przytoczonych wartości S_F poczynić zastrzeżenie dotyczące metody opracowania materiału. Otóż standaryzacja długości odstępów prowadzona była przy użyciu parametrów ich rozkładów w całej grupie lokalnej, a nie wśród kobiet, które urodziły troje i więcej dzieci. Tak więc do obliczeń wartości F nie weszła pewna, nieduża zresztą, frakcja stosunkowo długich odstępów, które spotykało się u kobiet o mniejszej dzietności. Mogło to spowodować iż wariancje poszczególnych odstępów u kobiet, dla których obliczano S_F były nieco mniejsze od teoretycznie oczekiwanej wartości 1, co wpłynęło na obniżenie oszacowania wariancji ogólnej. Uwzględnienie tych zastrzeżeń przy wykonywaniu obli-

ceń zmienić by mogło w pewnym stopniu wartości liczbowe, nie zmienia jednak ogólnej konkluzji o niewielkiej sposobności do działania doboru przez różnicową płodność. Również przegląd wielkości współczynników I_f Crowa w populacjach nie stosujących intensywnej kontroli urodzeń [Spuhler, 1963; Johnston i Kensinger, 1971] informuje o niezbyt wysokim udziale nie kontrolowanej społecznie zróżnicowanej płodności w tworzeniu możliwości zadziałania doboru. Ze względu na dążenie do posiadania możliwie jak największej liczby potomstwa Hutteryci stanowią grupę niemal „eksperymentalną” dla badania zróżnicowania rozrodu wynikającego z przyczyn „naturalnych”. Otóż obliczony dla nich wskaźnik I_f wynosi tylko 0,16 [Jacquard, 1974]. Dodać warto, że mały udział wariacji genetycznej w zróżnicowaniu zjawisk związanych z rozrodem obserwuje się również u licznych gatunków zwierząt [Falconer, 1974].

Omówione ostatnio fakty można interpretować ewolucyjnie w następujący sposób. Miernik odziedziczalności, jak zresztą każdy inny miernik determinacji genetycznej otrzymany z rozdzielania wariacji ogólnej na jej składowe, mierzy udział genotypów w określaniu zakresu zmienności cechy, a nie stopień determinacji cechy przez czynniki dziedziczne. W przypadku małego polimorfizmu (znacznej homozygotyczności populacji) w odniesieniu do loci determinujących określoną cechę, mimo znacznego wpływu genotypu na jej ukształtowanie, wariacja genetyczna jest mała, a w przypadku całkowitej homozygotyczności brak jej w ogóle. Ponieważ każde upośledzenie zdolności rozrodczych osobnika, wynikające z jego genotypu ma bezpośrednie znaczenie selekcyjne, geny w znacznym stopniu ograniczające zdolność do rozrodu są szybko eliminowane przez dobór naturalny. Można więc przypuścić, że u większości gatunków istnieje mały polimorfizm genetyczny loci, determinujących zdolności rozrodcze — na znacznej liczbie tych loci występuje tylko jeden allel, którego efekt dla rozrodu jest optymalny.

Podsumowując spostrzeżenia dotyczące sposobności do działania doboru naturalnego wśród ludności parafii, szczepanowskiej, można stwierdzić, iż sposobność ta była wysoka, przy czym główną rolę odgrywała tu wymieralność; płodność, jakkolwiek fenotypowo zróżnicowana, zawierała mały komponent „użyteczny” dla selekcji. Dokładniejszą ocenę otrzymać by można dopiero po przeanalizowaniu udziału wariacji genetycznej w ogólnej wariacji wymieralności, zagadnienie to jednak musimy pozostawić do rozpatrzenia w przyszłości, ze względu na trudność wynikającą z różnorodności sposobów podawania przyczyn zgonów w analizowanym materiale.

Wielkość grupy nieograniczonego krzyżowania, migracja i wsobność

Skończona wielkość populacji i odchylenia od losowości kojarzeń wpływają na to, że częstości genów i genotypów w jej puli będą odchyłać się od wartości oczekiwanych na podstawie reguły Hardyego-Weinberga, nawet jeśli

całkowicie brak będzie mutacji i działania doboru naturalnego. Jeśli przyjmie się, że odchylenia od losowości kojarzeń wynikają jedynie z wielkości populacji (tzn. brak jest kojarzenia wybiórczego), to miarą odchylenia od stanu „idealnego” jest standaryzowana wariancja częstości genów w kolejnych powtórzeniach tej samej populacji (tzw. wariancja Wahlunda):

$$f = \frac{s^2}{\bar{p}(1-\bar{p})},$$

gdzie f — współczynnik wsobności (inbredu), s^2 — wariancja częstości danego allelu, \bar{p} — średnia częstość tego allelu dla wszystkich powtórzeń.

