

Janusz Uchmański

Zakład Paleobiologii PAN

Al. Żwirki i Wigury 93

02-089 Warszawa

## Ekologiczne definicje dostosowania

Ecological definitions  
of fitness

## 1. Wstęp

Przyjmijmy, że definicją dostosowania będzie przepis, według którego dostosowanie można obliczyć. W takim znaczeniu genetyka populacji definicji dostosowania nie podaje. Używa się tam tzw. współczynnika doboru  $s$ , który informuje nas o tym, jaka część osobników danego genotypu ulega eliminacji w czasie trwania jednego pokolenia. Przyjmuje się, że współczynnik doboru związany jest z dostosowaniem  $W$  następującą zależnością

$$W = 1 - s. \quad (1.1)$$

Przy czym  $W$  jest tzw. względnym dostosowaniem, czyli ilorazem dostosowania danego genotypu przez dostosowanie pewnego wybranego genotypu (np. genotypu o największym dostosowaniu).

Analizując w genetyce populacyjnej najrozmaitsze modele doboru nadaje się współczynnikom doboru (a przez to dostosowaniu) potrzebne wartości. Genetyka populacji jest nauką uprawianą najczęściej przez hodowców. Fakt ten usprawiedliwia arbitralne przypisywanie dostosowania genotypom, gdyż w sztucznej hodowli można stworzyć każdemu genotypowi warunki, w których będzie on miał dowolną wartość dostosowania.

Pod pojęciem ekologicznej definicji dostosowania rozumiem taką definicję, która podaje związek pomiędzy dostosowaniem i ważnymi z punktu widzenia ekologii, mierzalnymi cechami osobnika, takimi jak produkcja potomstwa, przeżywalność, ciężar itd. Czasami jednak definiuje się dostosowanie nie podając wprost jego związku z produkcją potomstwa lub przeżywalnością, lecz używając wielkości luźniej z nimi związanych, ale takich które charakteryzują „postawę” osobnika w zetknięciu ze środowiskiem (np. liczba kopulacji, liczba samic w haremie itd.).

Ograniczmy nasze zainteresowanie do teorii biologicznych operujących pewnym aparatem matematycznym. Sądzę, że ekologiczne definicje dostosowania, jakie spotyka się w matematycznych modelach, konstruowane są na dwa sposoby. Albo używa się do tego celu tzw. równania całkowego Lotki i ta definicja jest w miarę ogólną definicją dostosowania, albo też definiuje się je na potrzeby konkretnego modelu. Drugi sposób postępowania pozwala na dużą dozę dowolności. Artykuł ten poświęcony jest omówieniu obu sposobów definiowania dostosowania w ekologii.

## 2. Definicja pierwsza — równanie Lotki

Rozważmy populację, która jest klonem, składa się więc z genetycznie identycznych osobników. Rozmnażają się one partenogenetycznie. Niech  $t$  oznacza czas, zaś  $\tau$  wiek osobnika. Przyjmijmy także, że  $N_{t,\tau}$  jest liczbą osobników o wieku  $\tau$  w chwili  $t$ . Zastanówmy się, czemu równa się liczba  $N_{t,0}$  osobników o wieku  $\tau = 0$  w chwili  $t$ . Na liczbę tę składa się potomstwo osobników w różnym wieku. Liczba potomstwa osobników w wieku  $x$  zależy od trzech wielkości: liczby  $N_{t-x,0}$  osobników o wieku  $\tau = 0$   $x$  jednostek czasu wstecz, prawdopodobieństwa, że przeżyją one do chwili  $t$  (oznaczymy je przez  $l_x$ ) i liczby potomstwa  $m_x$  wyprodukowanego przez osobnika w wieku  $x$ . Wtedy liczbę osobników w chwili  $t$  w wieku 0, które są potomstwem osobników o wieku  $x$  w chwili  $t-x$  można przedstawić za pomocą następującego równania

$$N_{t,0} = N_{t-x,0} l_x m_x. \quad (2.1)$$

Załóżmy, że populacja składa się z osobników w różnym wieku. Niech zawiera się on w granicach od 0 do  $\infty$ . Aby obliczyć całkowitą liczbę osobników w wieku 0 w chwili  $t$  trzeba dodać udziały osobników w każdym wieku. Można tego dokonać za pomocą całkowania, jeśli przyjmijemy, że wiek zmienia się w sposób ciągły.

