

Tadeusz Zajac

Instytut Ochrony Przyrody PAN
ul. Lubicz 46
31-512 Kraków

**Pomiar intensywności doboru
kierunkowego cech ilościowych
w warunkach naturalnych**

Measurement of directional selection
on quantitative traits
in the wild

1. Wstęp

W badaniach związanych z teorią ewolucji podstawowe znaczenie ma pojęcie doboru naturalnego – zróżnicowanej rozrodczości i przeżywalności osobników, prowadzącej do zanikania w populacji cech obniżających te parametry. Teoria ewolucji początkowo rozwijała się dzięki pojęciu adaptacji, które oznacza powstawanie cech dających przewagę w ewolucyjnej walce o byt, np. na podstawie anatomicznej analizy budowy serca można było wykazać jego efektywniejsze działanie, dające przewagę danej jednostce systematycznej nad inną. Kierunek ten w niektórych przypadkach przybrał formy skrajnego adaptacjonizmu, w którym każdej cesze osobnika przypisuje się właściwości adaptacji, niestety często bez uzasadnienia (Gould i Lewontin 1979).

Dalszy rozwój teorii ewolucji związany był z liczbowym ujęciem procesu doboru naturalnego. Różnice między osobnikami w płodności i przeżywalności wpływają na proporcje ich potomstwa w przyszłych pokoleniach. Udział potomstwa w przyszłych generacjach może być wyrażony liczbą i jest określany terminem **dostosowanie** (Falconer 1989). Gdy różnice w dostosowaniu są w jakikolwiek sposób związane z obecnością jakiejś cechy lub jej wartością, mówimy o działaniu doboru na tę cechę. Na przykład wykazywano, że samce sikory bogatki o większych rozmiarach ciała lepiej przeżywają zimę (Lehikoinen 1986), gdyż stwierdzono istotne statystycznie różnice w rozmiarach ciała między osobnikami odłowionymi przed i po surowej zimie.

Badania takie są bardzo wartościowe i przynoszą wiele informacji na temat czynników wywołujących dobór i sposobu jego działania. Jednakże postęp w teorii genetyki ilościowej umożliwia pełniejsze zrozumienie mechanizmu działania doboru naturalnego. W szczególności interesujące jest ilościowe powiązanie zmian w dostosowaniu ze zmianami w rozkładzie cechy w przyszłych pokoleniach. Czy fakt, że np. średnia wielkość samców przed surową zimą jest mniejsza od średniej po zimie spowoduje, że w przyszłych pokoleniach samce w tej populacji będą większe, a jeżeli tak, to o jaką wartość? Jeżeli stwierdzono, że na daną cechę działa kilka czynników selekcyjnych, nieraz przeciwstawnych, to trudno zbadać ich rolę bez ilościowego oszacowania wpływu każdego z nich na dostosowanie. Niekiedy

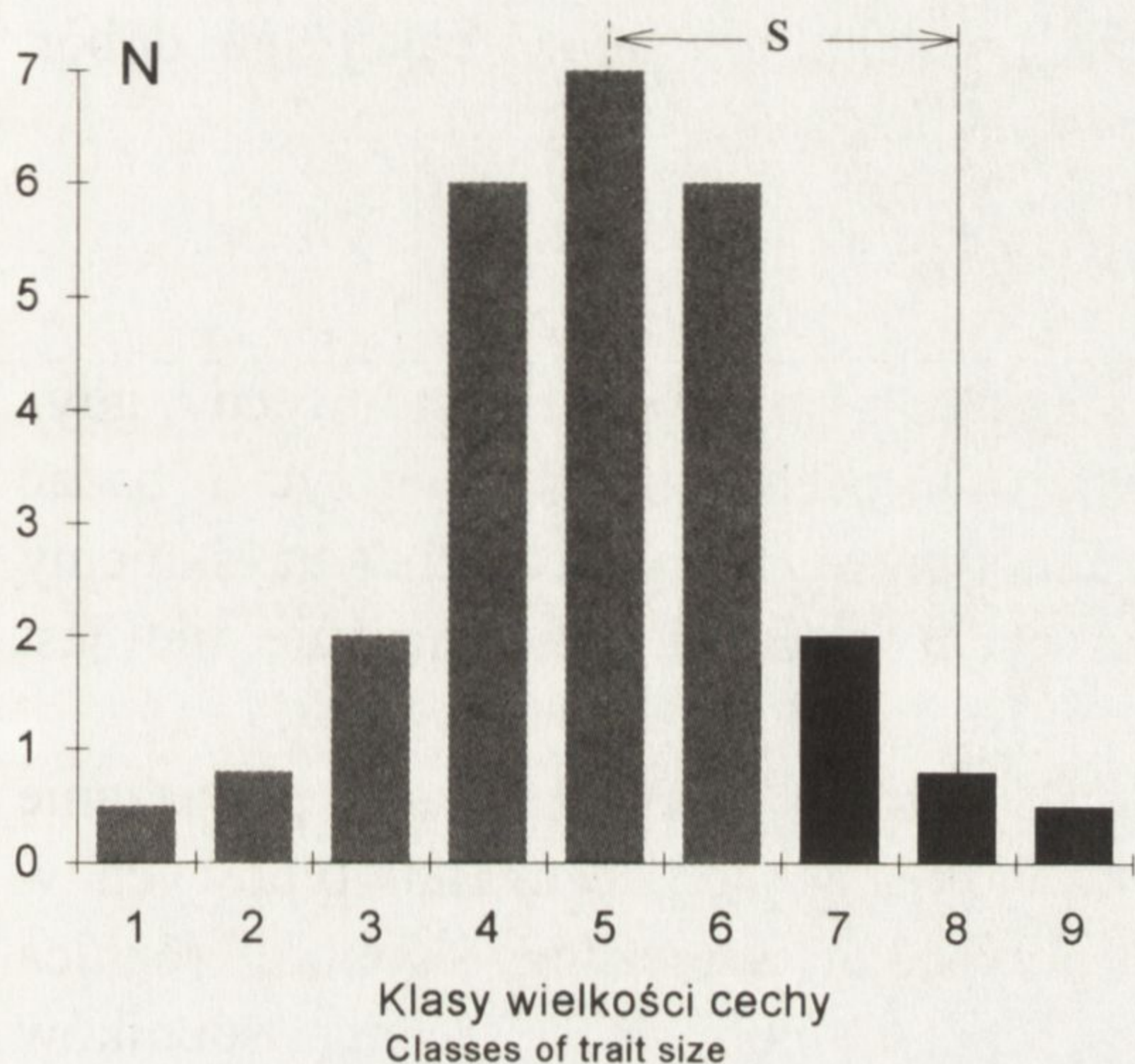
ilościowe przewidywanie skutków działania określonego czynnika selekcyjnego ma duże znaczenie praktyczne. W łowiectwie na przykład wpływ zasobności bazy pokarmowej na wielkość ciała zwierząt łownych może mieć wymierny skutek w postaci wzrostu lub spadku wartości trofeów. W ochronie przyrody reintrodukcja licznego potomstwa pochodzącego od kilku zaledwie rodziców może prowadzić do niezwykle szybkich zmian wartości cech organizmów w zasilanej populacji.

Metodyka pomiaru intensywności doboru, którą poniżej postaram się przedstawić, umożliwia ilościowe podejście do tego rodzaju zagadnień, a w konsekwencji precyzyjny opis i przewidywanie wyników badanych procesów doboru.

2. Podstawy teoretyczne

Celem badań doboru jest stwierdzenie, jak zmieni się średnia wartość cechy w populacji na skutek jego działania. Określa to parametr, zwany **reakcją na dobór** (R , ang. *response to selection*) – jest to różnica między średnią wartością cechy fenotypowej u potomstwa osobników poddanych doborowi a średnią wartością tej cechy w pokoleniu rodziców przed działaniem doboru (Fisher 1930, Falconer 1989). Reakcja na dobór obejmuje dwa składniki: różnicowanie dostosowania osobników w zależności od wartości cechy oraz mechanizm dziedziczenia, decydujący o tym, na ile zmiany w dostosowaniu rodziców (zależne od wartości cechy) znajdą odzwierciedlenie w rozkładzie wartości cechy w następnym pokoleniu.