Zauważmy, że teoretycznie dla wszystkich alleli w danej populacji powinniśmy otrzymać taki sam współczynnik, standaryzowana wariancja wszystkich alleli wynika bowiem z relacji kojarzących się ich nosicieli, a nie z częstości allelu lub liczby alleli na danym lokus.

W przypadku populacji, w której w kolejnych pokoleniach brak kojarzenia wybiórczego, współczynniki wsobności w pokoleniu potomnym są równe współczynnikom spokrewnienia w pokoleniu rodzicielskim. Współczynnik wsobności populacji definiuje się [Jacquard, 1974: 161] jako prawdopodobieństwo, że dwa geny losowo wybranego z populacji osobnika są identyczne pod względem pochodzenia (*identical by descent*). Współczynnik spokrewnienia zaś, to prawdopodobieństwo, że dwa geny wzięte losowo od dwu różnych osobników są identyczne pod względem pochodzenia.

Ponieważ określenie „wielkość populacji” odnosi się w analizie puli genów do liczby osobników mających szansę skrzyżować się ze sobą, a od tej liczby zależy wielkość współczynników spokrewnienia, obserwacja tych współczynników jest równoznaczna z badaniem wpływu migracji izotropowej na pulę genów. Pomijamy w tej chwili efekt migracji na bardzo znaczną odległość — taki efekt zbliżony jest do wniesienia do puli genów nowego allelu przez mutację. Takie rozumienie terminu „wielkość populacji” jest szczególnie istotne wówczas, gdy trudno jest jednoznacznie zdefiniować i umiejscowić barierę izolacyjną. Całe zagadnienie badania współczynników wsobności i migracji da się sprowadzić do pytania: na ile ograniczenie wymiany genów pomiędzy jednostkami populacyjnymi oraz ich wielkość umożliwiającą zróżnicowanie ich pul genów?

Oszacowanie współczynnika spokrewnienia, w przypadku populacji o jednolitym dziedziczeniu nazwisk rodowych (najczęściej patrylinearnym), może być wykonane bezpośrednio przez obserwację liczby małżeństw izonimicznych, czyli takich, w których oboje małżonkowie jako kawaler i panna nosili to samo nazwisko. W przeciwieństwie do odtwarzania genealogii, metoda ta pozwala stwierdzić wsobność wynikającą z kojarzeń pomiędzy osobami nawet bardzo odległe spokrewnionymi. Jest to szczególnie istotne, gdy nie możemy śledzić genealogii przez wystarczająco dużą liczbę pokoleń, np. gdy natężenie migracji jest tak znaczne, że nie pozwala na podstawie materiałów metrykalnych odtworzyć wielu rodowodów. Metoda ta ma

oczywiście pewne ograniczenia wynikające ze zmian nazwisk na przestrzeni pokoleń, przybierania przez dzieci nieznanymi rodziców dowolnych nazwisk lub posiadania przez osoby niespokrewnione biologicznie tego samego nazwiska nadanego ze względu na określone reguły kulturowe (np. nazwiska wywodzące się z wykonywanego zawodu, nazwiska urobione od nazwy miejsca zamieszkania itp.).

Ponieważ w społeczeństwach europejskich dziedziczenie nazwisk jest z reguły patrylinearne, prawdopodobieństwo, że krewni jakiegokolwiek stopnia noszą nazwisko pochodzące od tego samego przodka, we wszystkich kombinacjach par osób mających wspólnego przodka w sensie biologicznym równe jest $4f$ (f oznacza tu współczynnik inbredu potomstwa z małżeństwa pomiędzy krewnymi). Tak więc, częstość par izonimicznych zaobserwowana w populacji i podzielona przez 4 daje oszacowanie przeciętnej wartości f w tej populacji [Cavalli-Sforza i Bodmer, 1971]. Ponieważ może się zdarzyć, że w badanej grupie istnieje pozytywne lub negatywne kojarzenie wybiórcze ze względu na rozpoznawalne społecznie pokrewieństwo, przy obliczaniu współczynnika spokrewnienia metodą izonimii ujmuje się osobno frakcję wynikającą z krzyżowania losowego f_r i z krzyżowania wybiórczego f_n . Według Crowa i Mange [1965]:

$$f_r = \frac{1}{4} \sum q_i^2,$$

$$f_n = (p - \sum q_i^2) : 4(1 - \sum q_i^2),$$

$$f = f_n + (1 - f_n) f_r,$$

gdzie q_i — frakcja osobników o określonym nazwisku (jeśli przyjmiemy, że nazwisko to jest noszone tak samo często przez kawalerów jak i panny), p — frakcja małżeństw izonimicznych wśród wszystkich obserwowanych, f , f_n , f_r — współczynniki spokrewnienia.

