

ARTYKUŁY DYSKUSYJNE

MACIEJ HENNEBERG, PIOTR K. T. LEWICKI

EKOSENSYTYWNOŚĆ CECH METRYCZNYCH — PRÓBA INNEGO UJĘCIA METODYCZNEGO

Zagadnienie dziedzicznej determinacji cech o zmienności ciągłej oraz ich modyfikacji wywoływanych czynnikami środowiskowymi zajmuje w literaturze biologicznej poczesne miejsce i od czasów Galtona doczekało się licznych obszernych opracowań. Szczególnie istotna, zarówno ze względów teoretycznych, jak i praktyki hodowlanej (czy też społeczno-medycznej), jest znajomość źródeł zmienności międzypopulacyjnej i międzyosobniczej cech metrycznych. Nie do podważenia wydaje się w chwili obecnej twierdzenie, że wszystkie te cechy mają podłoże dziedziczne — w ogromnej większości determinowane są wielogenowo, licznymi allelami wielu *loci*. Wciąż otwartą kwestią pozostaje to, do jakiego stopnia za obserwowaną w zbiorowościach osobników zmienność poszczególnych cech odpowiedzialny jest materiał dziedziczny, a w jakim czynniki środowiska (*sensu lato* — por. definicję w [Strzałko i in., 1976 : 14]) działające w trakcie rozwoju osobniczego. Zagadnieniu temu poświęcono liczne opracowania empiryczne i teoretyczne (dobry wykład dotyczący tych kwestii można znaleźć m. in. w [Falconer, 1974; Jacquard, 1974; Mather i Jinks, 1971; Płochiński, 1968; Wright, 1969]).

W momencie tworzenia się zygoty, przyszłe osobniki otrzymują określone, w zasadzie nie zmieniające się przez całe życie, wyposażenie genetyczne określające sposób przebiegu ich rozwoju osobniczego. W trakcie epigenезы osobniki korzystając ze znajdujących się w ich otoczeniu źródeł materii i energii konstruuja swoje organizmy. Zarówno możliwość wykorzystywania określonych rodzajów źródeł, jak również intensywność ich użytkowania są kodowane genetycznie, przy czym, ze względu na konieczność dostosowywania się funkcji organizmu do ustawicznie zmieniających się warunków otoczenia, kodowanie to nie jest całkowicie sztywne i jednoznaczne. Organizmy o identycznym wyposażeniu genetycznym mogą, w zależności od warunków, realizować różniące się do pewnego stopnia drogi rozwoju. W trakcie realizacji tych dróg rozwojowych występują dwa zja-

wiska przystosowawcze: adaptabilność oraz adiustacja [S t r z a ł k o i in., 1976]. Pierwsze z nich polega na tym, że w danym momencie życia, w zależności od chwilowych wpływów otoczenia, organizm wyposażony w dany zestaw genów, buduje określoną strukturę w sposób zasadniczo trwały i nieodwracalny. Sekwencja nabudowywania tych struktur wyznacza pewien sposób konstrukcji organizmu również w sposób nieodwracalny. Spośród danego dziedzicznie zestawu możliwości rozwoju realizowane są te szczególne rozwiązania, na które pozwalają aktualnie istniejące warunki otoczenia. Zmiany adaptabilne występujące wcześniej warunkują sposób przebiegu następujących po nich dalszych procesów — zawężają „pole manewru” kolejnych zmian rozwojowych. O natężeniu i kierunku przemian adaptabilnych, jakie mogą w organizmie wyposażonym w dany genotyp wystąpić pod wpływem określonego bodźca pochodzenia środowiskowego, decyduje, poza dziedzicznie określoną wrażliwością, siła i kierunek tego bodźca oraz okres epigenezy, w którym pojawia się jego działanie. Zwykle bodźce występujące we wcześniejszych stadiach epigenezy silniej ukierunkowują przebieg procesów adaptabilnych, nie są one bowiem mocno ograniczone dotychczasową historią rozwoju organizmu. Procesy adiustacyjne występują w trakcie całej epigenezy, charakterystyczna jest dla nich odwracalność ich skutków oraz duża niezależność przebiegu określonego zjawiska adiustacyjnego od poprzednio występujących zjawisk tego typu. Zakres zmian adiustacyjnych jest jednak całkowicie zależny od wyposażenia genetycznego oraz zmian adaptabilnych jakie zaszły w organizmie do momentu, w którym pojawia się określona zmiana adiustacyjna. Oba omówione typy procesów przystosowawczych łącznie stanowią o efekcie wpływu środowiska na fenotyp każdego konkretnego organizmu w danym momencie. Na poziomie populacji efekty te wyrażą się różnicą pomiędzy wariacją fenotypową a genotypową. Stopień zróżnicowania zależy tu od dziedzicznie określonej „giętkości” reakcji genotypu i, oczywiście, zakresu zróżnicowania warunków środowiska. Jeśli warunki zmieniają się tak znacznie, że przekroczony zostanie zakres reakcji zakodowanych genetycznie, dana cecha lub cały organizm nie zrealizuje się lub zrealizuje się tylko w takim stopniu, jaki określa granica genetycznie zakodowanego zakresu reakcji. Tak więc możemy twierdzić, że zmienność cech o charakterze ciągłym ma następujące źródła: zróżnicowanie genotypów, zróżnicowanie osobniczych zakresów reakcji (ze względu na różne genotypy poszczególnych osobników), zróżnicowanie warunków otoczenia, które wchodzi w interakcję z organizmami osobników w trakcie ich rozwoju. Pierwsze dwa źródła są własnością materiału genetycznego. Zróżnicowanie genotypów to różnice wynikające z istnienia w populacji osobników o różnym wyposażeniu genetycznym, mierzone wariacją średnich efektów poszczególnych genotypów. Zróżnicowanie osobniczych zakresów reakcji jest rezultatem tego, że różne genotypy mogą określać niejednakowe zakresy modyfikacji ich efektów fenotypowych przez oddziaływania czynników środowiskowych.

Przy skrajnie silnym zróżnicowaniu warunków środowiska, obserwowane w zbiorowości zróżnicowanie cechy odzwierciedlać będzie tylko efekty pierwszych dwu źródeł, w przypadku gdy różnice środowiskowe nie będą przekraczać u żadnego z osobników granic modyfikacji wyznaczanych przez genotyp w ogólnym zróżnicowaniu cechy ujawnią się efekty pierwszego i trzeciego źródła. Są to oczywiście sytuacje wyidealizowane, w praktyce najczęściej spotykamy się z przypadkami pośrednimi. Część osobników nie zrealizuje epigenety, gdyż wahnięcia warunków otoczenia przekraczają zakresy tolerancji ich organizmów. Osobniki, które przeżyją, będą realizować znaczną część całkowitego, możliwego w danym gatunku rozwoju, wybierając, w zależności od leżących w granicach ich tolerancji szczegółowych warunków, jedną z „możliwych genetycznie” dróg kształtowania organizmu. W przypadku granicznie silnych oddziaływań środowiska zrealizują jedną z granic dziedzicznie wyznaczonego zakresu tolerancji.