Pierwszy z tych składników jest nazywany **różnicą selekcyjną** (S , ang. *selection differential*, Falconer l.c.). W prostym przypadku, gdy dobór jest twardy (Krzanowska i in. 1995, np. wszystkie osobniki o wartości cechy w określonym przedziale rozmnożyły się, a pozostałe zostały wyeliminowane przed dojściem do rozrodu), można powiedzieć, że jest to różnica pomiędzy średnią wartością cechy fenotypowej osobników posiadających potomstwo i wszystkich osobników w populacji (rys. 1). Gdyby dziedziczenie cechy było zupełne, wartość tej różnicy odpowiadałaby wartości reakcji na dobór. Jednakże, jak wiadomo z badań dziedziczenia cech ilościowych, stopień podobieństwa cechy u rodziców i potomstwa bywa różny. Fenotypowa wartość cechy nie jest prostą sumą wpływu poszczególnych genów, ale jest też kształtowana przez interakcje między genami (np. plejotropię, dominację) i przez środowisko (rys. 2a). Natomiast przekazanie wartości cechy do następnego pokolenia może się odbywać tylko poprzez tzw. addytywną składową genetyczną (rys. 2b), która jest równa prostej sumie wpływu poszczególnych genów, gdyż wszelkie związki między genami istniejące w genotypie rodzica zostają przerwane przez rekombinację. Przekazywanie addytywnej składowej genetycznej do następnego pokolenia mierzy parametr zwany

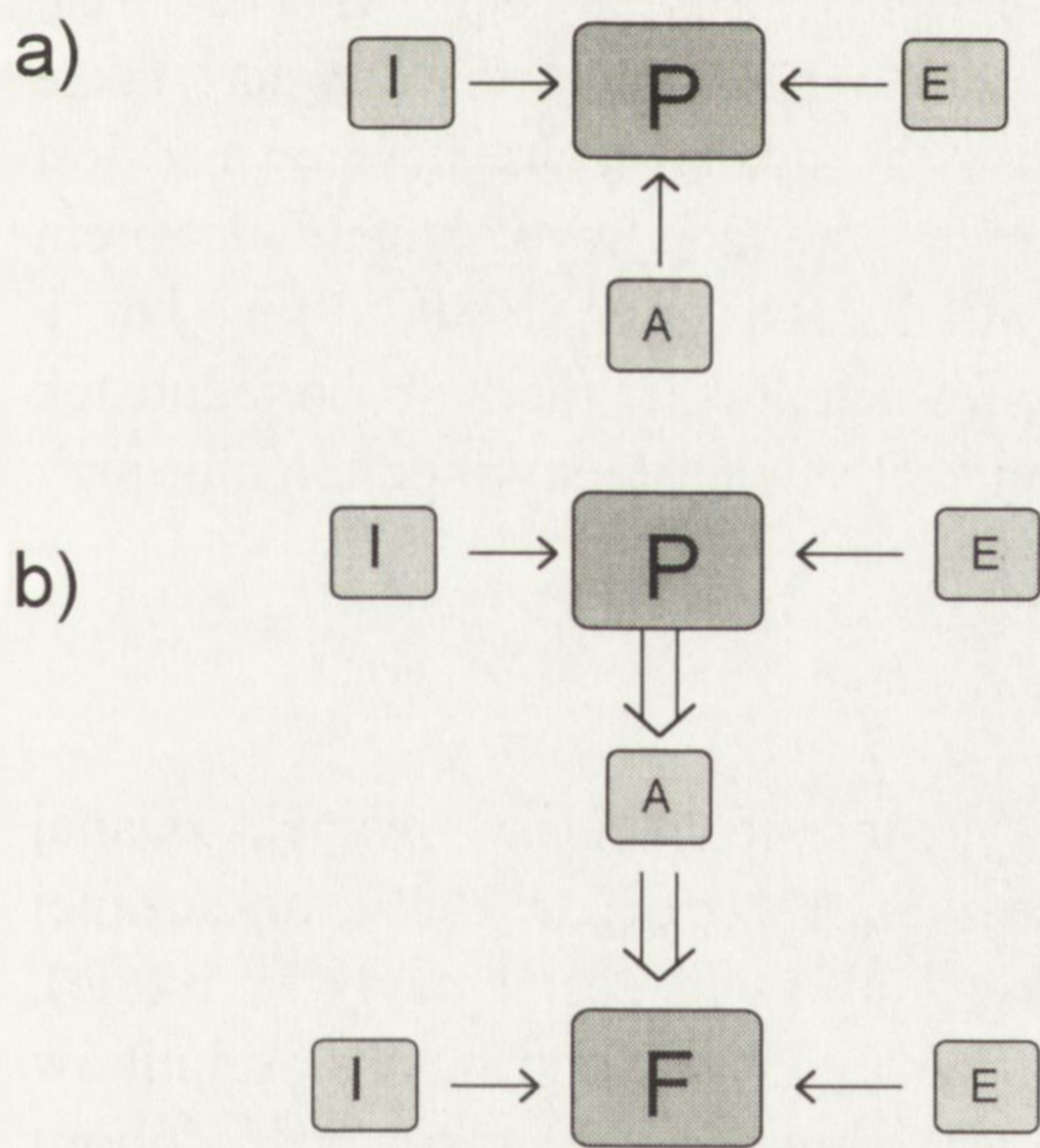


Rys. 1. Graficzna prezentacja różnicy selekcyjnej (S) w prostym przypadku tzw. doboru twardego

Linia przerywana – średnia wartość cechy z całości populacji; linia ciągła – średnia wartość cechy z osobników wyselekcjonowanych; czarne słupki – osobniki wyselekcjonowane; prążkowane słupki – reszta populacji

Grafical presentation of selection differential (S) in simple case of truncation selection

Broken line – the whole of population mean trait value; continuous line – the mean trait value of selected individuals; black bars – the selected individuals; striped bars – the whole of population



Rys. 2. Determinacja i dziedziczenie wartości cechy fenotypowej

a) wartość fenotypowa cechy u osobnika (P) jest determinowana różnymi czynnikami: I – interakcje między genami, A – addytywna składowa genetyczna, E – wpływ środowiska

b) przekazanie wartości cechy z pokolenia rodziców (P) na pokolenie potomstwa (F) może dotyczyć tylko addytywnej składowej genetycznej, gdyż pozostałe relacje nie podlegają dziedziczeniu

Determination and heredity of phenotypic trait value
a) phenotypic value in an individual (P) is determined by different factors: I – genes interaction, A – additive genetic value, E – influence of environment

b) trait value might be inherited from the generation of parents (P) to generation of progeny (F) only through additive genetic value of the trait, because the rest of values are not heritable

odziedziczalnością (h^2 , ang. *heritability*, Falconer l.c.), opisujący zależność wartości cechy u potomstwa od wartości tej cechy u rodziców.

Tak więc, nawet jeżeli różnica selekcyjna będzie bardzo wysoka, lecz cecha w minimalnym stopniu jest determinowana genetycznie, to reakcja na dobór (czyli przesunięcie średniej wartości cechy w następnym pokoleniu) będzie również znikoma. I odwrotnie, nawet niewielkie wartości różnic selekcyjnych mogą w istotny sposób przesunąć średnią w następnym pokoleniu, gdy cecha jest w wysokim stopniu odziedziczalna.

Zależności te ujęto w postaci bardzo prostego równania reakcji na dobór, wykorzystującego parametry wyjaśnione wcześniej:

$$R = h^2 S.$$

Różnicę selekcyjną można badać nie mając danych o dziedziczeniu cechy, gdyż zmiany w dostosowaniu zależne od wartości cechy można mierzyć i badać niezależnie. Dzięki rozdzieleniu analizy fenotypowej od genetycznej uzyskujemy możliwość analizy działania doboru na cechy, których dziedziczenie nie jest wystarczająco rozpoznane.

Najważniejszym krokiem do zmierzenia różnicy selekcyjnej jest powiązanie dostosowania osobników ze zmianami w rozkładach ich cech fenotypowych w obrębie pokolenia. W uproszczonym przypadku sztucznego doboru różnica selekcyjna jest po prostu różnicą między średnią dla populacji a średnią osobników wyselekcjonowanych. Dla przykładu doboru naturalnego istotna jest relacja między dostosowaniem (przeżywalnością i płodnością) a wartością cechy (Falconer 1989). Można wykazać matematycznie, że współzmiennność (zwana także kowariancją, *cov*) pomiędzy dostosowaniem ω a badaną cechą ilościową Z jest równa przesunięciu średniej w rozkładzie cechy w populacji, wywołanemu doborem kierunkowym (Robertson 1966, Price 1970, Bulmer 1980, Arnold i Wade 1984a). Obliczona w ten sposób różnica selekcyjna mierzy o ile jednostek przesunie się średnia wartość selekcjonowanej cechy w następnym pokoleniu, przy założeniu pełnej odziedziczalności. Można to wyrazić wzorem:

$$S = cov(\omega, Z).$$

Różnica selekcyjna może być wyrażona w formie standaryzowanej, zwanej **intensywnością doboru** (ang. *intensity of selection*, Falconer 1989), oznaczanej symbolem i . Jest to parametr bardziej uniwersalny (stąd został użyty w tytule), użyteczny zwłaszcza do porównań doboru różnych cech u tych samych osobników lub tych samych cech między populacjami lub gatunkami. Intensywność doboru mierzy różnicę selekcyjną w jednostkach odchylenia standardowego, czyli w sposób niezależny od bezwzględnych wartości badanych cech. Jeżeli zatem chcemy porównać różnicę selekcyjną wysokości dzioba z różnicą selekcyjną długości skoku, czy różnice selekcyjne długości skoku w różnych populacjach lub u różnych gatunków, to używamy intensywności doboru.