Wzory te można stosować tylko wówczas, gdy słuszne jest założenie o jednakowej częstości występowania określonych nazwisk rodowych wśród mężczyzn i kobiet. W innych przypadkach zamiast q^2 należy podstawić iloczyn $m_i k_i$ (m_i częstość i -tego nazwiska wśród mężczyzn, k_i — wśród kobiet).

Dla materiału szczepanowskiego otrzymano następujące oszacowania: $p = 0,0057$, $q^2 = 0,0044$, $f_r = 0,0011$, $f_n = 0,0003$, $f = 0,0014$ ($\pm 0,0014$). Błąd oszacowano tak, jak błąd proporcji. Otrzymana wartość f_n jest tu tak mała, że pozwala wnioskować o braku wybiórczego kojarzenia się osób ze względu na rozpoznawalny społecznie stopień pokrewieństwa. Otrzymana wartość f jest niska — świadczy o braku izolacji biologicznej badanej populacji.

Istnieją również możliwości wyznaczania współczynnika spokrewnienia na podstawie natężenia i rozkładu przestrzennego migracji. Według Malécota [Jacquard, 1974] przy izotropowej migracji na terenie równomiernie zasiedlonym współczynnik spokrewnienia dla danego punktu tego terenu (*local kinship coefficient*) można wyznaczyć z równania:

$$f = \left[1 + 8\pi d s^2 \left(\frac{-1}{\ln 2v} \right) \right]^{-1},$$

gdzie d — gęstość zaludnienia osobami zdolnymi do kojarzeń (całkowita gęstość zaludnienia pomnożona przez $N_e : N$ — patrz dalej), $2s^2$ — średni kwadrat odległości pomiędzy miejscami, z których pochodzili nowożeńcy (lub podwojony kwadrat średni odległości miejsc urodzenia rodziców i potomstwa), v — przeciętne natężenie mutacji.

Oczywiście ten ostatni parametr nie może być oszacowany bezpośrednio z danych demograficznych. Ocena jego wielkości jako tzw. współczynnika powrotu do równowagi (*coefficient of recall to equilibrium*) ujmującego zarówno natężenie mutacji jak i liniowy, stabilizujący komponent doboru naturalnego (ogólniej wszystkie liniowe naciski działające na pulę genów) podana przez Cavalli-Sforzę i Bodmera [1971] wskazuje, iż wartość v jest zwykle bardzo mała — nie przekracza 0,0001. W obliczeniach dla parafii szczepanowskiej przyjęto arbitralnie, że v równe jest 0,00005 lub 0,000005, wykonując oszacowania dla obydwu wariantów. Równanie dotyczące obliczania współczynnika spokrewnienia wymaga przyjęcia, że migracja izotropowa odbywa się na terenie zasiedlonym równomiernie, a rozkład odległości małżeńskich jest dwuwymiarowym rozkładem normalnym, będąc sumą statystyczną rozkładów odległości pomiędzy miejscami urodzenia ojców i dzieci oraz matek i dzieci. Jakkolwiek ludność parafii szczepanowskiej i terenów sąsiednich nie była rozmieszczona całkowicie równomiernie — skupiała się w osiedlach, a rozkład odległości małżeńskich odbiega od normalnego [Henneberg, 1977b], wydaje się, że przedstawione równanie Malécota daje w tej sytuacji wystarczająco dokładne oszacowanie współczynnika spokrewnienia. Wprowadzenie do tego równania odpowiednich poprawek spowodowałoby znaczne skomplikowanie obliczeń, a otrzymana wartość f , obciążona niedokładnością wynikającą z założenia wartości współczynnika v i błędami próby, nie byłaby precyzyjniejszym oszacowaniem rzeczywistej wielkości inbredu. Obliczając wartości współczynnika spokrewnienia z danych o wielkości populacji i migracji, należy pamiętać o tym, że otrzymane szacunki, ze względu na założenia teoretyczne, na podstawie których konstruuje się odpowiednie formuły, odnoszą się do granicznych wartości f , czyli takich, jakie wystąpiłyby wówczas, gdy natężenie parametrów uwzględnianych przy oszacowaniu byłoby niezmiennie przez dużą liczbę pokoleń (teoretycznie — nieskończenie wielką).