Całkowitą, obserwowaną w zbiorowości wariancję cechy można podzielić [Falconer, 1974] na części wynikające ze zróżnicowania genotypów i warunków środowiska:

$$V_p = V_a + V_d + V_i + V_e, \quad (1)$$

gdzie V_p — wariancja fenotypowa, V_a — wariancja addytywnych efektów alleli, V_d — wariancja wynikająca z interakcji alleli tego samego locus (wariancja dominacji), V_i — wariancja wynikająca z interakcji alleli różnych loci (wariancja efektów epistatycznych), V_e — „wariancja środowiskowa”.

W świetle tego co powiedzieliśmy powyżej, ten ostatni komponent należy interpretować ostrożnie — na jego wielkość składa się zarówno efekt struktury genetycznej badanej zbiorowości (od niej bowiem zależy udział w populacji poszczególnych genotypów — a te mogą mieć różne zakresy tolerancji), jak i zróżnicowanie warunków otoczenia.

Badanie wariancji lub kowariancji cech osobników o znanym stopniu pokrewieństwa pozwala wnioskować o udziale poszczególnych komponent w wariancji fenotypowej cechy. Najczęściej używanym miernikiem udziału czynników dziedzicznych jest współczynnik odziedziczalności — h^2 , będący stosunkiem V_a/V_p . Jego popularność wynika ze znaczenia praktycznego — pozwala on ocenić efektywność (w sensie zmian w puli genów) selekcji przebiegającej ze względu na fenotypowe wartości cech. Podobne znaczenie mają także inne mierniki wyprowadzane z analizy wariancji lub kowariancji. Wielkość ta jest w badaniach cech człowieka permanentnie interpretowana jako miernik stopnia dziedzicznej determinacji cech, a jej dopełnienie do jedności ($1-h^2$) przyjęło się uważać za miarę wrażliwości cechy na czynniki środowiska. Taka interpretacja wydaje się błędna i dezorientująca. Wykonuje się również próby ustalenia jednolitych dla różnych populacji poziomów wpływu czynników dziedzicznych i środowiskowych na podstawie wymienionych miar — układa się listy cech uszerego-

wanych ze względu na stopień tak mierzonej ekosensytywności, starając się nadać im charakter informacji o prawidłowościach uniwersalnych dla całego gatunku [np. Susanne, 1971; Vanderberg, 1962]. Takie zestawienia mają niewielką wartość poznawczą ze względu na niejednorodną biologicznie definicję tradycyjnych cech antropometrycznych. Zagadnienie to przedyskutujemy dalej. Przypomnijmy, że wartość h^2 określona dla badanej grupy zależna jest od częstości w tej grupie poszczególnych alleli determinujących badaną cechę [Falconer, 1974; Jacquard, 1974; Mather i Jinks, 1971] te bowiem określają wielkość wariancji genetycznej. W przypadku gdy częstości alleli (przy braku dominacji i interakcji) bliskie są 0.5 (wysoka heterozygotyczność populacji), mamy do czynienia z największą wariancją genetyczną, a więc otrzymamy również, przy określonym oddziaływaniu środowiska, wysokie współczynniki odziedziczalności; gdy częstości poszczególnych alleli zbliżają się do 0 (lub alternatywnie do 1) wariancja genetyczna spada — przy identycznym oddziaływaniu środowiska wartości h^2 będą mniejsze. Pomijamy tu, dla uproszczenia, obszerne zagadnienie odmiennej podatności na czynniki pozagenetyczne osobników homo- i heterozygotycznych. Przyjmując, iż wrażliwość na warunki otoczenia jest taka sama, niezależnie od stopnia heterozygotyczności i zakładając stałość i identyczność warunków środowiska, dla opisanych niżej sytuacji można przeprowadzić następujące rozumowanie. Badamy cechę A w populacji homozygotycznej i heterozygotycznej. Cecha ta jest determinowana zespołem alleli występujących na wielu loci i wykazujących jedynie efekty addytywne. W pierwszym przypadku wariancja genetyczna — ściślej V_a — będzie oczywiście równa zero, w drugim będzie większa od zera — przyjmijmy, że równa 1 jednostce umownej. Empirycznie zaobserwowaliśmy w pierwszym przypadku wariancję fenotypową równą 0,5 jednostki, w drugim 1,5 jednostki. Z równania (1) można łatwo odczytać, że wariancja środowiskowa V_e badanej cechy równa jest w obydwu przypadkach 0,5 jednostek. Dla pierwszej populacji oszacowanie h^2 wyniesie $0/0,5$ czyli 0, dla drugiej $h^2=1/1,5$, czyli 0,67. Wartość h^2 należy w tym przykładzie traktować tylko jako mierniki polimorfizmu genetycznego, w żadnej mierze nie informują one o stopniu determinacji dziedzicznej cechy. W praktyce badawczej, gdy częstości poszczególnych genów determinujących badane cechy nie są znane, a środowisko oddziałuje w różnych kierunkach i z rozmaitym natężeniem na kolejno obserwowane grupy, współczynniki odziedziczalności ujmujące jednocześnie zróżnicowanie genetyczne i pozagenetyczne (jako ich funkcja ilorazowa) są „wielkościami agregatowymi” (okr. autorstwa S. Magali), nie nadającymi się do interpretacji przy porównaniach międzygrupowych i międzycechowych, jeżeli szuka się odpowiedzi na pytanie, w jakim stopniu środowisko oddziałuje na kształtowanie się organizmów. Jedynie jedna wartość: $h^2=1$ ma jednoznaczną interpretację, w pozostałych przypadkach, wnioskując ze współczynników odziedziczalności o wrażliwości środowiskowej cechy, możemy dojść do błędnych wnio-

sków. Natomiast w mocy pozostaną, wykonane na podstawie wartości empirycznych takich miar, przewidywania efektów selekcji w populacjach. Identyczne rozumowanie można przeprowadzić dla innych niż h^2 mierników odziedziczalności — kowariancji między krewnymi, stosunku wariancji w grupie krewnych do wariancji w populacji panmiktycznej, stosunku wariancji w grupie bliźniąt *MZ* do *DZ* itp. Pominiemy tu już dyskusję wielu zagadnień natury technicznej, jak np. korelacji warunków środowiskowych u osób spokrewnionych i międzyrodzinnej wariancji tych warunków, dołączenia błędu losowego pomiaru do oszacowania wariancji środowiskowej itd.