Cechy morfologiczne są uzależnione od siebie. Podlegają one tzw. **korelacji genetycznej** – są genetycznie sprzężone, np. poprzez plejotropię, gdy jeden ważny gen kontroluje dwie lub więcej cech. Przesunięcie średniej w rozkładzie cechy może być wynikiem bezpośredniego działania doboru na tę cechę, bądź też wynikiem działania doboru na cechy z nią skorelowane (Falconer 1989, Arnold i

W a d e 1984a). Dla przykładu: dobór na wydłużenie dzioba może wywołać jednocześnie jego pogrubienie, gdy cechy te są genetycznie dodatnio skorelowane.

Jeżeli mierzyliśmy potencjalnie skorelowane cechy, możemy badać ich bezpośredni i pośredni (poprzez korelacje) wpływ na dostosowanie przy użyciu statystyki wielowymiarowej. Regresja wielokrotna dostosowania ω względem badanych cech Z_i , $i = 1, \dots, p$ to równanie, które określa zależność dostosowania od wszystkich badanych cech:

$$\omega = b_0 + b_1 Z_1 + b_2 Z_2 + \dots + b_p Z_p.$$

Znając współczynniki tego równania (b_i , $i = 1, \dots, p$) można przewidywać wartość dostosowania ω na podstawie zaobserwowanych wartości cech. Współczynnik b_i mierzy bezpośrednio związek i -tej cechy z dostosowaniem (L a n d e 1979, L a n d e i A r n o l d 1983), bez wpływu ewentualnych korelacji z pozostałymi cechami. Dokładniej mówiąc, określa on wielkość zmiany dostosowania, gdy wartość interesującej nas cechy zmieni się o jednostkę, a wartości pozostałych cech pozostaną nie zmienione. Obliczony w ten sposób wpływ zmiany wartości cech na dostosowanie jest nazywany w jęz. angielskim *selection gradient*, co można tłumaczyć jako **gradient doboru** i jest on wektorem, który na gruncie teorii przyjęto oznaczać literą β o składowych β_1, \dots, β_p , które w praktyce są równoważne współczynnikom regresji wielokrotnej b_1, \dots, b_p (L a n d e i A r n o l d 1983, E n d l e r 1986).

Różnica selekcyjna S umożliwia obliczenie nowego położenia średniej w porównaniu ze stanem przed doborem. Jest to pomiar surowy, ogólny – dotyczący zarówno bezpośredniego wpływu doboru na rozważaną cechę, jak i wpływów pośrednich, poprzez korelacje genetyczne. Różnica selekcyjna mierzyłaby bezpośredni wpływ doboru na cechę jedynie wtedy, gdy badalibyśmy cechę absolutnie nie skorelowaną z innymi.

Nasuwa się pytanie o ocenę reakcji na dobór w przypadku cech skorelowanych. W przypadku pojedynczej cechy, nie skorelowanej z innymi, określenie reakcji na dobór wymagałoby jedynie pomnożenia różnicy selekcyjnej cechy przez jej odziedziczalność. Jednak wartość reakcji na dobór może wynikać również z wpływu doboru na inne cechy skorelowane genetycznie z rozważaną cechą. Użycie iloczynu różnicy selekcyjnej i odziedziczalności jest zatem nieściśle w odniesieniu do cech skorelowanych.

Prosty model reakcji na dobór ($R = h^2 S$) został uogólniony przez L a n d e g o (1979, 1982) dla przypadku doboru na wiele cech wzajemnie skorelowanych. W dużym uproszczeniu uogólnienie to polegało na zastosowaniu do powyższego równania wektorów i macierzy, które uwzględniają nie tylko wariancję badanej cechy, ale i jej kowariancję z innymi badanymi cechami fenotypowymi.

Jeżeli przez $\Delta\bar{Z}$ oznaczymy wektor zawierający zmiany w średnich wartościach każdej cechy fenotypowej z pokolenia na pokolenie, a G będzie macierzą zawierającą zmienność addytywną każdej cechy oraz ich addytywne kowariancje z innymi cechami, to równanie reakcji na dobór może być podane w formie ogólnej:

$$\Delta\bar{Z} = G\beta.$$

Zatem podobnie jak w przypadku równania $R = h^2S$, element odpowiadający odziedziczalności (macierz G) jest mnożony przez element odpowiadający za zróżnicowanie dostosowania w zależności od wartości cech (wektor β).

Jednym z podstawowych warunków działania doboru jest występowanie zmienności w dostosowaniu. Gdyby wszystkie organizmy w jakiejś przykładowej populacji miały ten sam sukces rozrodczy i tą samą przeżywalność do rozrodu, dobór naturalny nie mógłby działać. W badaniach doboru naturalnego parametr **możliwość doboru** (I ; ang. *opportunity for selection*, Arnold i Wade 1984a), równy wariancji dostosowania względnego, ma podstawowe znaczenie dla odnalezienia czynników wywołujących dobór. Są to te czynniki, które powodują największą zmienność dostosowania, a w wyniku tego są przyczyną zmian, np. morfologicznych, mierzonych różnicą selekcyjną S czy gradientem selekcji β .

Przy badaniach doboru bardzo cenne jest wyróżnianie **epizodów doboru** (ang. *episodes of selection*, Arnold i Wade 1984a, 1984b). Bardzo często zdarza się, że dobór jest związany z różnymi składowymi dostosowania, np. przeżywalnością, sukcesem kojarzeniowym, płodnością. Wyobraźmy sobie populację organizmów, w której dobór związany z kojarzeniami faworyzuje większe rozmiary ciała samców, podczas gdy dobór związany z opieką nad potomstwem faworyzuje mniejsze osobniki. Mamy tu więc dwa epizody doboru: pierwszy związany z sukcesem kojarzeniowym i drugi związany z sukcesem lęgowym. Stwierdzenie doboru w okresie kojarzeń nie przesądza o tym, że będzie on miał jakiegokolwiek skutki, gdyż jego wpływ może zostać zniesiony podczas opieki nad potomstwem. Badając dostosowanie w ciągu całego życia osobnika możemy w ogóle nie wykryć doboru, który w drugim epizodzie znosi skutki pierwszego.

3. Założenia

Pierwszym krokiem w analizie doboru fenotypowego powinno być podzielenie całościowego dostosowania na składowe, czyli wyróżnienie epizodów doboru (Arnold i Wade 1984a, 1984b). Jeżeli założymy, że liczba zygot wyprodukowanych w ciągu życia osobnika jest miarą jego całkowitego dostosowania, to może ono być przykładowo podzielone na następujące składowe: żywotność (przeżywanie osobnika od poczęcia do dojrzałości płciowej), sukces kojarzeniowy (liczba partnerów do rozrodu) i płodność na jednego partnera (czyli liczba zygot,

jakie dana para wydała). Zauważmy, że składowe te muszą być zdefiniowane w taki sposób, by ich iloczyn dał całkowite dostosowanie rozważanego osobnika, osiągnięte w ciągu całego życia.

Wyróżnianie epizodów doboru nie zawsze jest konieczne. Jeżeli badania wykonywaliśmy tylko pod jednym kątem (np. płodności) lub z góry wiemy, że tylko jeden możliwy epizod jest przyczyną zmian dostosowania, to badanie innych epizodów traci sens i wtedy po prostu badamy związek między cechą a dostosowaniem względnym. Epizody wyróżniamy tylko po to, aby mieć możliwość ich szczegółowej analizy w ciągu długich okresów życia osobnika wraz z równoczesnym badaniem ich wypadkowej, co umożliwia nam multiplikatywność składowych dostosowania.

W definiowaniu składowych dostosowania nie można mieszać dostosowania rozważanych osobników z dostosowaniem ich potomstwa (Arnold i Wade 1984a, 1984b) ze względu na odmienność genetyczną rodziców i dzieci. Potocznie za dostosowanie uważa się liczbę potomstwa przeżywającego do dojrzałości płciowej. Ale w takim przypadku przeżywalność młodych zależy już przeważnie od ich własnego genotypu, a nie od genotypu badanych rodziców. Wydaje mi się, że rozdzielenie dostosowań pokoleń będzie w wielu przypadkach dość arbitralne, ale pomimo to możliwe, np. za najlepszą linię rozdzielającą dostosowanie pokoleń w przypadku istnienia opieki nad potomstwem można uznać usamodzielnienie się młodych, gdyż poczynając od tego momentu ich dostosowanie nie może być kompensowane przystosowaniami rodziców i zależy jedynie od ich własnego genotypu.

Rozkłady dostosowania bardzo często odbiegają od rozkładu normalnego, jednakże w przypadku analizy intensywności doboru nie ma to większego znaczenia, gdyż opisujemy rozkład jedynie średnią i wariancją (Arnold i Wade 1984a, 1984b).

W analizie intensywności doboru mamy do czynienia z dwoma rodzajami danych: przekrojowymi (ang. *cross-sectional data*) i rozciągłymi (ang. *longitudinal data*) (Lande i Arnold 1983). Dane przekrojowe są zbierane w populacji w jednym momencie. Nie śledzi się losów osobników w ciągu całego życia. Dane rozciągłe zbiera się natomiast śledząc losy osobników w jak najdłuższym odcinku ich życia, a uzyskane w ten sposób wartości dostosowania mają zazwyczaj znacznie większy zakres zmienności niż w przypadku danych przekrojowych. Tego rodzaju dane są cenniejsze, gdyż wymagają mniej założeń, np. nie przenosi się dostosowania z jednego krótkiego okresu pobierania próby na dłuższe okresy cyklu życiowego. Gdy badamy dobór działający w czasie pierwszego lęgu ptaka to nie znaczy, że będzie on działał tak samo w drugim lęgu bądź w następnym sezonie.