Warto zauważyć, że iloczyn $2\pi ds^2$ jest równoważny efektywnej wielkości populacji znajdującej się w kręgu o promieniu $\sqrt{s^2 \cdot 2}$. Efektywna wielkość populacji N_e jest to taka liczba osobników, która daje wielkość dryftu genetycznego odpowiadającą obserwowanej w rzeczywistej grupie N osobników, przy zastosowaniu do rozważań najprostszego modelu populacji, tj. grupy, w której liczebność następujących po sobie pokoleń po-

zostaje jednakowa, pokolenia nie „zachodzą” na siebie w czasie i każdy osobnik daje taką samą liczbę potomstwa. Wielkość N_e jest mniejsza od obserwowanej w rzeczywistości liczby osób zdolnych do kojarzeń, ponieważ w realnie istniejących warunkach nie spełniają się założenia idealizujące zastosowane do konstrukcji modelu. Dla celów szacunkowych można obliczać N_e jako jedną trzecią średniej harmonicznego wielkości populacji obserwowanej w danym okresie [E r i k k s o n i in. 1973] lub, dla krótkich okresów, zakładając, że wielkość populacji nie ulega zmianie, przez pomnożenie całkowitej liczebności osobników w populacji przez iloczyn odwrotności surowego współczynnika rodności i odwrotności czasu trwania pokolenia [K i m u r a i C r o w, 1963 za S w e d l u n d, 1971]. Trudność szacowania wielkości N_e dla populacji ludzkich wynika z tego, że pokolenia „nakładają się” na siebie — zwykle wśród ogólnej liczby osobników żyjących w grupie znajdują się przedstawiciele kilku (co najmniej trzech) pokoleń. Należy przy tym zauważyć, że ze względu na obejmujący 20 - 30 lat okres zdolności rozrodczej, wśród osobników zdolnych do kojarzeń mogą znajdować się jednocześnie rodzice i ich potomstwo. To samo odnosi się do krewnych innych stopni, należących do różnych pokoleń. Zjawisko to, przy powszechnie występujących w społeczeństwach ludzkich zakazach kojarzeń pomiędzy krewnymi określonych stopni, powoduje zmniejszanie liczby potencjalnych partnerów dla każdego ze zdolnych do krzyżowań osobników. Proporcja osobników zdolnych do kojarzeń w ogólnej liczebności grupy zależy od jej struktury demograficznej. Dokładne więc obliczenie efektywnej wielkości populacji wymaga uwzględnienia bardzo znacznej liczby zmiennych. S w e d l u n d [1971] omówił trudności wynikające ze zmian wielkości populacji, rodności, struktury płci i wieku oraz innych wielkości demograficznych dla dokładnych obliczeń N_e . Wydaje się, że trudności te są rachunkowo nie do przezwyciężenia i jedynym w tej sytuacji wyjściem jest wykonywanie oszacowań opartych na liczbie osób w wieku rozrodczym.

Tab. 3. Oszacowanie proporcji efektywnej wielkości populacji do całkowitej wielkości populacji ($N_e : N$)

Oszacowanie	1825 - 34*	1835 - 44	1845 - 54	1855 - 64	1865 - 74
$N_b : N$	0,44	0,34	0,35	0,40	0,49
$(W_{ur} \cdot G)^{-1}$	0,93	0,80	0,77	0,82	0,67
$N_e : N$	0,41	0,27	0,27	0,33	0,33

* — oszacowanie oparte na niekompletnych danych

Próby oszacowania efektywnej wielkości populacji dla parafii szczepanowskiej dokonano na podstawie, odtworzonej z tablic wymieralności, proporcji osób w wieku rozrodczym, skorygowanej współczynnikiem rodności i czasem trwania pokolenia. Ponieważ dla obliczenia wartości f przy

użyciu podanej formuły nie jest konieczna znajomość bezwzględnej wielkości N_e , a jedynie odpowiedniej gęstości zaludnienia, oszacowano od razu proporcję $N_e : N$. Przemnożenie podanych poprzednio [Henneberg, 1977a] oszacowań gęstości zaludnienia przez tę proporcję daje wartości d potrzebne do obliczenia f . Zasadnicze etapy oszacowania przedstawiono w tabeli 3. Proporcję osób w wieku rozrodczym, $N_b : N$, określono na podstawie danych z tablic wymieralności, biorąc pod uwagę frakcję dożywających piętnastego roku życia, pomniejszoną o połowę frakcji zmarłych w wieku 15 - 49 lat, oraz średnią frakcję dożywających dla klas wieku 15 - 19 do 40 - 49 lat. Współczynniki urodzeń oszacowano poprzednio [Henneberg, 1977a], G — czas trwania pokolenia obliczono jako połowę różnicy pomiędzy e'_{15} a e'_{40} plus 15 lat. $N_e : N = (W_{ur} \cdot G)^{-1} \cdot N_b : N$.