W niniejszej pracy postaramy się zaproponować inne podejście do zagadnienia wrażliwości środowiskowej cech i stopnia ich determinacji dziedzicznej.

Pojęcie odziedziczalności, jak już wspominaliśmy, związane jest z fundamentalnym teorematem Fishera [1930] * i stosowane do rozważań dotyczących efektów doboru. Natomiast dla rozważań dotyczących dziedzicznej i środowiskowej determinacji wartości cechy należy stosować pojęcia i odpowiednie mierniki: stopnia wrażliwości środowiskowej (ekosensytywności), poziomu determinacji dziedzicznej (średnich efektów genów) i stałości determinacji dziedzicznej (polimorfizmu genetycznego). Pierwsze z tych pojęć odnosi się do tego, na ile wielkość cechy określona determinantami dziedzicznymi (zdeteminowany genetycznie poziom wartości cechy) jest modyfikowana oddziaływaniem czynników środowiska, a trzecie dotyczy tego, na ile zróżnicowane są w danej populacji genotypy określające wielkość cechy. Pamiętać tu należy, że praktycznie, jak i teoretycznie, każda z cech może przez odpowiednio silne i w określony sposób przebiegające oddziaływania środowiska zostać zmodyfikowana nieograniczenie **. Trywialnym tego przykładem jest takie oddziaływanie środowiska, które niszczy zygotę zawierającą przeciw całość informacji dziedzicznej o przyszłym osobniku — wszystkie cechy takiego osobnika w tej sytuacji, niezależnie od wyposażenia zygoty, będą miały wartości równe zeru. Tak więc stopień ekosensytywności może być określony tylko dla konkretnej zbiorowości żyjącej w danych warunkach — porównywalne będą wtedy określenia dla różnych cech. Natomiast stopień polimorfizmu genetycznego jest wewnętrzną, niezależną od chwilowych warunków środowiska, własnością puli genów danej populacji. Porównując stopień ekosensytywności cech w populacjach o różnym polimorfizmie genetycznym, ale żyjących w

* Teoremat ten głosi, że tempo przyrostu średniej wartości selekcyjnej populacji jest w przybliżeniu proporcjonalne do addytywnej wariancji genetycznej wartości selekcyjnych w tej populacji. Inaczej mówiąc, tempo przyrostu średniej sprawności (*fitness*) populacji pod względem określonego zespołu genów jest wprost proporcjonalne do wielkości wariancji addytywnych efektów tych genów uczestniczących w wyznaczaniu sprawności osobniczych.

** Uwagę tę zawdzięczamy dyskusji z Janem Strzałką.

Tab. 1. Wartości D_e i P_g w badanych grupach oraz dane wyjściowe (podane przez: Susanne [1971], Da Rocha i in. [1972], Belniak [1971], Składa [1973], Urbańczyka [1975]) wykorzystane do ich obliczenia. Numeracja cech jak na rys. 1 - 3

Cecha	Mężczyźni					Kobiety				
	\bar{x}	s	h^2	D_e	P_g	\bar{x}	s	h^2	D_e	P_g
Belgia										
1. ciężar ciała	69,86	8,80	,64	,073	,101	57,30	7,13	,76	,061	,108
2. wysokość ciała	1753,76	58,39	1,00	,000	,033	1630,45	60,36	1,00	,000	,037
3. <i>a-a</i>	389,63	20,03	,18	,047	,022	353,63	16,49	,66	,027	,038
4. <i>ic-ic</i>	288,07	19,73	1,00	,000	,068	274,92	17,96	,86	,024	,061
5. obwód ramienia	276,89	25,89	,66	,055	,076	261,20	26,17	,61	,063	,078
6. obwód podudzia	354,97	22,31	,22	,056	,029	337,09	19,80	,76	,029	,051
7. <i>g-op</i>	194,40	6,68	,36	,027	,021	185,79	7,52	,34	,033	,024
8. <i>eu-eu</i>	155,71	5,80	,84	,015	,034	148,58	4,66	,82	,013	,028
9. <i>zy-zy</i>	138,85	5,70	1,00	,000	,041	131,42	4,88	,80	,017	,033
10. <i>n-sn</i>	54,63	4,00	,86	,027	,068	51,22	3,48	,62	,042	,053
11. <i>al-al</i>	34,41	2,59	,64	,045	,060	31,66	2,04	,68	,036	,053
12. <i>n-gn</i>	122,11	5,65	,88	,016	,043	113,40	6,41	,72	,030	,048
13. <i>go-go</i>	97,33	7,22	,88	,027	,070	92,21	5,82	,96	,013	,062
Brazylia										
1. ciężar ciała	59,82	10,25	,85	,066	,158	50,54	7,57	,81	,065	,135
2. wysokość ciała	1704,8	65,8	,90	,012	,037	1588,3	56,0	,92	,010	,034
6. obwód podudzia	347,4	29,6	,21	,076	,039	326,7	24,5	,71	,040	,063
7. <i>g-op</i>	191,0	5,9	,63	,019	,025	182,0	6,6	,79	,017	,032
8. <i>eu-eu</i>	149,5	5,7	,86	,014	,036	144,5	6,0	,90	,013	,039
9. <i>zy-zy</i>	135,5	5,8	,63	,026	,034	130,0	5,6	,71	,023	,036
10. <i>n-sn</i>	50,0	4,0	,70	,044	,067	45,5	3,3	,67	,042	,060
11. <i>al-al</i>	35,0	2,8	,83	,033	,074	31,5	2,8	,64	,054	,072
13. <i>go-go</i>	103,0	5,7	,00	,031	,000	98,5	5,5	,45	,041	,037
14. obwód głowy	551,0	13,9	,64	,015	,020	537,1	16,5	,59	,020	,024
Polska										
1. ciężar ciała	39,58	9,93	,82	,106	—**	58,50	9,70	,61	,104	,130
2. wysokość ciała	1470,2	123,40	,92	,024	—**	1553,0	40,0	,70	,021	,032
3. <i>a-a</i>	310,7	27,0	,85	,034	—**	359,0	49,0	,62	,084	,107
4. <i>ic-ic</i>	228,7	21,1	,88	,032	—**	289,0	22,0	,66	,044	,062
5. obwód przedram.	206,9	20,3	,79	,045	—**	—	—	—	—	—
6. obwód podudzia	292,3	30,4	,81	,045	—**	—	—	—	—	—
7. <i>g-op</i>	188,5	6,9	,61	,023	,029	178,5	6,7	,76	,018	,033
8. <i>eu-eu</i>	159,3	5,2	,57	,021	,024	151,9	5,8	,67	,022	,031
9. <i>zy-zy</i>	142,9	5,3	,42	,028	,024	133,7	6,0	,75	,023	,039
10. <i>n-sn</i>	55,0	3,9	,20	,064	,032	49,7	3,5	1,00	,000	,070
11. <i>al-al</i>	37,2	2,5	1,00	,000	,067	33,2	2,3	,99	,007	,070
12. <i>n-gn</i>	122,3	6,1	,42	,038	,033	110,3	7,6	,57	,045	,052

** Informacje dotyczące tych cech zaczerpnęliśmy z pracy Składa [1973], który badał pary chłopców w różnym wieku — stąd ogólna wariancja fenotypowa obciążona jest zmiennością z wiekiem, a to uniemożliwia obliczenie wartości P_g w stosowany przez nas sposób.

jednakowych warunkach, można stwierdzić w jakim stopniu wrażliwość na warunki środowiska zależy od struktury genetycznej, np. czy homozygja podnosi stopień wrażliwości.