Ważne jest stwierdzenie, czy populacja ma nakładające się pokolenia i czy jej wielkość zmienia się. W rosnącej bądź malejącej populacji o nakładających się pokoleniach dostosowanie musi być mierzone liczbą młodych, korygowaną przez tempo wzrostu populacji (L a n d e 1982).

Jeżeli wartości cech zmieniają się w ciągu życia osobnika, dostarcza to dodatkowych trudności przy analizie intensywności doboru. L a n d e (1982) podaje dwa sposoby podejścia do tego problemu: pierwszy z nich zakłada, że wartość cechy jest specyficzna dla wieku i niezmienna u osobnika o danym wieku lub stanie rozwoju ontogenetycznego (np. ptaki w drugim roku życia mają określoną długość skrzydła, której wartości nie nakładają się z wartościami dla osobników starszych). Wtedy analizę można ograniczyć tylko do tej klasy wieku, bądź sprowadzić wymiary osobników z innych klas wieku do wymiarów, które miałyby one w drugim roku życia. Drugi sposób zakłada istnienie wielu klas wieku. Jako badanych cech należy wtedy użyć statystycznych ocen parametrów wzrostu cechy w miarę wieku, a nie cech jako takich. Np. jeżeli otrzymamy istotną liniową regresję wysokości drzewa względem jego wieku, to współczynnik nachylenia tej regresji i jej punkt przecięcia mogą opisywać wartość cechy przy jakimkolwiek wieku. Obliczamy wtedy różnice selekcyjne bądź gradienty doboru osobno dla współczynnika nachylenia tej prostej i jej punktu przecięcia. Najpospolitszą obecnie praktyką jest założenie, że wszystkie osobniki reprezentują ten sam model wzrostu i ich wymiary można sprowadzić do jednej klasy wieku używając jednej osi regresji.

4. Przygotowanie danych

Dane, na których poniżej pokazano sposób obliczania intensywności doboru, pochodzą z moich własnych badań nad działaniem doboru naturalnego w dzikich populacjach sikor, prowadzonych w latach 1991–1995 w Puszczy Niepołomickiej. W 1991 r. w badanej populacji bogatek *Parus major* wystąpiła niezwykle wysoka śmiertelność lęgów na skutek gwałtownego załamania się pogody (trzydniowe intensywne deszcze połączone z obniżeniem temperatury). Wielkość ciała samców, których lęgi przeżyły, różniła się od wielkości ciała samców, których lęgi zginęły (tab. I).

Na podstawie wyników zawartych w tabeli I można stwierdzić, że pod względem niektórych cech samce z dwu grup różnią się między sobą. Jednakże raczej trudno jednoznacznie określić, czy ginęły lęgi większych czy mniejszych samców, ponieważ porównywane grupy nie różnią się we wszystkich cechach.

Gdy chcemy określić, czy ogólna miara wielkości ciała podlegała doborowi, czy też nie, lepiej posłużyć się składowymi głównymi (ang. *principal components*, M a n l y 1986). Bardzo często zdarza się bowiem, że badane zmienne są wzajemnie skorelowane. Nasuwa to pomysł, by zamiast kilku skorelowanych zmiennych, w

Tab. I. Porównanie wymiarów ciała samców sikory bogatki, których lęgi zginęły podczas złej pogody, z pomiarami samców, których lęgi przeżyły ochłodzenie. Dane zostały porównane z zastosowaniem analizy wariancji w klasyfikacji dwukierunkowej (z uwzględnieniem klas wieku porównywanych ptaków)

The comparison of body measurements of Great Tit males, whose broods died during bad weather to measurements of males whose broods survived. Data were compared in two-way analysis of variance controlled for age of birds

| Cecha Character | Rodzice lęgów żywych Parents of alive broods średnia – mean | Rodzice lęgów martwych Parents of dead broods średnia – mean | ANOVA, wartość <i>F</i> przy <i>df</i> = 2,21 <i>F</i> value at <i>df</i> = 2.21 |
|----------------------------------|---|--|--|
| Ciężar Weight | 18,7 | 18,64 | 0,011 ns |
| Skrzydło Wing | 77,2 | 77,00 | 0,109 ns |
| Ogon Tail | 66,4 | 68,1 | 5,18 * |
| Przedramię Forearm | 22,79 | 23,33 | 5,27 * |
| Dziób Bill | 13,11 | 13,16 | 0,238 ns |
| Wysokość dzioba Bill depth | 4,44 | 4,59 | 7,15 * |
| Szerokość dzioba Bill breadth | 4,26 | 4,53 | 6,67 * |
| Skok Tarsus | 20,11 | 20,67 | 3,74 ~ |
| Palec środkowy Middle toe | 10,99 | 11,13 | 0,428 ns |
| Pazur Claw | 7,26 | 7,59 | 3,50 ~ |
| Pas 1 Breast stripe 1 | 15,36 | 15,43 | 0,177 ns |
| Pas 2 Breast stripe 2 | 13,79 | 18,43 | 11,9 ** |
| <i>PCI</i> | 1,588 | -0,794 | 8,017* |

PCI – wartość pierwszej składowej głównej.

PCI – the value of the first principal component.

~ – $0,05 < P < 0,1$; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

dużej mierze opisujących to samo, użyć jednej, będącej jak gdyby ich „wypadkową”, mierzącą ich wspólny „wymiar” (M a n l y l.c.). Można to zrobić właśnie za pomocą składowych głównych, z których każda jest pewnego rodzaju liniową kombinacją badanych zmiennych. Proces wyodrębniania składowych głównych z trzech zmiennych można sobie wyobrazić w przestrzeni trójwymiarowej, w której pierwsza składowa główna jest osią dopasowywaną do chmury punktów z trzech zmiennych tak, aby wyjaśnić jak największą część ich wspólnej zmienności. Drugą składową jest następna oś dopasowywana do zmienności nie wyjaśnionej przez pierwszą składową itd. Ponieważ każda następna oś jest dopasowywana do zmienności nie wyjaśnionej przez poprzednie, składowe główne nie są ze sobą skorelowane. Są one uporządkowane tak, że pierwsza z nich wyjaśnia największy procent zmienności, a następne coraz mniejszy. Zwykle prawie cała zmienność występująca w danych może być wyjaśniona przez 1–3 składowe, zamiast np. kilkunastu mierzonych zmiennych.

W niniejszej pracy przedstawiono tylko pierwszą składową główną, wyjaśniającą ok. 25% zmienności z 11 pomiarów ciała samców: długości skrzydła, ogona, przedramienia, dzioba (także jego wysokości i szerokości), skoku, środkowego palca stopy, pazura kciuka i szerokości pasa piersiowego w dwu miejscach: na klatce piersiowej i na brzuchu. Ogólny wygląd równania pierwszej składowej głównej *PCI* dla powyższego przykładu ilustruje poniższe równanie:

$$PCI = 0,28 (\text{ciężar}) + 0,16 (\text{skrzydło}) + 0,27 (\text{ogon}) + 0,38 (\text{przedramię}) + \dots + 0,27 (\text{pas 2})$$

Warto zauważyć, że podstawiając do tego równania pomiary odpowiednich cech osobnika, otrzymamy dla tegoż osobnika wartość jego pierwszej składowej głównej. Takich wartości, obliczonych dla wszystkich badanych osobników, można używać jako zmiennych w dalszym opracowaniu statystycznym.

Stosowanie składowych głównych ma także pewne niedogodności, m.in. często następuje zmniejszenie próby, gdy z analizy musimy wykluczyć osobniki, w przypadku których nie można było zmierzyć niektórych cech, np. ptaki, które straciły ogon w spotkaniu z drapieżnikiem lub mają zniekształcony dziób itp.

Zarówno przed obliczeniem składowych głównych, jak przy obliczaniu intensywności doboru, dane powinny być transformowane do jednego wymiaru. Na przykład, w przypadku ciężaru ciała (który jest funkcją objętości ciała, zatem wraz ze zmianą dowolnego wymiaru liniowego będzie się zmieniał o wiele szybciej niż on) należy zamiast oryginalnych pomiarów użyć ich pierwiastków sześciennych. Należy także pamiętać o wyeliminowaniu wpływu wieku na rozmiary ciała.

5. Obliczenia

Surowe dane do obliczenia intensywności doboru zawiera tabela II.