$$N_{t,0} = \int_0^{\infty} N_{t-x,0} l_x m_x dx. \quad (2.2)$$

Zróbmy teraz kolejne założenie. Przyjmijmy, że liczba osobników w wieku 0 zmienia się w czasie w sposób wykładniczy

$$N_{t,0} = Ke^{rt}. \quad (2.3)$$

Mamy więc wtedy

$$N_{t-x,0} = Ke^{r(t-x)}. \quad (2.4)$$

Podstawiając (2.3) i (2.4) do (2.2) otrzymujemy

$$Ke^{rt} = \int_0^{\infty} Ke^{r(t-x)} l_x m_x dx. \quad (2.5)$$

Dzieląc obie strony równania (2.5) przez  $Ke^{rt}$  otrzymujemy równanie zwane równaniem Lotki (Lotka 1925) lub czasem Fishera (Fisher 1930).

$$1 = \int_0^{\infty} e^{-rx} l_x m_x dx. \quad (2.6)$$

W istocie  $m_x = 0$  dla  $x \geq \alpha$ , gdzie  $\alpha$  jest wiekiem osiągnięcia zdolności reprodukcyjnej, oraz dla  $x > \omega$ , gdzie  $\omega$  jest wiekiem ostatniej reprodukcji, toteż można napisać

$$1 = \int_x^{\omega} e^{-rx} l_x m_x dx. \quad (2.7)$$

Miarą dostosowania rozpatrywanego tutaj klonu jest  $r$  ( $r$  zwane jest czasem parametrem maltuzjańskim). Zauważmy, że dostosowanie jest zdefiniowane w sposób uwikłany, występuje ono pod znakiem całki po prawej stronie równania całkowego (2.7).

Równania (2.7) można używać na dwa sposoby. Po pierwsze mając dany rozkład z wiekiem produkcji potomstwa i przeżywalność można policzyć, jaka powinna być wartość  $r$ , aby całka po prawej stronie równania (2.7) równała się 1. Zwykle nie można uzyskać rozwiązania analitycznego, ale metodami numerycznymi wartość  $r$  udaje się obliczyć.

Drugi sposób jest jak gdyby odwróceniem poprzedniego, chociaż jest to już w istocie zagadnienie optymalizacyjne. Poszukuje się takich funkcji  $l_x$  i  $m_x$  jako funkcji wieku i innych zmiennych, które wstawione do równania (2.7) maksymalizują wartość  $r$ . Innymi słowy poszukiwane funkcje  $l_x$  i  $m_x$  mają następujące właściwości: wstawione do równania (2.7) powodują to, że trzeba użyć maksymalnej wartości  $r$ , aby całka z prawej strony tego równania była równa 1. W sposób pośredni wprowadzamy więc tu dobór naturalny. Przyjmujemy, że układ ewoluuje na tyle długo, iż na „placu boju” pozostaje tylko ten klon, który charakteryzuje się największą wartością  $r$ , czyli największym dostosowaniem.