Celem skonstruowania odpowiednich mierników, przeprowadźmy następujące rozumowanie. Zakładamy dla prostoty, że badane cechy determinowane są wielogenowo, bez efektów dominacji i interakcji (wprowadzając zmierzone w znany sposób — por. np. Falconer [1974], Mather i Jinks [1971] — składniki wariancji V_d i V_i , można to założenie z łatwością uchylić). Przy założeniu $V_d=0$ i $V_i=0$, z równania (1) mamy:

$$V_p = V_a + V_e, \quad (2)$$

wiedząc, że $h^2 = V_a/V_p$ otrzymujemy:

$$V_p = V_p h^2 + V_p(1-h^2). \quad (3)$$

Aby odpowiedzieć na pytanie o ekosensytywność i polimorfizm, musimy wiedzieć, na ile przeciętna wielkość cechy (poziom determinacji dziedzicznej) jest modyfikowana u osobników przez zmienność środowiskową, a na ile przez dziedziczną. W tym celu wystarczy do równania (3) wprowadzić informację o wielkości cechy, w formie miary położenia. Przyjmując, że badana cecha ma rozkład normalny, posłużymy się tu oznaczeniem średniej arytmetycznej:

$$\frac{V_p}{\bar{x}^2} = \frac{V_p h^2}{\bar{x}^2} + \frac{V_p(1-h^2)}{\bar{x}^2}. \quad (4)$$

Jak łatwo zauważyć, lewa strona tego równania jest kwadratem zwykłego współczynnika zmienności CV, składniki sumy po prawej stronie mierzą kolejno: polimorfizm genetyczny i ekosensytywność; wydaje się, że wygodniej jest posługiwać się nimi w pierwszej potędze. Zatem miarą polimorfizmu genetycznego będzie pierwiastek ze stosunku wariancji genetycznej (w omawianym przypadku addytywnej) do kwadratu miary położenia

$$P_g = \sqrt{\frac{V_a}{\bar{x}^2}},$$

a ekosensytywności, odpowiednio, pierwiastek ze stosunku wariancji środowiskowej do kwadratu miary położenia:

$$D_e = \sqrt{\frac{V_e}{\bar{x}^2}},$$

a równanie (4) możemy napisać w formie:

$$(CV)^2 = P_g^2 + D_e^2. \quad (4a)$$

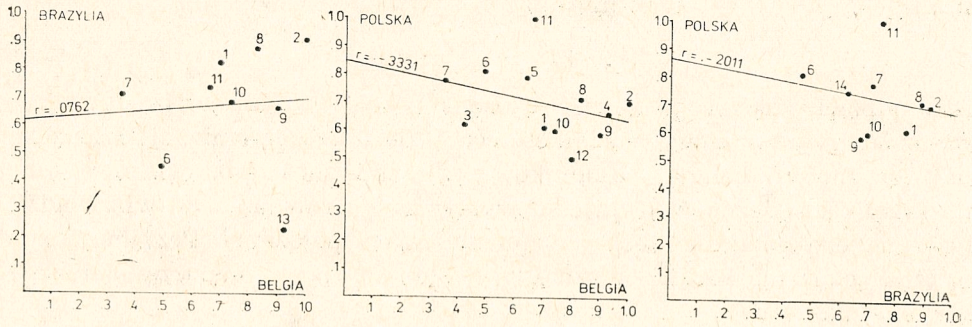
Jest to nic innego, jak powszechnie znane twierdzenie, że na wariancję fenotypową cechy składa się wariancja wynikająca ze zróżnicowania genetycznego i środowiskowego, tyle że wyrażone w jednostkach standaryzowanych na wielkość cech. Umożliwia to dokonywanie porównań międzycechowych i między populacyjnych, czy nawet międzygatunkowych.

Z matematycznego punktu widzenia, formalnie poprawne jest „oczyszczenie” przedstawionych powyżej równań ze wszystkich składników powtarzających się w każdym z ułamków — otrzymamy wówczas:

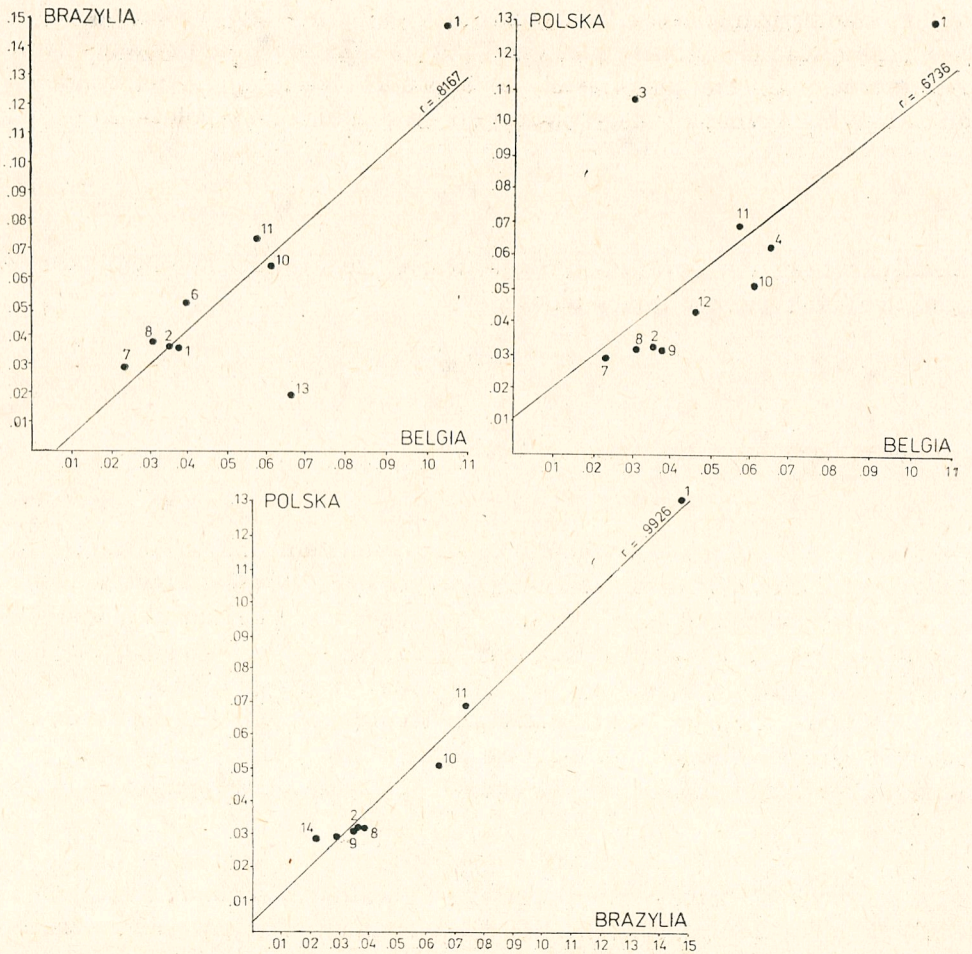
$$1 = h^2 + (1-h^2),$$

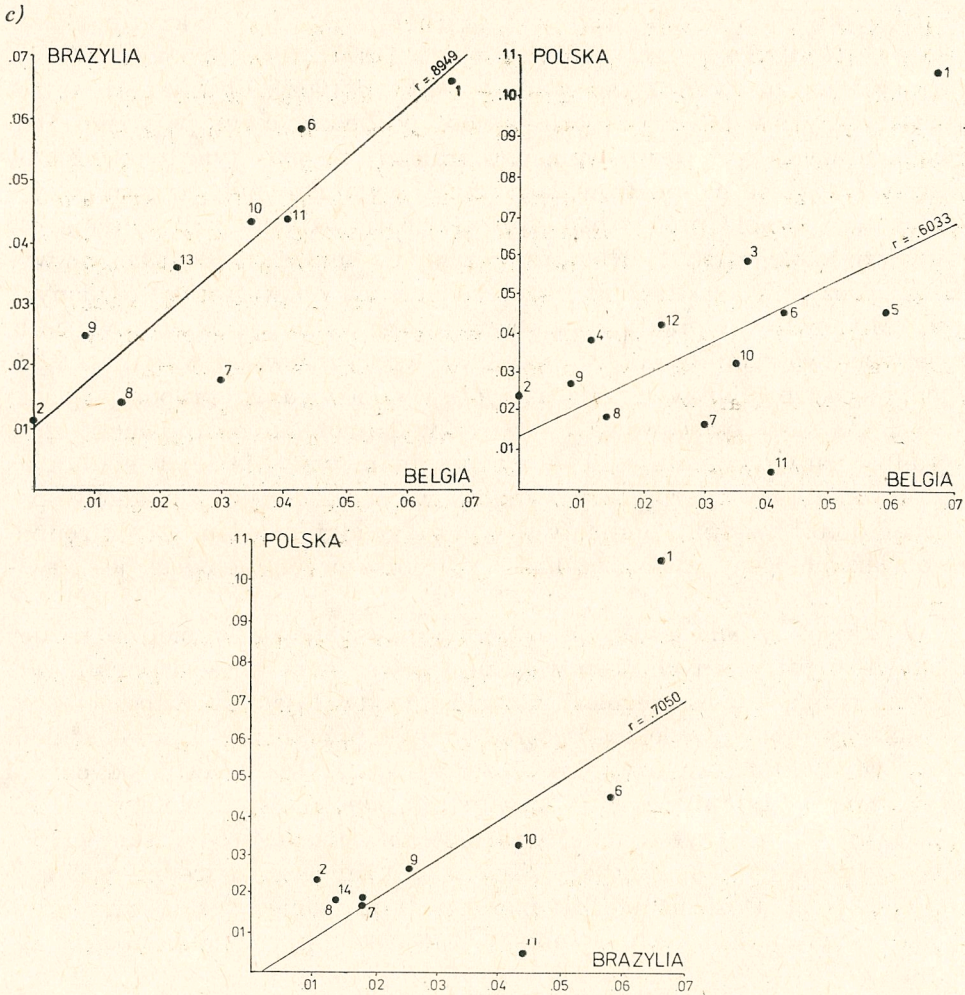
co jest oczywiście całkowicie poprawne formalnie, ale nie zawiera już tej informacji istotnej biologicznie, o którą nam chodzi. Sądzymy, że ta właśnie formalna poprawność była powodem, dla którego liczni autorzy niezwykle

a)



b)





Rys. 1a. Korelacja międzygrupowa wartości miernika odziedziczalności h^2 wybranych cech antropometrycznych. Numeracja cech jak w tabeli 1, wartości są średnimi z określeń dla mężczyzn i kobiet

Rys. 1b. Korelacja międzygrupowa wartości miernika polimorfizmu genetycznego P_g wybranych cech antropometrycznych. Numeracja cech jak w tabeli 1, wartości są średnimi z określeń dla mężczyzn i kobiet

Rys. 1c. Korelacja międzygrupowa wartości miernika ekosensytywności D_e wybranych cech antropometrycznych. Numeracja cech jak w tabeli 1, wartości są średnimi z określeń dla mężczyzn i kobiet

zmunie i dokładnie określali wartości h^2 , nie dochodząc jednocześnie do znaczących biologicznie spójnych interpretacji.

Poniżej zilustrujemy na przykładach sposób zastosowania proponowanych mierników do danych dotyczących populacji ludzkich, wraz z możliwościami wnioskowania na ich podstawie o strukturze genetycznej i przebiegu procesów adaptabilnych i adiustacyjnych. Z obszernej literatury wy-

braliśmy kilka opracowań (Belniak [1971], Da Rocha i in. [1972], Skład [1973], Susanne [1971], Szopa [1977], Urbanczyk [1975]), z których można było uzyskać dane (\bar{x} , s , h^2) dotyczące wielu cech antropometrycznych w trzech próbach ludności pochodzenia europejskiego: Belgowie, Brazylijczycy (biali), Polacy. Staraliśmy się przy tym by określenia wszystkich trzech parametrów danej cechy wykonane były na tym samym zbiorze (w obrębie próby) badanych. Rozpatrywaliśmy osobno dane dla mężczyzn i kobiet (tab. 1). Nim przystąpimy do omówienia uzyskanych wyników poczynimy zastrzeżenie, które odnosi się do wszystkich badanych grup. Mianowicie, w praktyce, na obserwowaną wariancję fenotypową cech, poza właściwościami badanych osobników wpływa również wariancja losowych błędów pomiarowych. Wariancja ta w odpowiednich proporcjach rozłoży się na nasze oszacowania P_g i D_e . Znając technikę antropometryczną, czytelnik łatwo zorientuje się w ewentualnym wpływie tej wielkości na oszacowania; przy interpretacji wyników nie będziemy już szczegółowo powracali do tej kwestii. Pomijamy w tym przypadku problem jednostronnego obciążenia oceny odziedziczalności przy niektórych metodach jej szacowania.