Tab. II. Dane do obliczeń różnicy selekcyjnej i intensywności doboru u samców sikory bogatki; wiek badanych osobników: 2 – ptak w drugim kalendarzowym roku życia (roczniak), P2 – ptak powyżej drugiego kalendarzowego roku życia. N_j – liczba jaj, N_p – liczba piskląt, ω_{N_j} – dostosowanie względne liczone dla liczby jaj, ω_{N_p/N_j} – dostosowanie względne liczone dla przeżywalności piskląt

Data for calculations of selection differentials and selection intensity in Great Tit males; age of studied individuals: 2 – bird in second calendar year (yearling), P2 – bird older than in second calendar year. N_j – number of eggs, N_p – number of nestlings, ω_{N_j} – relative fitness for number of eggs, ω_{N_p/N_j} – relative fitness for nestlings survival

| Lp. No. | Osobnik Individual | | Płodność Fecundity | | Przeżywalność piskląt Young survival | | |
|-----------------------|-----------------------|------------|-----------------------|----------------|---|-----------|--------------------|
| | Wiek Age | $\ln(PCI)$ | N_j | ω_{N_j} | N_p | N_p/N_j | ω_{N_p/N_j} |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| 1. | P2 | 0,515 | 9 | 0,94 | 5 | 0,56 | 1,470 |
| 2. | 2 | -3,888 | 9 | 0,94 | 5 | 0,56 | 1,470 |
| 3. | 2 | 0,096 | 11 | 1,15 | 0 | 0 | 0,0 |
| 4. | P2 | 0,326 | 9 | 0,94 | 0 | 0 | 0,0 |
| 5. | 2 | 0,913 | 9 | 0,94 | 0 | 0 | 0,0 |
| 6. | 2 | 0,775 | 10 | 1,04 | 0 | 0 | 0,0 |
| 7. | P2 | 1,403 | 9 | 0,94 | 5 | 0,56 | 1,470 |
| 8. | P2 | 0,104 | 10 | 1,04 | 6 | 0,6 | 1,575 |
| 9. | P2 | -2,679 | 9 | 0,94 | 6 | 0,67 | 1,758 |
| 10. | 2 | 2,796 | 10 | 1,04 | 0 | 0 | 0,0 |
| 11. | P2 | 3,859 | 8 | 0,83 | 0 | 0 | 0,0 |
| 12. | 2 | -0,698 | 9 | 0,94 | 7 | 0,78 | 2,047 |
| 13. | P2 | 2,298 | 11 | 1,15 | 0 | 0 | 0,0 |
| 14. | P2 | 0,466 | 8 | 0,83 | 8 | 1,0 | 2,625 |
| 15. | P2 | -2,442 | 11 | 1,15 | 11 | 1,0 | 2,625 |
| 16. | P2 | -3,763 | 11 | 1,15 | 5 | 0,45 | 1,181 |
| 17. | 2 | -0,805 | 11 | 1,15 | 9 | 0,82 | 0,472 |
| 18. | P2 | -1,426 | 12 | 1,25 | 4 | 0,33 | 0,866 |
| 19. | 2 | 1,793 | 9 | 0,94 | 5 | 0,56 | 1,470 |
| Średnia Mean | | 0,000 | 9,6 | 1,00 | 4,00 | 0,381 | 1,000 |
| Wariancja Variance | | 4,281 | 1,40 | 0,015 | 12,6 | 0,124 | 0,857 |

Miara dostosowania (np. przeżywalność przez zimę: przeżył – 1, nie przeżył – 0, liczba kojarzeń, podlotów itp.) powinna być podzielona na epizody i odpowiednio przekształcona. Najpierw w formę multiplikatywną, o której mówiono w założeniach. Dostosowanie w pierwszym wyróżnionym epizodzie powinno być pomnożone przez dostosowanie w pozostałych epizodach, co daje dostosowanie w ciągu całego życia osobnika, wyrażone w liczbach bezwzględnych, np. liczba jaj \times proporcja wyklutych \times proporcja przeżywających = liczba piskląt opuszczających gniazdo.

W rozważanym przykładzie (tab. II) mamy dwa takie epizody. W pierwszym dostosowanie jest mierzone przez płodność wyrażoną liczbą jaj (kol. 3); w drugim – przeżywalnością piskląt do wylotu (kol. 6), obliczoną na podstawie liczby wyprowadzonych podlotów (kol. 5) w stosunku do liczby złożonych jaj (kol. 3). Dla ptaka nr 1 z tej tabeli przeżywalność piskląt wynosi: $5/9 = 0,56$, dla ptaka nr 18: $4/12 = 0,33$.

Miara dostosowania musi być zamieniona w dostosowanie względne – w obrębie jednego epizodu każdy pomiar dostosowania powinien być podzielony przez dostosowanie średnie dla wszystkich osobników w populacji. Dla epizodu płodności każda liczba jaj w gnieździe (kol. 3) jest podzielona przez średnią liczbę jaj we wszystkich badanych gniazdach (przedostatni wiersz tej kolumny w tab. II), co daje dostosowanie względne dla płodności (kol. 4). Dla ptaka nr 1 z tab. II dostosowanie względne wynosi: $9/9,6 = 0,94$.

Dostosowanie względne dla epizodu przeżywalności piskląt (kol. 7) otrzymamy dzieląc przeżywalności poszczególnych piskląt w gnieździe (kol. 6) przez średnią przeżywalność piskląt we wszystkich badanych gniazdach (przedostatni wiersz tej kolumny w tab. II). Dla ptaka nr 18 przeżywalność względna wynosi: $0,33/0,381 = 0,875$.

Wariancja dostosowania względnego jest równa możliwości doboru I. Parametr ten nigdy nie sumuje się dla poszczególnych epizodów w całościową możliwość doboru, co wynika z przesłanek teoretycznych (Arnold i Wade 1984a, 1984b). Możliwość doboru należy obliczyć dla każdego epizodu jako wariancję: dla płodności z kol. 4 w tab. II ($I = 0,015$), dla przeżywalności z kol. 7 ($I = 0,857$).

Zasadniczy parametr – różnicę selekcyjną S obliczamy jako współzmiennność cov dostosowania względnego ω i wartości cechy. W omawianym przykładzie za cechę przyjęto pierwszą składową główną $PC1$, a zatem:

$$S = cov(\omega, PC1).$$

W rozważanym przypadku różnica selekcyjna była liczona dla płodności jako kowariancja kol. 4 tabeli II i logarytmu wartości cechy (kol. 2). Dla przeżywalności piskląt różnica selekcyjna będzie liczona jako kowariancja kol. 7 i kol. 2.

Najlepiej obliczenia te wykonać wprowadzając odpowiednie kolumny jako dwie zmienne do jakiegokolwiek pakietu statystycznego, obliczając ich kowariancję. Dla przykładu z tab. II, dla płodności różnica selekcyjna wynosi $S_j = -0,08$, podczas gdy dla przeżywalności piskląt wynosi $S_p = -0,99$.

Nasuwa się pytanie, czy wskaźnik ten jest statystycznie istotny. Ze względu na możliwą różnicę w typach rozkładów (zwłaszcza dotyczy to dostosowania, gdzie rozkład bardzo często nie jest normalny, kol. 7 tab. II – duża liczba zer, rys. 3B) istotność związku między cechą a dostosowaniem powinna być badana testem nieparametrycznym. Najczęściej stosowanym testem tego rodzaju, który może być tutaj użyty, jest test korelacji rang Spearmana. Jeżeli test ten wykaże istotną korelację pomiędzy dostosowaniem względnym a wartościami składowych głównych, to możemy uznać, że różnica selekcyjna jest istotnie różna od zera (Grant 1985). Obliczamy to wprowadzając do odpowiedniej procedury pakietu statystycznego te same kolumny, dla których obliczaliśmy współzmiennność. Dla płodności korelacja nie jest statystycznie istotna ($P = 0,157$), zatem także nasze oszacowanie różnicy selekcyjnej nie jest statystycznie istotne, zaś dla przeżywalności korelacja rang jest statystycznie istotna: $P = 0,033$.