Wartości $2s^2$ potrzebne do obliczeń f otrzymano przez zsumowanie wariancji i kwadratów średnich arytmetycznych odległości małżeńskich ([Henneberg, 1977b], tab. 9). Ze względu na szacunkowy charakter obliczeń współczynnika spokrewnienia, tak otrzymane wartości średnich kwadratów zaokrąglono do końcówek 0 lub 5. Oszacowane wartości d , $2s^2$ i f zawarte są w tabeli 4.

Posługując się „rzędem sąsiedztwa” jako miarą odległości małżeńskich $2s^2$ w równaniu Malécota można zastąpić iloczynem $8\pi^3 m^3$, a d liczbą osób zdolnych do kojarzeń wśród mieszkańców pojedynczego osiedla — N_b (traktowaną jako oszacowanie efektywnej liczby członków demu). Ponieważ liczba mieszkańców „przeciętnej wsi” parafii szczepanowskiej wynosiła około 200 osób, możemy szacunkowo przyjąć $N_b = 70$; m dla wszystkich dekad łącznie wynosiło 0,35 (porównaj Henneberg [1977a i b]). Podstawiając te wartości do odpowiednio przekształconego równania Malécota, otrzymujemy oszacowanie $f = 0,0031$ i $0,0039$ odpowiednio dla $v = 0,00005$ i $0,000005$. Wartości te są nieco wyższe od podanych w tabeli 4, co wynika stąd, że bezpośrednie obliczenie $2s^2$ z odległości małżeńskich może być za-

Tab. 4. Oszacowanie współczynników spokrewnienia ludności wsi parafii szczepanowskiej na podstawie danych o migracji, według formuły podanej przez Malécota. Dalsze objaśnienia w tekście

Lata	d [N_e/km^2]	$2s^2$ [km^2]	Wartość f gdy		Wielkość grupy nieograniczonego krzyżowania
			$v = 0,00005$	$v = 0,000005$	
1825 - 34	7,0	20	0,0052	0,0065	440
1835 - 44	6,8	20	0,0054	0,0067	427
1845 - 54	8,4	45	0,0019	0,0024	1188
1855 - 64	10,2	75	0,0010	0,0012	2403
1865 - 74	10,2	45	0,0016	0,0020	1442
1825 - 54	7,3	30	0,0033	0,0042	688
1855 - 74	10,2	60	0,0012	0,0015	1923
1825 - 74	8,3	40	0,0022	0,0028	1043

wyżone przez sporadycznie występujące bardzo znaczne dystanse pomiędzy miejscami pochodzenia małżonków; oszacowania na podstawie współczynnika egzogamii m wolne są od tej niedokładności.

Biorąc pod uwagę błąd oszacowania f metodą izonimii możemy stwierdzić, iż nie odbiega ono od oszacowań opartych na danych dotyczących migracji małżeńskich.

Tab. 5. Porównanie współczynników f oszacowanych dla parafii szczepanowskiej z oszacowaniami dla innych grup ludzkich

Grupa	f	Autorzy
Hutteryci (1965 r.)	0,045	Cavalli-Sforza i Bodmer [1971]
Samarytanie (1933 r.)	0,043	„ „
Tristan da Cunha (1938 r.)	0,037	„ „
wieś Kippel (Szwajcaria 1900 - 72)	0,030	Friedl i Ellis [1974]
Wyspy Alandzkie (1800 - 49 r.)	0,013	Eriksson i in. [1973]
Deerfield (USA 1820 - 39 r.)	0,0030	Swedlund [1971]
Wyspy Eolskie (XIX w.)	0,0024	Moroni [1967]
Szczepanowo (1825 - 54 r.)	0,0035	własne
Szczepanowo (1855 - 74 r.)	0,0013	własne
okolice Kościerzyny (XX w.)	0,0005	Berdychowski i Henneberg [1978]
Kanada (1955 - 65 r.)	0,0009	Cavalli-Sforza i Bodmer [1971]
Włochy (1956 - 60 r.)	0,0007	„ „
Holandia (1937 - 48 r.)	0,00001	„ „