Wyniki otrzymane osobno dla mężczyzn, osobno dla kobiet, w każdej z trzech rozpatrywanych grup wykazują pewne generalne zgodności, jakkolwiek różnią się w szczegółach. Różnice te, odwołując się do sposobu szacowania wartości h^2 i wielkości poszczególnych prób, można z powodzeniem przypisać fluktuacjom losowym. Pozostaje generalna kwestia od dawna powtarzana w literaturze: czy kobiety są „odporniejsze” biologicznie od mężczyzn? — tzn. czy są mniej wrażliwe na warunki środowiska? Odpowiedź możemy uzyskać obliczając dla poszczególnych grup średnie wartości D_e , a przy okazji również P_g , dla mężczyzn i dla kobiet, posługując się zestawami tych samych cech. Wyniki tych obliczeń (tab. 2) informują, że za-

Tab. 2. Średnia ekosensytywność i polimorfizm cech antropometrycznych u mężczyzn i kobiet

	N	Ekosensytywność (D_e)		Polimorfizm (P_g)	
		♂	♀	♂	♀
Belgia	12	.031	.030	0.52	.052
Brazylia	10	.034	.033	.049	.053
Polska	6*	.029	.019	.035	.049

* Obliczono tylko dla danych metrycznych głowy [Belniak, 1971]

równy przeciętny stopień wrażliwości środowiskowej jak i polimorfizmu genetycznego cech antropometrycznych jest taki sam u obydwu płci. Zakładając, że cechy te są co najwyżej słabo sprzężone z płcią, należało oczywiście oczekiwać takiego wyniku dla P_g . Świadczy to o sensowności wyników uzyskiwanych proponowaną przez nas metodą. Otrzymana przy tym zgodność przeciętnych wartości D_e dla obu płci pozwala chyba stwierdzić, że

w odniesieniu do analizowanych cech antropometrycznych przekonanie o większej odporności kobiet nie znajduje uzasadnienia.

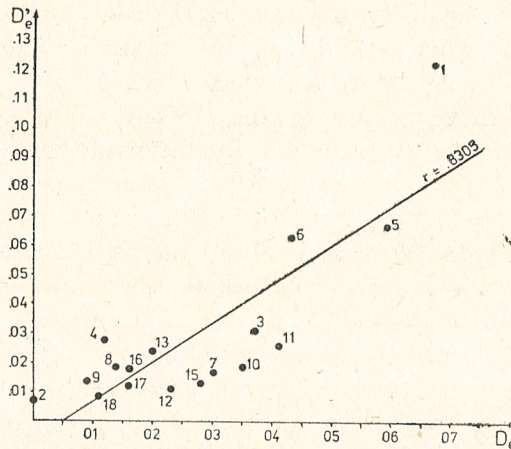
W dalszym ciągu, celem wygładzenia losowych wahań danych liczbowych i redukcji ilości informacji, będziemy się posługiwać wartościami uśrednionymi dla obu płci. W przypadku długości i szerokości głowy u Polaków wykorzystaliśmy dodatkowo dane przedstawione przez Szopę [1977]. Informacje dla wymienionych dwu cech Polaków uśredniliśmy więc przy wykorzystaniu czterech wielkości (dwa zespoły, w każdym mężczyźni i kobiety).

Porównując oszacowania h^2 , D_e , P_g dla różnych grup ludności (rys. 1) łatwo zauważyć, jak tego należało oczekiwać na podstawie rozważań teoretycznych, że oszacowania współczynnika odziedziczalności poszczególnych cech nie wykazują żadnej zgodności międzygrupowej, niemożliwa jest więc spójna interpretacja wyników uzyskanych tą drogą. Jedynym godnym uwagi faktem jest to, że wartość h^2 dla większości analizowanych cech znajduje się powyżej 0,5. Dowiadujemy się więc, że większa część wariancji tych cech wynika ze źródeł genetycznych. Na fakt silnej determinacji dziedzicznej zmienności cech fizycznych i psychicznych człowieka zwracał uwagę już P e a r s o n [1904] nie jest to więc nic nowego.

Natomiast miary D_e i P_g poszczególnych cech w porównywanych grupach są prawie zgodne z sobą, pomimo naszych zastrzeżeń dotyczących fluktuacji losowych wynikających z liczebności grup i sposobu szacowania miar odziedziczalności. Pozwala to na łączne dla wszystkich grup przeprowadzenie porównania międzycechowego. Omawiana zgodność świadczy, jak się wydaje, o poprawności zastosowanych mierników, mamy bowiem do czynienia z grupami nie różniącymi się skrajnie pod względem struktury populacji i warunków życia. Wszystkie badane grupy stanowią ludność w znacznym stopniu zurbanizowaną (badani Brazylijczycy pochodzili z miasta Porto Allegre), o systemie kojarzeń w dużej mierze losowym, pochodzącą z dużych grup nieograniczonego krzyżowania, z dostępem do osiągnięć współczesnej medycyny, nie cierpiącą głodu i nie narażoną bezpośrednio na skrajne wahania warunków klimatycznych. Sugerować by można, że stopień polimorfizmu genetycznego jest mniej zmienny między populacyjnie niż ekosensytywność, jednakże różnice współczynników korelacji obliczonych na małej liczbie obserwacji i porównanie tylko trzech grup nie upoważniają do wyciągania w tej kwestii wiążących wniosków.

Dodatkowo, za prawidłowością zastosowanych przez nas miar przemawia zestawienie uzyskanych w niniejszej pracy oszacowań D_e z danymi H i e r n a u x [1963]. Autor ten badał różnice wartości średnich cech antropometrycznych dwu grup ludności murzyńskiej z Rwandy, należących do plemienia Hutu i jednolitych pod względem genetycznym. Grupy te bytowały w odmiennych żywieniowo, klimatycznie i zdrowotnie warunkach. Z wartości średnich podanych przez Hiernaux obliczyliśmy odpowiednik D_e oznaczony jako D^e . Dla danej cechy jest on po prostu różnicą pomiędzy

wartościami średnimi stwierdzonymi w każdej z grup, podzieloną przez mniejszą spośród tych dwu wartości. Wyższe wartości średnie uzyskał H i e r n a u x dla grupy bytującej w „lepszych warunkach”, tak że znaki przy D'_e są we wszystkich przypadkach, dla których wykonaliśmy obliczenia, dodatnie. Korelacja pomiędzy wykonanymi przez nas na materiale S u s a n e' a [1971] oszacowaniami D_e poszczególnych cech i odpowiednimi wartościami D'_e jest wysoka (rys. 2), wyższa co do wartości bezwzględnej ($r=0,8305$), niż otrzymana przez H i e r n a u x korelacja pomiędzy wziętymi z literatury oszacowaniami odziedziczalności a oceną ekosensytywności na podstawie porównania wartości średnich cech w dwu omawianych grupach murzyńskich normalizowanych na odchylenie standardowe ($r=-0,471$).