Różnic selekcyjnych nie można porównywać wprost między populacjami, płciami czy gatunkami. By porównać różnice selekcyjne u sikory i u łabędzia, musimy je przekształcić w intensywności doboru. W tym celu należy wartości różnic selekcyjnych wyrazić w jednostkach odchylenia standardowego cechy. Różnica selekcyjna S powinna być podzielona przez odchylenie standardowe P_Z (pierwiastek z wariancji) obliczone dla cechy morfologicznej, co daje **intensywność doboru** i :

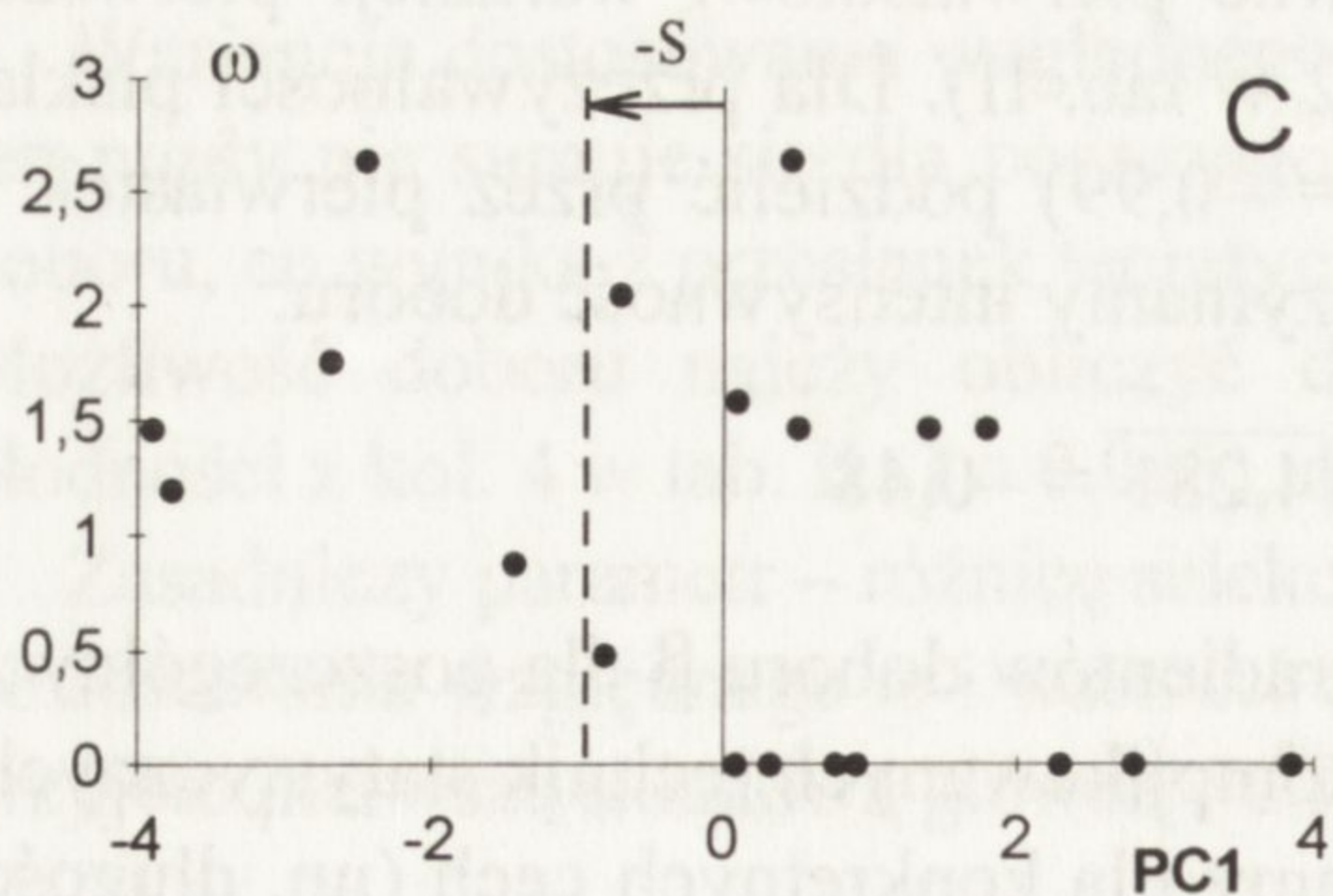
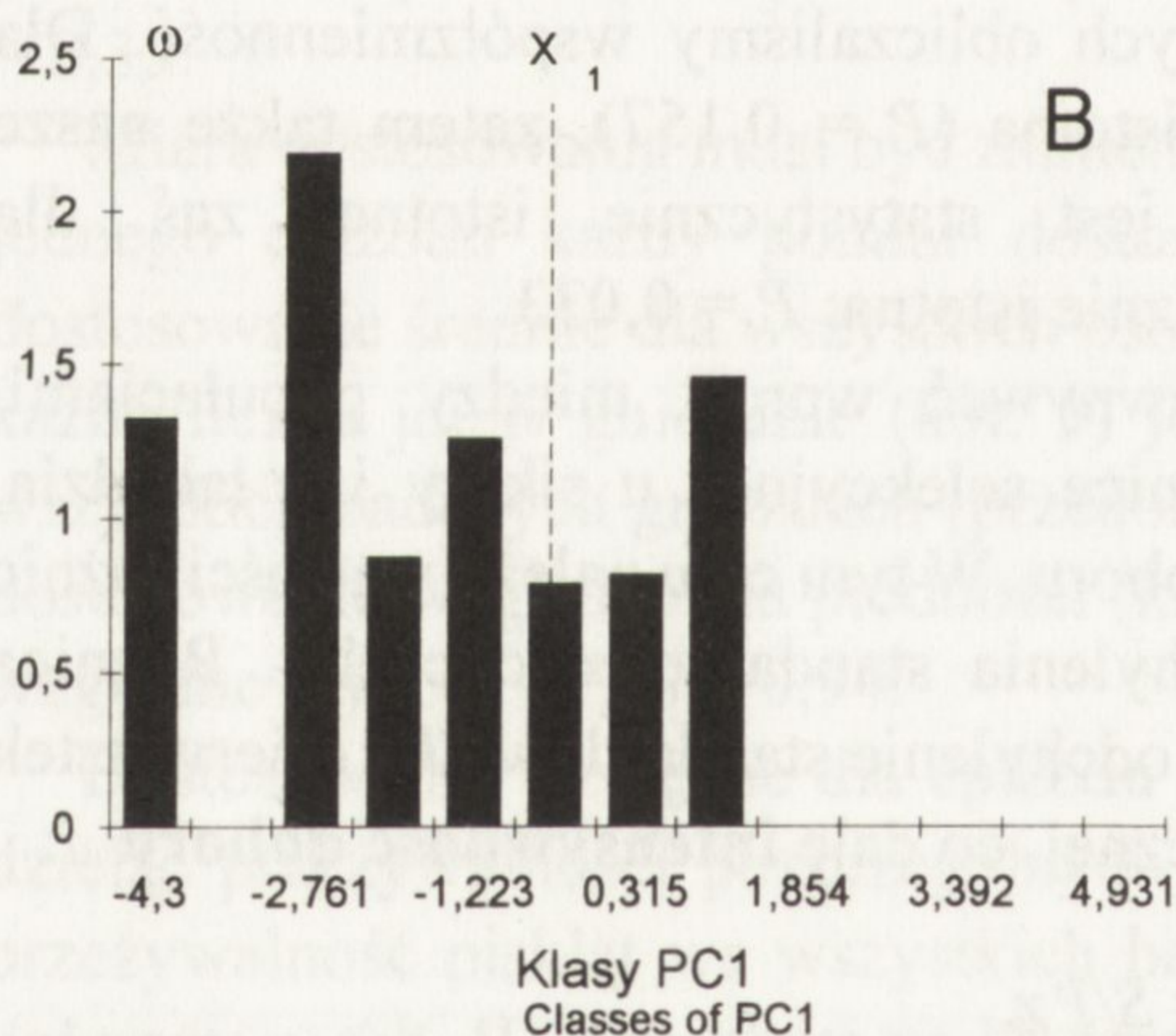
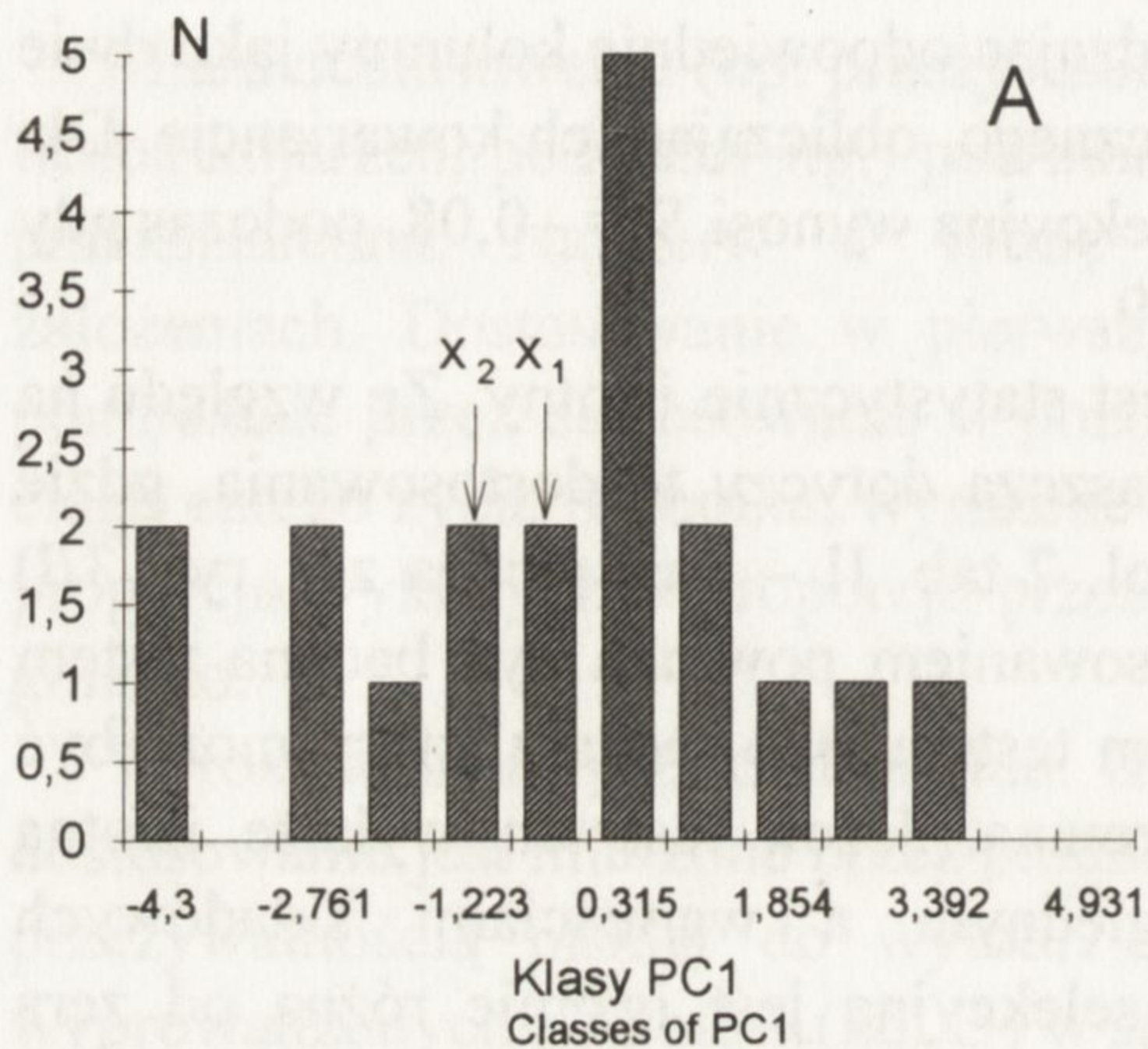
$$i = S/P_Z.$$