Podsumowując obserwacje dotyczące izolacji genetycznej ludności badanego mikroregionu możemy stwierdzić, co następuje. Z danych dla poszczególnych dekad oraz, zbiorczo, dla okresu przed- i powłaszczeniowego wynika, że na skutek wzrostu gęstości zaludnienia i natężenia migracji w drugiej połowie XIX w. zmniejszył się stopień izolacji grupy zasiedlającej przeciętną wieś badanego mikroregionu. Zestawienie oszacowań wykonanych w niniejszej pracy z danymi dla populacji współczesnych i historycznych (tab. 5) świadczy, że wśród wiejskiej ludności Wielkopolski w XIX w. stopień izolacji był daleko mniejszy, niż w grupach uznanych za silnie izolowane, a w okresie powłaszczeniowym był bliski spotykanym współcześnie w krajach europejskich. Można zatem stwierdzić, że wsie badanego regionu nie stanowiły izolatu w tym sensie, jaki nadaje się niekiedy temu terminowi w literaturze antropologicznej. Mieszkańcy przeciętnej wsi nie stanowili osobnej populacji w sensie biologicznym, szczególnie w drugiej połowie XIX w., gdy natężenie egzogamii osiągnęło 50%. Grupa żyjąca w pojedynczej wsi stanowiła segment dużej populacji zajmującej teren o promieniu kilkudziesięciu kilometrów. Odległość miała słabe znaczenie izolujące i granic wyznaczających zasięg grupy nieograniczonego krzyżowania ludności tych okolic Wielkopolski należałoby szukać nie tyle w sposobie jej przestrzennego rozmieszczenia, co wśród czynników o charakterze administracyjnym bądź narodowościowym. Biorąc pod uwagę oszacowaną

wielkość grupy nieograniczonego krzyżowania (tab. 4), można stwierdzić, iż wystąpienie wyraźnych efektów izolacyjnych w jej puli genów było mało prawdopodobne. Wright [1969] podaje, że z tego rodzaju efektami można się spotkać w grupach o wielkości poniżej 200 osób.

Zagadnienie izolacji grup ludzkich przez odległość i wyznaczania zasięgu grup nieograniczonego krzyżowania (populacji w sensie biologicznym), skupiających, z definicji, osobników mających jednakowe szanse na skojarzenie się ze sobą, jest bardzo trudne do jednoznacznego rozwiązania w konkretnych sytuacjach empirycznych, ponieważ prawdopodobieństwa skojarzenia się różnych osobników nie są wyznaczane w sposób prosty barierami izolującymi czy samą tylko odległością geograficzną. Zależą one równocześnie od licznych czynników technologicznych i organizacyjnych. W związku z tym konieczne jest przyjmowanie rozwiązań przybliżonych i tak właśnie należy traktować wyniki i interpretacje dotyczące badanego w niniejszej pracy materiału. Ostatecznie można wnioskować, że w obserwowanym okresie i regionie nie istniała izolacja ludności poszczególnych osiedli w podobnym stopniu, jak nie istnieje ona współcześnie w większości krajów Europy.

U w a g i k o ń c o w e

W związku ze zmniejszaniem się, w ciągu badanego okresu, izolacji oraz sposobności do działania doboru naturalnego przez różnicową wymieralność, warto jeszcze powrócić do zagadnienia „poligamii biologicznej” poruszanego w poprzedniej pracy [Henneberg, 1977b]. Przypomnijmy, że wyraża się ją liczbą związków małżeńskich przypadających przeciętnie na jednego dorosłego w ciągu jego życia: w okresie przeduwłaszczeniowym była ona wyższa ($R_p = 1,48$) niż w powłaszczeniowym ($R_p = 1,29$), wśród współczesnej ludności Polski jest jeszcze niższa ($R_p \approx 1,05$). Zjawisko to może być skutkiem zmniejszania się wymieralności dorosłych, a w związku z tym mniej częstym wdowieniem. Ma ono interesujące, jak się wydaje, znaczenie kompensacyjne w stosunku do izolacji i selekcji. W okresie przeduwłaszczeniowym, przy większej, aczkolwiek i tak niskiej, izolacji, nieco wyższe było prawdopodobieństwo występowania małżeństw osób dających niekorzystne, homozygotyczne kombinacje genów u potomstwa. Równocześnie wyższy nacisk selekcyjny przez wymieralność mógł powodować częstsze wypadanie z puli określonych genotypów. Korzystne było zatem zwiększenie możliwości tworzenia się różnych kombinacji genomów-„wypróbowywania” rozmaitych zestawów genów u potomstwa. Taką szansę dawało posiadanie więcej niż jednego małżonka. W okresach późniejszych wymagania to nie było już tak silne jak poprzednio, w związku z czym mógł nastąpić spadek intensywności powtórnych kojarzeń. Należy sobie oczywiście zdać sprawę z tego, że małżeństwa powtórne uwarunkowane były przyczynami natury również technologicznej i społecznej, a z izolacją i wy-

mieralnością różnicową sprzężone całym łańcuchem pośrednich ogniw kulturowych. W chwili obecnej, ze względu na skąpość danych i sposób konstrukcji mierników, nie jest możliwe ilościowe określenie zgodności nateżenia poligamii biologicznej ze sposobnością do selekcji i izolacją. Kierunek zmian mierników tych zjawisk zdaje się jednak wskazywać na istnienie sugerowanej kompensacji.