Rys. 2. Zależność między wartościami D_e cech w populacji belgijskiej a międzygrupowymi różnicami ekosensytywności wielkości cech, stwierdzonymi przez H i e r n a u x [1963]— D'_e . Dalsze objaśnienia w tekście

Dokonując porównania międzycechowego, widzimy, iż cechy bardziej „wieloskładnikowe” (ciężar ciała, obwody kończyn) charakteryzuje zarówno większa ekosensytywność jak i większy polimorfizm genetyczny, niż cechy ujmujące w zasadzie tylko tkankę kostną *. Nim przystąpimy do wyjaśnienia tego faktu zwróćmy uwagę, że dotychczasowe interpretacje, oparte wyłącznie na analizie ustosunkowania wzajemnego części wariancji wynikających ze źródeł genetycznych i środowiskowych, kończyły się wnioskiem, iż determinacja genetyczna cech wieloskładnikowych jest słaba. W związku z tym nie mają one wartości jako wskaźniki różnic składu genetycznego pomiędzy grupami ludzkimi. Uzyskany przez nas wynik nie pozwala na ta-

* Za wieloskładnikowe uważać będziemy te cechy metryczne, na których wielkość nie wpływa w stopniu decydującym wykształcenie się elementów złożonych z jednego tylko rodzaju tkanki.

kie stwierdzenie. Znaczny polimorfizm genetyczny tych cech pozwolić powinien na ujawnienie się w ich średnich wartościach różnic pomiędzy pulami genów populacji, jeśli istnieje tu równie wyraźny politypizm, pomimo wpływu warunków środowiska na kształtowanie się tych wartości. Cechy „wieloskładnikowe” ujmują w swojej mierze metrycznej zarówno wielkość układu kostnego jak też mięśni, podściółki tłuszczowej i innych tkanek miękkich. Nic więc dziwnego, że wykazują większy niż cechy „kostne” polimorfizm genetyczny. Z dużym prawdopodobieństwem możemy twierdzić, że więcej genów zaangażowanych jest w formowanie się łączne układu kostnego i całej gamy tkanek miękkich, niż tylko w powstawanie szkieletu. Zdecydowanie największym polimorfizmem genetycznym charakteryzuje się ciężar ciała. Pomiar tej cechy informuje o łącznym efekcie wszystkich genów decydujących o masie wszelkich tkanek ciała. W przypadku większej liczby loci i alleli, z większym prawdopodobieństwem możemy oczekiwać, iż wystąpi większa liczba ich kombinacji — poszczególni osobnicy rzadziej będą posiadali identyczne genotypy pod względem całego rozpatrywanego zestawu loci. Mniejszego zróżnicowania można oczekiwać, gdy badany układ jest „mniej poligeniczny” — o prostszej determinacji dziedzicznej. Kontynuując to rozumowanie, możemy również wytłumaczyć większą ekosensytywność cech wieloskładnikowych. Jeżeli przyjmiemy, że efekt działania każdego z alleli determinujących daną cechę może zostać zmodyfikowany przez warunki środowiska w trakcie epigenetyki o taką samą frakcję swojej wielkości, przy czym u każdego z osobników, ze względu na warunki w jakich przebiega ich rozwój, zakres tej modyfikacji jest nieco inny co do kierunku i natężenia, to łatwo zrozumieć, że „złożenie”, takich efektów dla większej liczby loci da w wyniku większą różnorodność wariantów niż wówczas, gdy mamy do czynienia z niedużą liczbą genów.

Zaobserwowane różnice międzycechowe wynikają więc, naszym zdaniem, w dużej mierze po prostu ze sposobu zdefiniowania poszczególnych cech metrycznych człowieka, na przykład tego ile komponentów tkankowych ujmują poszczególne pomiary. Interpretacja, za pomocą przedstawionego rozumowania, mogłaby, na dobrą sprawę, zostać przeprowadzona bez żmudnych badań antropometrycznych materiału bliźniąt czy rodzinnego. Wystarczy rozważyć definicje poszczególnych pomiarów. Rzeczywiście wartościową, z punktu widzenia interpretacji biologicznej, informację moglibyśmy uzyskać porównując z sobą ekosensytywność i polimorfizm genetyczny cech determinowanych przez równą liczbę loci lub — mniej rygorystycznie ale za to praktycznie — cech zawierających tę samą liczbę podobnych składników.

Pewne możliwości takich porównań dają już uzyskane przez nas wyniki na przykład dotyczące szerokości i długości puszek mózgowych i niektórych wymiarów twarzy (rys. 1, tab. 1). Korzystając z danych Belniak [1971], Boasa [1907], Da Rocha i in. [1972], Susanne'a [1971] i Szopy [1977] obliczyliśmy dla pięciu grup ludzkich (Brazylijczycy, Belgowie, Ży-

Tab. 3. Porównanie średnich wartości h^2 , D_e , P_g długości i szerokości głowy obliczonych z danych dla pięciu różnych grup ludności

	Długość głowy			Szerokość głowy		
	h^2	D_e	P_g	h^2	D_e	P_g
\bar{x}	.661	.024	.028	.730	.017	.031
$E_{\bar{x}}$.091	.003	.002	.078	.003	.003
s	.204	.007	.005	.174	.006	.007

dzi i dwie grupy Polaków) wartości średnie h^2 , D_e , P_g dla długości i szerokości głowy (tab. 3). Różnice wartości średnich dla tych cech są nieistotne statystycznie, zarówno w odniesieniu do miernika odziedziczalności, jak i proponowanych przez nas miar. Warto zwrócić uwagę, że inne „kostne” wymiary głowy posiadają podobne wartości liczbowe omawianych mierników ekosensytywności i polimorfizmu (rys. 1). Przemawia to za słusznością naszkicowanej powyżej hipotezy. Zwróćmy uwagę, że na tak generalizującym poziomie porównań międzycechowych mamy prawo twierdzić, że ekosensytywność cech da się stosunkowo łatwo wywnioskować ze sposobu przeprowadzania ich pomiarów. Nie znaczy to jednak, że można twierdzić, iż cechy porównywalne co do liczby loci je determinujących (lub liczby składników) muszą charakteryzować się identycznym polimorfizmem i ekosensytywnością. Istniejące w tym zakresie różnice są jednak zapewne tak niewielkie, że dla ich wykrycia należałoby wykonać badania na wielu dużych liczebnie grupach, a takim materiałem nie dysponowaliśmy.