Jeśli sformułujemy zagadnienie w sposób następujący: jakie powinny być funkcje  $l_x$  i  $m_x$ , aby uzyskać maksymalne  $r$ , to okazuje się, że nie ma ono interesujących z biologicznego punktu widzenia rozwiązań. Śmiertelność powinna być minimalna, czyli przeżywalność maksymalna oraz maksymalna, fizjologicznie możliwa, produkcja potomstwa. Gdybyśmy przekroczyli to fizjologiczne ograniczenie (w modelu matematycznym jest to zawsze możliwe), to okazałoby się, że uzyskamy jeszcze większe wartości  $r$ . Aby uzyskać istotne rezultaty (to znaczy, aby  $r$  osiągało wartość maksymalną dla produkcji potomstwa mniejszej od największej, fizjologicznie możliwej i przeżywalności mniejszej od jedności), trzeba założyć dodatkowo pewną zależność między przeżywalnością i produkcją potomstwa. Najogólniej mówiąc zależność ta powinna być odwrotna, dlatego zagadnienie tak sformułowane nazywa się zagadnieniem kosztów reprodukcji (ogólne omówienie problemu — patrz Partridge i Harvey 1988, szczegółowe modele można znaleźć m.in. u Schaffera 1974, 1983, Taylora i in. 1974 oraz Lawa 1979).

Równanie (2.7) jest podstawą wszystkich teoretycznych rozważań dotyczących ewolucji strategii życiowych (Stearns 1976, 1977, 1980). Pozwala ono sformułować nie tylko zagadnienie kosztów reprodukcji. Zakładając pewną zależność między przeżywalnością lub produkcją potomstwa a innymi cechami osobnika można zadać pytanie o optymalne z punktu widzenia doboru naturalnego wartości tych cech, czyli takie, które maksymalizują  $r$ . I znów

tak postawiony problem ma rozwiązania tylko wtedy, gdy dodatkowo założymy istnienie pewnych zależności (zwykle odwrotnych) pomiędzy rozpatrywanymi cechami. Zależności te w literaturze angielskojęzycznej zwane są tradeoffs i „...reprezentują koszty płacone w walucie dostosowania, kiedy korzystna zmiana jednej cechy jest związana ze szkodliwą zmianą innej cechy” (Stearns w druku).

Stearns i Koella (1986) badali związek między wiekiem i ciężarem osobników w momencie osiągnięcia zdolności do reprodukcji. Rozpatrywane przez nich osobniki rosły zgodnie z równaniem Bertalanffy'ego, więc ich ciężar  $w$  zmieniał się z wiekiem  $x$  według równania:

$$w(x) = A(1 - B e^{-kx}) \quad (2.8)$$

gdzie  $A$ ,  $B$  i  $k$  są stałymi, przy czym parametr  $k$  traktowany był jako miara szybkości przyrostu ciężaru. Jeśli  $\alpha$  jest wiekiem osiągnięcia zdolności do reprodukcji, to równanie (2.7) można przepisać w postaci

$$1 = \int_{\alpha}^{\infty} e^{-rx} l_x m_x dx. \quad (2.9)$$

Przyjmijmy, że liczba potomstwa produkowanego przez osobnika w jednostce czasu jest funkcją ciężaru osobnika, a ten ostatni jest, jak widać z równania (2.8), zależny od wieku i parametrów charakteryzujących szybkość przyrostu ciężaru osobnika. Można więc napisać

$$m_x = \begin{cases} b(w(x)) & \text{dla } x \geq \alpha \\ 0 & \text{dla } x < \alpha \end{cases} \quad (2.10)$$

Założmy także, że śmiertelność  $d_x$  opisać można funkcją

$$d_x = \begin{cases} a(k) & \text{dla } x \geq \alpha \\ j(\alpha, k) & \text{dla } x < \alpha \end{cases} \quad (2.11)$$

gdzie  $a(k)$  jest śmiertelnością osobników dorosłych zależną od szybkości  $k$  przyrostu ciężaru osobnika, natomiast  $j(\alpha, k)$  jest śmiertelnością juvenilną, która zależy także od szybkości przyrostu ciężaru oraz dodatkowo od wieku osiągnięcia zdolności do reprodukcji.