Ponieważ w poprzednich opracowaniach wykazano zgodność pomiędzy sytuacją demograficzną parafii szczepanowskiej i całej Wielkopolski, a także ze względu na brak innych oszacowań stanu puli genów ludności wiejskiej tych obszarów naszego kraju w XIX w., otrzymane w niniejszej pracy wyniki można traktować jako przybliżenie opisu wpływu przemian gospodarczo-społecznych na zjawiska z zakresu badań genetyki populacyjnej w całym regionie. Wydaje się również, że z odpowiednią ostrożnością, opis ten można odnieść także do innych regionów Polski dziewiętnastowiecznej.

Przemiany technologiczno-organizacyjne zachodzące w XIX w. doprowadziły do przejścia od stanu panującego w okresie feudalizmu do początków takich układów gospodarczych i społecznych, jakie stały się podłożem sytuacji obecnej. Wpływ tych przemian wyraził się zmniejszeniem stopnia izolacji grup lokalnych — uformowaniem bardzo dużych grup nieograniczonego krzyżowania oraz spadkiem intensywności działania doboru naturalnego, przede wszystkim przez zróżnicowaną wymieralność. Zjawiska te umożliwiły wzrost udziału zróżnicowania wewnątrzgrupowego i spadek udziału zróżnicowania międzygrupowego w ogólnym zróżnicowaniu ludności kraju.

Potrzeba uwzględnienia wpływu przemian gospodarczych i społecznych na zjawiska biologiczne, i to w bardzo szerokim zakresie, uniemożliwia, jak się zdaje, wykonywanie nie budzących zastrzeżeń opracowań przez specjalistów z jednej tylko dziedziny. Konieczna jest ścisła współpraca pomiędzy przedstawicielami wszystkich gałęzi antropologii, szczególnie zaś uwzględnienie przez antropologów kulturowych biologicznych następstw i przyczyn badanych przez nich zjawisk oraz dostrzeganie w antropologii fizycznej wpływu przemian technologiczno-organizacyjnych na kształtowanie się zmienności morfologicznej i fizjologicznej grup ludzkich.

PIŚMIENICTWO

1. Berdychowski W., M. Henneberg, 1978, *Wstępna ocena stanu biologicznego ludności wiejskiej z okolic Kościerzyny na podstawie wybranych danych o ruchu naturalnym i wędrownym*, Przegl. Antrop. 44, 54-64. ★
2. Cavalli-Sforza L. L., W. F. Bodmer, 1971, *The Genetics of Human Populations*, San Francisco. ★
3. Crow J. F., 1958, *Some Possibilities for Measuring Selection Intensities in Man*, Hum. Biol. 30, 1-13. ★
4. Crow J. F., A. P. Mange, 1965, *Measurement of Inbreeding from the Frequency of Marriages between Persons of the Same Surname*, Eugenics Quarterly 12, 202-214. ★
5. Eriksson A. W., J. O. Fellman, P. L. Workman, J. M. Lalouel, 1973, *Populations Studies on the Åland Islands*,