W rozważanym przypadku P_Z jest równe pierwiastkowi wariancji pierwszej składowej głównej (ostatnia komórka kol. 2 w tab. II). Dla przeżywalności piskląt musimy obliczoną różnicę selekcyjną ($S = -0,99$) podzielić przez pierwiastek z zawartości tej komórki, w wyniku czego otrzymamy intensywność doboru:

$$i = -0,99 / \sqrt{4,281} = -0,48$$

Najwięcej kłopotu sprawia obliczenie gradientów doboru β dla poszczególnych cech, wymaga bowiem ono zastosowania skomplikowanych technik statystycznych, np. regresji wielokrotnej. Gradienty obliczamy dla konkretnych cech (np. długości skrzydła, ciężaru ciała). Nie stosuje się ich do składowych głównych, gdyż są one z definicji nie skorelowane między sobą – nie mają wpływu na siebie nawzajem (Manly 1986).

Endler (1986) oblicza gradient doboru jako współczynniki równania regresji wielokrotnej między dostosowaniem względnym, jako zmienną zależną i każdą z



Rys. 3. Dobór na wielkość ciała u 19 samców sikory bogatki z Puszczy Niepołomickiej

A – rozkład pierwszej składowej głównej (*PCI*) cech morfologicznych w przedstawionym przykładzie doboru

X_1 – średnia przed selekcją, X_2 – średnia w następnym pokoleniu po selekcji przy pełnej odziedziczalności

B – wartości dostosowania względnego (ω) dla odpowiednich klas pierwszej składowej głównej (*PCI*), zsumowane po osobnikach

C – graficzne przedstawienie zależności dostosowania względnego (ω) od wartości pierwszej składowej głównej (*PCI*)

Linia ciągła – położenie średniej wartości cechy przed selekcją, linia przerywana – pozycja średniej w następnym pokoleniu po selekcji przy założeniu pełnej odziedziczalności, S – wartość różnicy selekcyjnej

The selection on body size in 19 males of Great Tit in Niepołomice Forest

A – the distribution of first principal component (*PCI*) for morphological traits in presented example of selection

X_1 – the mean before selection, X_2 – the mean after selection in next generation, assuming full inheritance

B – relative fitness values (ω) summed for all individuals in given class of first principal component (*PCI*)

C – graphical presentation of relation between relative fitness (ω) and value of first principal component (*PCI*)

Vertical line – location of the mean trait value before selection, broken line – location of mean in next generation after selection assuming full inheritance, S – the value of the selection differential

cech, jako zmiennymi niezależnymi. Z jednej strony najlepiej byłoby obliczyć gradient dla wszystkich zmierzonych cech, ale w regresji wielokrotnej wraz ze wzrostem liczby zmiennych coraz trudniej wykazać istotność wpływu którejkolwiek z nich, dlatego też do analizy powinna zostać wybrana pewna ich optymalna liczba (Endler 1986). Z drugiej strony Sokal i Rohlf (1981) ostrzegają, że przy małych próbach metoda ta jest niezwykle czuła na dodawanie i odejmowanie zmiennych. Obiecującym z dydaktycznego punktu widzenia wyjściem z tej sytuacji jest wykonanie i porównanie wyników dwu analiz – pierwszej dla wszystkich zmiennych i drugiej dla wybranych cech o znanej funkcji, wysokim stopniu skorelowania z innymi i małym błędzie pomiaru. Do tej drugiej analizy wybrałem ciężar ciała, długość skoku (cecha ta reprezentuje tutaj wszystkie cechy związane z aparatem lokomocji pieszej), długość dzioba (reprezentuje aparat pokarmowy), długość przedramienia (aparat lotu) i szerokość czarnego pasa na brzuchu ptaka, która koreluje dodatnio z poziomem metabolizmu (Roskaft i in. 1986). Do odpowiedniej procedury pakietu statystycznego wprowadzamy jako zmienną zależną wartości dostosowania względnego ω (np. przeżywalność piskląt, kol. 7 z tab. II) i jako zmienne niezależne odpowiednie wartości pomiarów poszczególnych cech, czyli dla wszystkich 19 samców długości skrzydeł, skoków itd. Współczynniki równania regresji wielokrotnej zostały następnie wystandaryzowane przez odchylenie standardowe każdej cechy (Lande i Arnold 1983), aby wyeliminować wpływ różnych skal czy zakresów pomiarów poszczególnych cech, np. aby długość przedramienia (o zakresie pomiarów 20–25 mm) była porównywalna z wysokością dzioba (4,0–4,5 mm). Wyniki tych analiz przedstawia tabela III.

Tab. III. Standaryzowane (b'_k) i niestandaryzowane (b_k) składowe gradientów doboru samców sikory bogatki – dla wszystkich i dla wybranych cech

Standardized (b'_k) and nonstandardized (b_k) components of selection gradients of Great Tit males – for all measured as well as the selected traits

| Cechy wszystkie All traits | b'_k | b_k | S.E. | P |
|-------------------------------|--------|--------|------|-------|
| Ciężar \$ Weight | 0,255 | 6,362 | 5,86 | 0,314 |
| Skrzydło @ Wing | 0,203 | 0,139 | 0,19 | 0,479 |
| Ogon @ Tail | -0,238 | -0,032 | 0,04 | 0,430 |
| Przedramię Forearm | -0,745 | -1,392 | 0,69 | 0,083 |
| Dziób Bill | -0,219 | -0,769 | 0,69 | 0,299 |

Tab. III cd. (cont.)

| Cechy wszystkie All traits | b'_k | b_k | S.E. | P |
|----------------------------------|--------|--|-------|-------|
| Wysokość dzioba Bill depth | -0,063 | -0,459 | 0,74 | 0,553 |
| Szerokość dzioba Bill width | -0,083 | -0,335 | 1,03 | 0,741 |
| Skok Tarsus | 0,215 | 0,338 | 0,62 | 0,601 |
| Palec Middle toe | 0,202 | 0,482 | 0,76 | 0,546 |
| Pazur Claw | 0,059 | 0,151 | 0,63 | 0,819 |
| Pas 1 Breast stripe 1 | 0,337 | 0,210 | 0,14 | 0,184 |
| Pas 2 Breast stripe 2 | -0,389 | -0,138 | 0,06 | 0,037 |
| Const. | | 2,924 | 16,05 | 0,861 |
| Całość Whole regression | | $F = 2,32 \quad df = 12,7 \quad P = 0,135$ | | |
| Cechy wybrane Selected traits | | | | |
| Ciężar \$ Weight | 0,415 | 10,351 | 4,58 | 0,040 |
| Przedramię Forearm | -0,526 | -0,983 | 0,45 | 0,048 |
| Dziób Bill | -0,145 | -0,509 | 0,59 | 0,402 |
| Skok Tarsus | 0,037 | 0,059 | 0,43 | 0,892 |
| Pas 2 Breast stripe 2 | -0,364 | -0,096 | 0,05 | 0,056 |
| Const. | | 3,099 | 12,32 | 0,805 |
| Całość Whole regression | | $F = 4,14 \quad df = 5,14 \quad P = 0,016$ | | |

\$ – ciężar ciała był transformowany przez pierwiastek sześcienny, w celu sprowadzenia go do wymiaru liniowego.

\$ – body weight was transformed to linearity, with cubic root.

@ – wartość cechy sprowadzona do wielkości charakteryzującej drugi rok życia osobnika, ze względu na różnice w jej wartości związane z wiekiem (rozd. 3).