Dla rozwiązania problemu Stearns i Koella musieli zrobić bardzo szczególne założenia o funkcjach użytych w modelu. I tak przyjęto, że produkcja potomstwa jest liniową funkcją ciężaru osobnika

$$b(w) = Fw + H. \quad (2.12)$$

Śmiertelność dorosłych jest odwrotnie proporcjonalna do szybkości przyrostu ciężaru osobników

$$a(k) = \frac{a_0}{k}. \quad (2.13)$$

Natomiast śmiertelność juwenilna jest odwrotnie proporcjonalna do szybkości przyrostu ciężaru ciała i wieku osiągnięcia zdolności do reprodukcji

$$j(\alpha, k) = \frac{\lambda}{k\alpha} + a_0, \quad (2.14)$$

gdzie  $F$ ,  $H$ ,  $a_0$  i  $\lambda$  są stałymi parametrami.

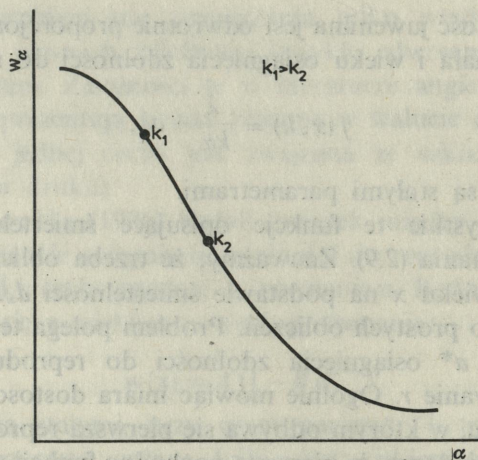
Podstawmy wszystkie te funkcje opisujące śmiertelność i produkcję potomstwa do równania (2.9). Zauważmy, że trzeba obliczyć przeżywalność  $l_x$  od wieku 0 do wieku  $x$  na podstawie śmiertelności  $d_x$ . Można to zrobić kosztem stosunkowo prostych obliczeń. Problem polega teraz na poszukiwaniu takiego wieku  $a^*$  osiągnięcia zdolności do reprodukcji, który maksymalizuje dostosowanie  $r$ . Ogólnie mówiąc miara dostosowania  $r$  jest teraz pewną funkcją wieku, w którym odbywa się pierwsza reprodukcja. Z elementarnej matematyki wiadomo, że pierwsza pochodna funkcji względem zmiennej niezależnej obliczona w punkcie odpowiadającym maksimum funkcji równa się zero, co można zapisać w postaci

$$\left. \frac{\delta r}{\delta \alpha} \right|_{\alpha = \alpha^*} = 0, \quad (2.15)$$

natomiast druga pochodna funkcji obliczona w tym samym punkcie jest mniejsza od zera

$$\left. \frac{\delta^2 r}{\delta \alpha^2} \right|_{\alpha = \alpha^*} < 0. \quad (2.16)$$

Cała matematyczna zawilóść tego i innych, podobnych zagadnień sprowadza się do zróżniczkowania obu stron równania (2.9) względem parametru którego optymalnej z punktu widzenia teorii doboru naturalnego wartości poszukujemy. Różniczkując równanie (2.9) względem  $\alpha$  uzyskujemy z lewej strony 0, z prawej zaś musimy zróżniczkować całkę względem dolnej granicy całkowania oraz funkcję podcałkową względem  $\alpha$ . Informację o tym, jak takiego różniczkowania całki dokonać, można znaleźć w prawie wszystkich informatorach matematycznych i podręcznikach podstaw analizy matematycznej. Po wykonaniu tego różniczkowania, zgodnie z równaniami (2.15) i (2.16), na miejsca pierwszych pochodnych  $r$  względem  $\alpha$  trzeba podstawić zera i wykorzystać to, że druga pochodna jest mniejsza od zera. Zwykle prowadzi to do pewnego związku między analizowanymi wielkościami, który jest poszukiwanym wynikiem modelu. Nie będę tych rachunków tu przedstawiał. W skrócie można powiedzieć tylko, że różniczkując równanie (2.9) wraz z podstawionymi do niego wyrażeniami dla przeżywalności i produkcji potomstwa oraz korzystając z równań (2.15) i (2.16) można pokazać, iż pomiędzy ciężarem i wiekiem osiągnięcia zdolności do reprodukcji zachodzi zależność taka, jaką przedstawiono na rys. 1. Każdy punkt na wykresie odpowiada wiekowi i ciężarowi w momencie pierwszej reprodukcji dla