1. Prediction of Kinship from Migration and Isolation by Distance, Human Heredity 23, 422 - 433. * 6. Falconer D. S., 1974, *Dziedziczenie cech ilościowych*, Warszawa.
- * 7. Fisher R. A., 1930, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford. * 8. Friedl J., W. S. Ellis, 1974, *Inbreeding, Isonymy, and Isolation in a Swiss Community*, Hum. Biol. 46, 699 - 712. * 9. Henneberg M., 1975, *Notes on the Reproduction Possibilities of Human Prehistorical Populations*, Przegł. Antrop. 41, 1, 76 - 89. * 10. Henneberg M., 1976a, *Reproductive Possibilities and Estimations of the Biological Dynamics of Earlier Human Populations*, Journal of Hum. Evol. 5, 41 - 48. * 11. Henneberg M., 1976b, *Pomiar sposobności do działania doboru naturalnego przez różnicową płodność*, [w:] *Badania populacji ludzkich na materiałach współczesnych i historycznych*, UAM Seria Antropologia nr 4, 127 - 133. * 12. Henneberg M., 1977a, *Ocena dynamiki biologicznej wielkopolskiej dziewiętnastowiecznej populacji wiejskiej. I. Ogólna charakterystyka demograficzna*, Przegł. Antrop. 43, 67. * 13. Henneberg M., 1977b, *Ocena dynamiki biologicznej wielkopolskiej dziewiętnastowiecznej populacji wiejskiej. II. System kojarzeń i płodność*, Przegł. Antrop. 43, 245. * 14. Henneberg M., J. Piontek, 1975, *Biological State Index of Human Groups*, Przegł. Antrop. 41, 2, 191 - 201. * 15. Jacquard A., 1974, *The Genetic Structure of Populations*, Berlin. * 16. Johnston F. E., K. M. Kensinger, 1971, *Fertility and Mortality Differentials and Their Implications for Microevolutionary Change among the Cashinahua*, Hum. Biol. 43, 356 - 364. * 17. Moroni A., 1967, *Struttura ed evoluzione della consanguineità umana nelle isole Eolie (1680 - 1966)*, Arch. per l'antrop. e l'etnologia 98, 135 - 150. * 18. Spuhler J. N., 1963, *Natural Selection*, [w:] *Genetic Selection in Man* (red. J. V. Neel), Detroit. * 19. Swedlund A. C., 1971, *The Genetic Structure of an Historical Population: A Study of Marriage and Fertility in Old Deerfield, Massachusetts*, Dept. of Anthropology, Univ. of Massachusetts Research Report nr 7, Amherst. * 20. Ward R. H., K. M. Weiss, 1976, *The Demographic Evolution of Human Populations*, Journal of Hum. Evol. 5, 1 - 23. * 21. Wright S., 1969, *Evolution and the Genetics of Populations*, vol. 2, *The Theory of Gene Frequencies*, Chicago.

Zakład Antropologii UAM
ul. Fredry 10, 61-701 Poznań

BIOLOGICAL DYNAMICS OF A POLISH RURAL COMMUNITY
IN THE XIX CENTURY: III. DESCRIPTION OF THE STATE OF THE GENE POOL
BASED ON DEMOGRAPHIC DATA

by MACIEJ HENNEBERG

The paper presents a part of the study undertaken within Biological History of Human Populations Research Program on the data derived from the registers of Szczepanowo parish (northern part of the Central Poland). In previous two papers [Henneberg, 1977a and b] has been presented the general demographical characteristics of the parish together with analysis of marital migration and birth spacing. In the present paper are given estimations of the opportunity for selection and kinship.

Opportunity for selection through differential mortality was measured with use of I_{bs} and R_{pot} indices (Henneberg and Piontek, 1975) as well as with Crow's I_m index. The results obtained (see table 1) show that during nineteenth century opportunity for selection created by mortality was decreasing, being throughout the entire investigated period (1828 - 1874) on the level observed in European pre-

historic populations. The opportunity for selection through differential fertility was measured with the use of author's S_F index. The index is calculated as a standard deviation of „reproductive abilities” (F) of women. The reproductive ability of a given woman is measured as an arithmetic mean of standardized ($\bar{x}=0, s=1$), with respect to age and partly, lengths of proto- and intergenetic intervals. This procedure is devised in order to reduce the share of „environmental” variance in the total variance of reproductive performance of women as measured in Crow's I_f index. After considering correlations between standardized durations of birth intervals of the same woman and some recalculations it was concluded that in the investigated group the share of genetic variance in S^2 was very low (the rough estimate of heritability — h^2 is less than 0.25). Therefore „useful” for operation of natural selection part of fertility variance is small — selection through fertility differentials (disregarding cases of reproductive sterility) cannot be intense.

The degree of changes in gene pool due to limited population size and constant exchange of mates over certain distance were measured with use of inbreeding coefficients. Coefficient of inbreeding estimated from isonymy is 0.0014 ± 0.0014 for the whole period studied. Estimates of f from data on migration population density and proportion of effective population size to the total population size ($N_e : N$) for successive decades and longer periods are given in the table 4. From the estimates of inbreeding in the investigated group it follows that the population cannot be considered an „isolate”. Inhabitants of the region constituted a segment of large breeding population whose limits cannot be ascertained because of isotropic migration of considerable intensity. It noteworthy (see table 4) that with the passage of time the degree of kinship in the investigated group decreases.

Since during the period under study in this part of Poland considerable changes in technological and organisational conditions are occurring (shift from the last phase of feudalistic socio-economic structure toward free trade and enterprise one), interdependences between them and decreasing opportunity for selection together with declining degree of breeding isolation are worth consideration.