Uważamy, że skonstruowane przez nas, na podstawie pojęć: stopnia wrażliwości środowiskowej, średnich efektów genów i polimorfizmu genetycznego, miary, w odróżnieniu od podejścia wykorzystującego wyłącznie analizę wariancji, mogą być efektywnym narzędziem w badaniach międzypopulacyjnego zróżnicowania polimorfizmu genetycznego i ekosensytywności cech metrycznych człowieka. Rozpoznanie zmienności tych właściwości w obrębie gatunku stanowi centralny problem w badaniach biologicznych zdolności przystosowawczych człowieka.

PIŚMIENICTWO

1. Belniak T. 1971, *Podobieństwa między dziećmi a rodzicami w cechach pomiarowych głowy*, Przegl. Antr. 37, 211-222. *
2. Boas F. 1907, *Heredity in anthropometric traits*, American Anthropologist, 9, 453-469. *
3. Falconer D. S. 1974, *Dziedziczenie cech ilościowych*, Warszawa. *
4. Fisher R. A. 1930, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford. *
5. Hiernaux J. 1963, *Heredity and environment: Their influence on human morphology. A comparison of two independent lines of study*, Am. J. Phys. Anthrop., 21, 575-589. *
6. Jacquard A. 1974, *The Genetic Structure of Populations*, Berlin. *
7. Mather K., J. L. Jinks, 1971, *Biometrical Genetics*, London. *
8. Pearson K. 1904, *On the Laws of Inheritance in Man*, Biometrika, 3, 131-190. *
9. Płochinski N. 1968, *Odziedziczal-*

ność, Warszawa, ★ 10. Da Rocha F. J., F. M. Salzano, H. F. Peña, S. M. Callegari, 1972, *New studies on the heritability of anthropometric characteristics as ascertained from twins*, Acta Genet. Med. Gemellol., 21, 125-134. ★ 11. Skład M. 1973, *Rozwój fizyczny i motoryczność bliźniąt*, Mat. i Prace Antrop., 85, 3-102. ★ 12. Strzałko J., M. Henneberg, J. Piontek, 1976, *Wstęp do ekologii populacyjnej człowieka*, Poznań. ★ 13. Susanne C. 1971, *Recherche sur la transmission des caracteres mesurables de l'homme*, Bruksela. ★ 14. Szopa J. 1977, *Dziedziczenie wymiarów i wskaźnika głowy u człowieka*, Przegł. Antrop., 43, 55-65. ★ 15. Urbańczyk J. 1975, *Zależność w niektórych cechach antropometrycznych między matkami a synami i córkami w wieku od 3-6 lat*, Przegł. Antrop., 41, 91-94. ★ 16. Vanderberg S. G. 1962, *How „stable” are heritability estimates? A comparison of heritability estimates from six anthropometric studies*, Am. J. Phys. Anthropol., 30, 331-338. ★ 17. Wright S. 1969, *Evolution and the Genetics of Populations*, vol. 2, Chicago.

ECOSENSITIVITY OF METRIC CHARACTERS — A NEW METHODIC APPROACH

by MACIEJ HENNEBERG and PIOTR K. T. LEWICKI

In the literature concerning metric characters of man the question of the share of genetic and of environmental factors in determination of morphological features was approached almost exclusively by studies of heritability. It is commonly accepted by the majority of authors that measures of heritability (such as e.g. h^2) do directly inform about the degree of genetic determination of characters in question, and consequently, after simple reinterpretation, about the extent to what the characters may be modified by influences from the environment. Such an approach to the problem of genetic/environmental control of human morphology seems unwarranted and rather misleading. As is well known, analyses of phenotypic variance made in order to partition it into components due to certain effects of genes and of environment serve various purposes; measure of heritability derived from such an analysis is useful in studies of selection, but, as comprising into one numerical value information on both additive genetic variance and total phenotypic variance, is in fact unapplicable for studies concerning ecosensitivity unless supplemented by additional numerical information.

Hence, the authors propose to construct new measures of ecosensitivity and genetic polymorphism of measurable characters. Derivation of these measures is based on partitioning of phenotypic variance into components due to genetic endowment and to environmental influences as well as consideration of average sizes of characters. The measures are directly corresponding to notions of: the degree of sensitivity of a character to environmental conditions (ecosensitivity), genetically determined size (average effect of all genes), and variability of genetic determination (genetic polymorphism). All these notions pertain to a given population in its own environmental conditions. Genetically determined size may be to a satisfactory approximation measured by average size of a character in a group studied, ecosensitivity is measured by stating to what extent (in what a fraction) size of the character is modified in response to varying from individual to individual environmental conditions. Genetic polymorphism is simply the variance of genotypes in a group. This last variable is dependent only upon properties of gene pools, the remaining two are always resulting from interaction between genetic endowment and environment. For formulas concerning derivation of respective measures of

ecosensitivity D_e and genetic polymorphism P_g see the text. Symbols in the formulas are these commonly adopted for denoting "additive" V_a , "dominance" V_d , "interaction" V_i , and "environmental" V_e parts of phenotypic variance V_p , heritability h^2 and arithmetic mean \bar{x} .

Values of D_e and P_g were computed for three sets of anthropometric data originating from examinations of Belgians [Susanne, 1971], Brasilians [Da Rocha et al., 1972] and Polish [Belniak, 1971; Skład, 1973; Urbańczyk, 1975]. As may be seen from the figure 1, measures of heritability do not show any significant intergroup correlation, whence measures of ecosensitivity and genetic polymorphism of anthropometric characters are highly concordant for all the three groups enabling thus inter-character comparisons and interpretations in contrast to hardly interpretable data on heritability. Comparing average values of D_e computed separately for males and females in each group (tab. 2) it may be concluded that there is no such a thing like „higher male susceptibility to environmental stresses”, at least in relation to morphological characters. „Composite” characters, i.e. these that include various types of tissues in considerable proportions in single measurement, (e.g. body weight, circumferences) show higher both ecosensitivity and genetic polymorphism than characters expressing almost exclusively size of skeletal parts (e.g. head measurements). This fact is easily explainable on grounds of simple consideration that most probably more loci and alleles as well as environmental factors are involved in determination of several differing tissues than of one kind of a tissue.

The entire array of problems concerning technical difficulties of investigations as well as individual differences in ecosensitivity depending on variability of genotypes (e.g. homo- or heterozygosity), and the like, are only briefly mentioned or left for further discussion. Application of presented here measures would enable to decide upon selection of particular anthropometric characters for a given type of study as well as to investigate some general problems concerning sources of human biological variability and thus adaptive mechanisms.