Rys. 1. Wiek  $\alpha$  i ciężar  $w_x$  w momencie pierwszej reprodukcji uzyskane z modelu wykorzystującego definicję dostosowania wynikającą z równania całkowego Lotki. Punkty na krzywej odpowiadają optymalnemu z punktu widzenia doboru naturalnego wiekowi i ciężarowi w momencie pierwszej reprodukcji przy różnej szybkości  $k$  przyrostu ciężaru (patrz równanie (2.8)). W lewej górnej części wykresu szybkość jest największa, w prawej dolnej — najmniejsza. Na rysunku zaznaczono punkty odpowiadające wiekowi i ciężarowi w momencie pierwszej reprodukcji dla dwóch wartości parametru charakteryzującego szybkość przyrostu  $k_1$  i  $k_2$  (według Stearnsa i Koella 1986)

Age  $\alpha$  and weight  $w_x$  at maturity obtained from the model using fitness defined by the Lotka's equation. Points of the curve correspond with optimal, from the point of view of natural selection, age and weight at maturity for different rates  $k$  of individual growth (see equation (2.8)). The growth rate is greatest in upper left part of the graph and smallest in the lower right. Two points for age and weight at maturity for growth rate  $k_1$  and  $k_2$  are indicated (according to Stearns and Koella 1986)

wybranej szybkości  $k$  przyrostu ciężaru ciała. Wartość  $k$  maleje wzdłuż wykresu od lewej górnej do prawej dolnej części. Jeśli przyjmiemy, że różne wartości  $k$  odpowiadają różnym warunkom środowiskowym, w których następuje wzrost, to krzywa na rys. 1 reprezentuje zbiór wszystkich punktów odpowiadających optymalnemu z punktu widzenia doboru naturalnego wiekowi i ciężarowi w momencie pierwszej reprodukcji dla różnych warunków środowiska.

Wróćmy teraz do podstawowych założeń, z których wyprowadzone zostało równanie (2.7). Przyjeliśmy wtedy, że liczba osobników w klasie wieku 0 przyrasta w czasie wykładniczo. Niech  $N_{t,x}$  oznacza liczbę osobników w wieku  $x$  w chwili  $t$ . Związana jest ona z liczbą  $N_{t-x,0}$  osobników w wieku 0 w chwili  $t-x$  następującą zależnością

$$N_{t,x} = N_{t-x,0} l_x, \quad (2.17)$$

gdzie  $l_x$  jest prawdopodobieństwem przeżycia od wieku 0 do wieku  $x$ . Widać stąd, że jeśli liczba osobników w wieku 0 zmienia się wykładniczo

z czasem, to także liczba osobników w innych klasach wieku zmienia się wykładniczo z tą samą szybkością przyrostu per capita.

Oznacza to, że definicja dostosowania, którą przedstawiono w tym rozdziale, dotyczy tylko populacji o stabilnej strukturze wieku (liczebności w klasach wieku zmieniają się w jednostce czasu taką samą liczbę razy) oraz takich, dla których liczebności w klasach wieku i całkowita liczebność populacji zmienia się w czasie wykładniczo z tą samą szybkością przyrostu per capita.