@ – due to age related differences (section 3), the trait value was transformed to the value characteristic for the second year of life of the individual.

6. Omówienie wyników

Stwierdzona w niniejszej pracy istotna różnica selekcyjna, przy założeniu istnienia oddziedziczalności cech poddanych doborowi, może doprowadzić do istotnych zmian w rozkładzie tych cech w następnym pokoleniu. Jak widać z rys. 3 przesunięcie średniej przy założeniu pełnej odziedziczalności (z X_1 do X_2) zaledwie o klasę niżej w rozkładzie (rys. 3A) wymaga dość znacznych różnic w rozkładzie dostosowania w zależności od wartości cechy (rys. 3B). Rozkład dostosowania na rys. 3B jest bardzo niesymetryczny względem średniej (X_1), na korzyść mniejszych osobników. Wartość różnicy selekcyjnej na tle oryginalnych, nie pogrupowanych danych przedstawia rys. 3C. Z obliczeń tych wynika zatem, że nawet bardzo silny dobór fenotypowy prowadzi do niewielkich zmian w położeniu średniej wartości cechy w populacji.

W tabeli IV przytoczono różnice selekcyjne obliczone dla danych z tab. II. Jak widać z ich porównania dla poszczególnych epizodów, dobór związany z płodnością (liczba jaj) był nieistotny i ponad 12 razy słabszy od doboru związanego z przeżywalnością piskląt. Wynika z tego wniosek, że obserwowany dobór musiał być związany z przeżywalnością piskląt, natomiast wielkość zniesienia nie miała tutaj żadnego znaczenia.

Tab. IV. Dobór u samców sikory bogatki w pierwszym lęgu 1991 r. Wyróżniono dwa epizody doboru: płodność (mierzoną liczbą jaj) i przeżywalność piskląt (mierzoną liczbą młodych, które opuściły gniazdo w stosunku do liczby złożonych jaj). Ostateczną różnicę selekcyjną daje suma różnic selekcyjnych dla wyróżnionych epizodów. P – poziom istotności statystycznej, N – liczba lęgów
Selection acting on Great Tit males, for first brood in 1991. Two episodes of selection has been recognized: fecundity (number of eggs) and young survival (ratio of number of fledglings to number of eggs). The final selection differential equals to sum of selection differentials for the episodes. P – statistical significance level, N – number of broods

| Epizody – Episodes | I | S | i | P | N |
|---|--------|---------|---------|-------|-----|
| Liczba jaj Number of eggs | 0,0150 | -0,0800 | -0,0387 | 0,157 | 19 |
| Liczba podlotów Number of fledglings | 0,8601 | -0,9931 | -0,4800 | 0,033 | 19 |
| Suma Total | – | -1,073 | -0,5186 | – | – |

Gradient doboru (tab. III) wyjaśnia, które cechy były poddane największemu naciskowi doboru. W pierwszej regresji największą składową standaryzowanego gradientu doboru b'_k osiągnęła długość przedramienia i cechy związane z szerokością pasa piersiowego, tzw. krawata. Zarówno analiza wszystkich, jak i wybranych cech daje najbardziej istotne wyniki dla dwóch współczynników regresji:

odnoszących się do długości przedramienia i szerokości pasa piersiowego. Druga regresja dodatkowo wykazuje istotny wpływ ciężaru ciała i analiza całego równania tej regresji („całość” w tab. III) wykazuje jej istotność. Zatem mechanizmu obserwowanego doboru powinniśmy szukać w funkcji cech związanych ze zdolnością do lotu (przedramię) i poziomem metabolizmu (pas piersiowy i ciężar ciała).

8. Zakończenie

Po zmierzeniu intensywności doboru i odziedziczalności badanych cech można pokusić się o dokonanie symulacji ewolucji cechy, np. wielkości ciała u samca sikory bogatki lub wpływu odstrzału jeleni o medalowych porożach na wielkość ciała u tego gatunku. Istnieje wtedy dostęp do parametrów gotowych do użycia w odpowiednich równaniach czy algorytmach. Jeżeli wyniki takiej symulacji byłyby zgodne z tym, co dzieje się w naturze, to możemy z dużą dozą pewności stwierdzić, że obserwowana wielkość ciała jest rezultatem zakładanych procesów. Bez takiego podejścia ciągle operujemy hipotezami, opisami, scenariuszami ewolucyjnymi i nigdy nie wiemy, który z nich jest prawdziwy, nie są bowiem sprawdzalne bez ujęcia ich w liczby, bez obliczenia wypadkowej z przeciwstawnych procesów. Idealem byłoby, gdyby dla badań ekologicznych, dotyczących np. doboru na wielkość ciała, można było posłużyć się przejrzystym modelem zapisanym ilościowymi wskaźnikami doboru. Posługiwanie się parametrami opisującymi działanie doboru uściśla wnioski i pozostawia mniej pola dla nieudokumentowanych twierdzeń.

Podziękowania: Pragnę bardzo serdecznie podziękować M. Cichoniowi, J. Korzeniak, J. Kozłowskiemu, W. Solarzowi, I. Szczygieł, K. Zajęc oraz recenzentom „Wiadomości...” za wnikliwe i krytyczne uwagi dotyczące niniejszego tekstu.

Praca została wykonana w ramach grantu KBN 40168-91-01.

Piśmiennictwo

- Arnold S. J., Wade M. J. 1984a – On the measurement of natural and sexual selection: theory – *Evolution*, 38: 709–719.
- Arnold S. J., Wade M. J. 1984b – On the measurement of natural and sexual selection: applications – *Evolution*, 38: 720–734.
- Bulmer M. G. 1980 – *The mathematical theory of quantitative genetics* – Oxford Univ. Press, Oxford.
- Endler J. A. 1986 – *Natural selection in the wild* – Monogr. in Popul. Biol. 21, Princeton Univ. Press, Princeton.
- Falconer D. S. 1989 – *Introduction to quantitative genetics* – Longman, London.
- Fisher R. A. 1930 – *The genetical theory of natural selection* – Clarendon, Oxford.
- Gould S. J., Lewontin R. C. 1979 – The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program – *Proc. Zool. Soc. London B*, 205: 581–598.
- Grant P. R. 1985 – Selection on bill characters in a population of Darwin's finches: *Geospiza conirostris* on Isla Genovesa, Galapagos – *Evolution*, 39: 523–532.

- Krzanowska H., Łomnicki A., Rafiński J., Szarski H., Szymura J. M. 1995 – Zarys mechanizmów ewolucji – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Lande R. 1979 – Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry – *Evolution*, 33: 402–416.
- Lande R. 1982 – A quantitative genetic theory of life history evolution – *Ecology*, 62: 607–615.
- Lande R., Arnold S. J. 1983 – The measurement of selection on correlated characters – *Evolution*, 37: 1210–1226.
- Lehikoinen E. 1986 – Dependence of winter survival on size in the Great Tit *Parus major* – *Ornis Fenn.* 63: 10–16.
- Manly B. F. J. 1986 – Multivariate statistical methods: a primer – Chapman & Hall, London.
- Price G. R. 1970 – Selection and covariance – *Nature*, 227: 520–521.
- Robertson A. 1966 – A mathematical model of the culling process in dairy cattle – *Anim. Prod.* 8: 93–108.
- Roskaft E., Jarvi T., Bakken M., Bech C., Reinertsen R. E. 1986 – The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) – *Anim. Behav.* 34: 838–842.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. 1981 – Biometry – Freeman & Co., New York.

Summary

Thanks to the recent theoretical progress in methods of selection analysis in the wild it is possible not only to show differences in fitness between individuals, but also it is possible to predict what quantitative changes might occur in the population, estimate the result of several different selective pressures and link observed selection with the general theory of heredity.

Analysis of selection is based on the difference between processes which differentiates fitness in relation to a trait value (Fig. 1) and processes related with heredity of a trait (Fig. 2). Analysis of selection intensity considers only the former case.

Selection differential (S) describes shift of the mean in trait distribution which results from the selection (Fig. 1). Its standardized by standard deviation form is called selection intensity (i). These parameters measure both direct influence of selection on studied trait as well as indirect influence of other traits through genetic correlations. Selection gradient (β) measures direct influence of selection on each of the studied traits, without influence of genetic correlations between them. Fitness variation, which is a basis for selection occurrence, is described by selection opportunity (I). Observed selection might be measured in episodes, analysing e.g. mating, fecundity or survival.

Methodology of selection intensity analysis is presented here with use of example of selection on body size of males of Great Tit *Parus major*, acting through brood mortality (Table I, Fig. 3). Raw data and details of calculations are presented in Table II. Calculated selection gradients (β) comprise Table III, selection differential (S ; also in standardized form – i) for particular episodes are shown in Table IV and in Fig. 3.

In presented data selection of body size in males caused by young mortality was about 12 times stronger than selection linked with fecundity (Table IV). The strongest selection acted on forearm length and breast stripe width (Table III).

Based on calculated selection differentials and gradients, after sufficient recognition of selective forces in focus, models and simulations of selection processes might be done. When the heredity of the trait is known, the trait evolution might be modelled.