Drugim założeniem było założenie o tym, że rozpatrywana populacja stanowi klon, czyli składa się z osobników identycznych genetycznie i rozmnażających się partenogenetycznie. Założenie to nie było bezpośrednio używane w formułowaniu i przekształceniach wzorów, jest ono natomiast bardzo istotne na etapie interpretacji. Wszystkie powyższe obliczenia można w zasadzie przeprowadzić dla populacji niejednorodnej pod względem genetycznym. Wielkości bowiem używane w tych obliczeniach ( $l_x, m_x, \dots$ ) są możliwe do obliczenia nawet wtedy, gdy klasy wieku składają się z osobników o różnych genotypach. Takie obliczenia przeprowadza się w demografii np. populacji ludzkich. Jednakże  $r$  obliczone dla populacji niejednorodnej pod względem genetycznym ma interpretację wyłącznie demograficzną. Jest szybkością per capita przyrostu liczebności populacji. Natomiast jeśli te same obliczenia przeprowadzimy dla klonu, to  $r$  oprócz interpretacji demograficznej posiada także interpretację w kategorii teorii doboru naturalnego — jest miarą dostosowania. Różnica ta wynika z prostej przyczyny. Nie ma sensu obliczać dostosowania dla populacji składającej się z genetycznie różniących się osobników. Można tego dokonać tylko dla pojedynczego genotypu. W tym przypadku zrobiliśmy to dla populacji genetycznie identycznych osobników — dla klonu. Możliwość interpretowania  $r$  jako dostosowania oznacza, że możemy stosować do niego różne procedury optymalizacyjne — poszukiwać maksymalnych wartości  $r$  przy założeniu pewnych związków między parametrami i zmiennymi modelu. Takich zabiegów optymalizacyjnych nie można robić w stosunku do  $r$ , które jest interpretowane wyłącznie w kategoriach demograficznych, dopóki oczywiście nie rozpatrujemy populacji manipulowanej przez człowieka.

Przyjrzyjmy się na koniec, jak wyglądać będzie równanie Lotki w najprostszym przypadku, gdy populacja składa się tylko z jednej klasy wieku (pokolenia są rozdzielone). Niech jej liczebność w chwili  $t-1$  równa się  $N_{t-1}$ . Wtedy liczebność  $N_t$  w chwili następnej  $t$  opisana będzie równaniem

$$N_t = N_{t-1} l m, \quad (2.18)$$

gdzie  $l$  i  $m$  są odpowiednio przeżywalnością i produkcją potomstwa w jednostce czasu  $t-1$ . Jeśli liczba osobników zmienia się wykładniczo z czasem ( $N_t = Ke^{rt}$ ), to wtedy mamy

$$Ke^{rt} = Ke^{(t-1)r} l m, \quad (2.19)$$

co daje

$$1 = e^{-r} l m, \quad (2.20)$$

lub przekształcając

$$r = \ln(l m). \quad (2.21)$$

Równanie (2.20) lub (2.21) jest odpowiednikiem równania Lotki w przypadku jednej klasy wieku.

### 3. Drugi typ definicji — królestwo dowolności

Ten typ definicji zawiera w sobie wszystkie te sformułowania dostosowania, które wynikają z potrzeb konkretnego modelu lub teorii. Jedyne warunki, który musi spełniać ten rodzaj definicji, to zgodność ze zdrowym rozsądkiem. Powinniśmy być w stanie uzasadnić, najczęściej ustnie, że tak zdefiniowane dostosowanie ma coś wspólnego ze „zdolnością do przeżycia i wydania potomstwa”. Cała reszta pozostawiona jest inwencji autora. Rozpatrzmy dwa przykłady.

W teorii optymalnych strategii żerowania przyjmuje się, że miarą  $Q_1$  dostosowania jest ilość energii  $E$ , którą osobnik asymiluje w określonym czasie  $T$  (Stephens i Krebs 1986).

$$Q_1 = \frac{E}{T}. \quad (3.1)$$

Jeśli osobniki charakteryzują się stałym zapotrzebowaniem energetycznym i niepotrzebne są im dodatkowe porcje energii, natomiast potrzeba im czasu na wykonywanie innych czynności życiowych, to rozsądną miarą dostosowania staje się czas potrzebny na zdobycie tej stałej porcji energii. Z drugiej strony, jeśli osobnik może przeznaczyć na zdobycie pokarmu tylko pewną określoną, stałą ilość czasu, to miarą dostosowania staje się ilość energii zdobytej w tym okresie. Zwykle jednak, z uwagi na liczne dodatkowe ograniczenia, którym podlega osobnik, miara dostosowania zajmuje miejsce pośrednie między dwiema powyższymi skrajnościami. Ważnym zagadnieniem jest wybór odpowiedniej skali czasu, w ramach której asymilacja powinna być maksymalizowana. Ponieważ dostosowanie osobnika mierzy się w skali całego jego życia, to taka też skala czasu powinna być brana pod uwagę przy poszukiwaniu optymalnej strategii żerowania. Jeśli strategia żerowania stosowana w pewnej chwili czasu nie ma wpływu na wybór strategii w następnych chwilach, to można stosować wtedy mniejsze skale czasu.

Ziółko i Kozłowski (1983) rozważali zagadnienie podziału produkcji osobnika na przyrost ciała i produkcję potomstwa (podobnie problem ten rozpatrywał Insarov 1975). Przyjmowali, że śmiertelność jest stała i równa  $q$ , natomiast szybkość asymilacji  $A$  i respiracji  $R$  są potęgowymi funkcjami ciężaru



$$A = a_1 w^{b_1}, \quad (3.2)$$

oraz

$$R = a_2 w^{b_2}. \quad (3.3)$$

Wtedy różnica  $A$  i  $R$  jest chwilową produkcją, która może być podzielona na przyrost ciężaru i produkcję potomstwa. Niech produkcja potomstwa stanowi część  $\gamma$  produkcji. Zagadnienie polega na poszukiwaniu takiej funkcji  $\gamma$ , która maksymalizuje dostosowanie zdefiniowane następującym równaniem

$$Q_2 = \int_0^T \gamma(t) (a_1 w^b - a_2 w^b) e^{-at} dt, \quad (3.4)$$

gdzie  $T$  jest długością życia osobnika. Wartość  $Q_2$  jest równa sumie energii kierowanej na produkcję potomstwa w kolejnych jednostkach czasu. Każdy składnik sumy pomnożony jest przez pewną wagę, szybko malejącą ze wzrostem śmiertelności i wieku osobnika, co jest odbiciem faktu, iż w przypadku ciągłego zagrożenia śmiercią odkładanie reprodukcji jest bardzo ryzykowne.

#### 4. Zakończenie

Który ze sposobów definiowania dostosowania sięga głębiej w istotę zagadnienia? Myślę, że pierwszy, ten który posługuje się równaniem całkowym Lotki. Mimo że ograniczony bardzo ostrymi założeniami, jest on uniwersalnym i ogólnym sformułowaniem dostosowania, wtedy gdy te założenia są spełnione. Staje się dokładnie tym, co intuicyjnie wyobrażamy sobie pod pojęciem dostosowania — miarą rozprzestrzeniania się osobników danego genotypu, uwzględniającą śmiertelność i produkcję potomstwa. Z drugiej strony założenia, którymi obwarowana jest ta definicja dostosowania spełniane są niezmiernie rzadko. W praktyce definicji tej używa się także wtedy, gdy nie spełnione są założenia wymienione w rozdziale 2. Stearns i Koella (1986) swój model normy reakcji dla wieku i ciężaru przy pierwszej reprodukcji sprawdzali korzystając z danych dotyczących populacji ludzkich. Ludzie obeznani z przedmiotem twierdzą, że wartości dostosowania obliczone z równania całkowego Lotki, przy pogwałceniu założeń, którymi je obwarowano, niewiele różnią się od rzeczywistych wartości dostosowania.

Warto także zauważyć, że definicja dostosowania wykorzystująca równanie całkowite Lotki należy do tej klasy definicji, które operują miarami obfitości występowania osobników o danym genotypie. Można jednak spojrzeć na miarę dostosowania w zupełnie inny sposób. Zamiast zwracać uwagę na liczbę osobników — nosicieli danego genotypu, można skoncentrować się na miarach trwałości występowania tegoż genotypu (Stearns 1982, 1986). Prawdopodobieństwo wydania potomstwa, które nie dożyje do wieku, kiedy

będzie mogło mieć własne potomstwo lub prawdopodobieństwo, że klon wymrze są doskonałymi składnikami takich miar dostosowania.

Definicje, których przykłady przedstawiono w rozdziale 3, stwarzają niepokojącą swobodę. Można argumentować, że daje ona znacznie większe pole manewru, pozwala bardziej dostosować definicję do potrzeb konkretnego problemu. Istnieje jednak bardzo istotny problem zgodności różnych definicji dostosowania. Jeśli przyjmemy, że definicja wykorzystująca równanie Lotki jest bardziej ogólna (a tak chyba jest w istocie), to pozostaje otwarte zagadnienie, czy maksymalizując dostosowanie zdefiniowane według pewnej definicji z rodzaju dowolnych maksymalizujemy (jeśli to jest możliwe) także  $r$ , które jest dostosowaniem wynikającym z równania Lotki. Bardzo trudno odpowiedzieć na to pytanie.

Tomaszowi Wyszomirskiemu dziękuję na dyskusję nad wcześniejszą wersją pracy. Praca napisana w ramach CPBP 04.03.

## Piśmiennictwo

- Fisher R. A. 1930 — The genetical theory of natural selection — Clarendon Press, Oxford.
- Inсарov G. J. 1975 — Ceredovanie rosta i rozmnoženija v ontogeneze (W: Energetičeskie aspekty rosta i rozmnoženija vodnych bespozvonočnych) — AN BSSR, Minsk, 23—31.
- Law R. 1979 — The cost of reproduction in annual meadow grass — *Am. Nat.* 113: 3—16.
- Lotka A. J. 1925 — Elements of physical biology — Williams and Wilkins, Baltimore.
- Partridge E., Harvey P. M. 1988 — The ecological context of life history evolution — *Science*, 241: 1449—1455.
- Schaffer W. M. 1974 — Selection for optimal life histories: the effect of age structure — *Ecology*, 55: 291—303.
- Schaffer W. M. 1983 — The application of optimal control theory to the general life history problem — *Am. Nat.* 121: 418—431.
- Stearns S. C. 1976 — Life history tactics. A review of the ideas — *Q. Rev. Biol.* 51: 3—47.
- Stearns S. C. 1977 — The evolution of the life history traits: a critique of the theory and review of the data — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 145—171.
- Stearns S. C. 1980 — A new view of life-history evolution — *Oikos*, 35: 266—281.
- Stearns S. C. 1982 — On fitness (W: Environmental adaptation and evolution. Red. D. Mosakowski; G. Roth) — Gustav Fisher, Stuttgart, New York, 3—17.
- Stearns S. C. 1986 — Natural selection and fitness, adaptation and constraint (W: Patterns and processes in the history of life. Red. D. M. Raup, D. Jablonski) — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 23—44.
- Stearns S. C. (w druku) — Tradeoffs in life history evolution — *Funct. Ecol.*
- Stearns S. C., Koella J. C. 1986 — The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: prediction of reaction norms for age and size of maturity — *Evolution*, 40: 893—913.
- Stephens D. W., Krebs J. R. 1986 — Foraging theory — Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Taylor H. M., Gourley R. S., Lawrence Ch. E., Kaplan R. S. 1974 — Natural selection of life history attributes: an analytical approach — *Theor. Popul. Biol.* 5: 104—122.
- Ziółko M., Kozłowski J. 1983 — Evolution of body size: an optimization model — *Math. Biosci.* 64: 127—143.

## Summary

Two ways of fitness definition in ecological models are presented. The first one is applying so called Lotka's equation. This definition can be applied to the clone with stable age structure and exponential growth of number of individuals in age classes. The second definition allows for great liberty in fitness defining. In this approach different fitness definitions are connected with different models. The problem of correspondence between various fitness definitions still exists.

(wplynęło: 17 IV 1989 r.)