

Tadeusz Zajac

Instytut Ochrony Przyrody PAN
ul. Lubicz 46
31-512 Kraków
e-mail: notzajac@cyf-kr.edu.pl

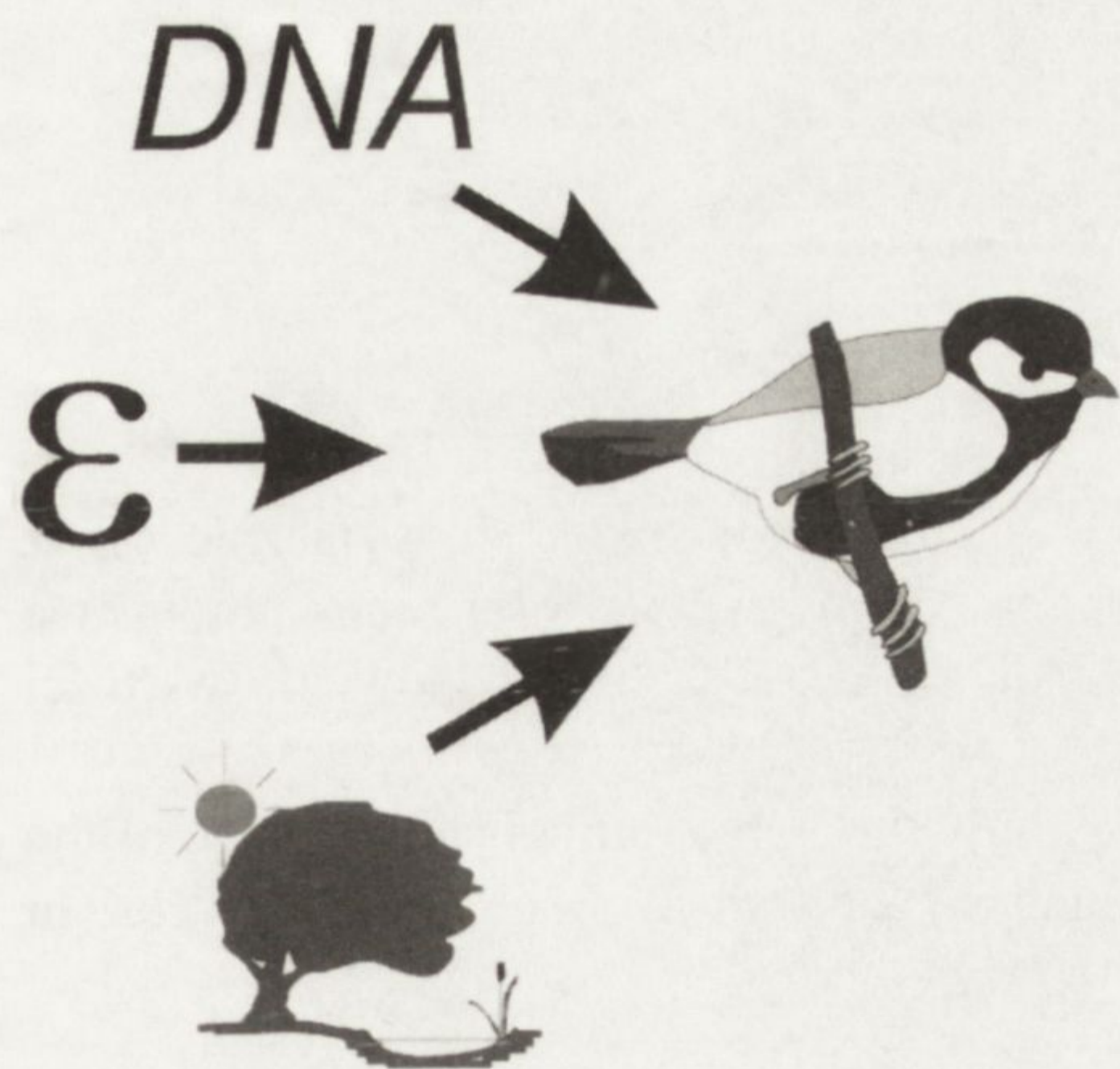
Dobór fenotypowy Phenotypic selection

1. Wstęp

Proces ewolucji drogą doboru naturalnego w dużym uproszczeniu można przedstawić jako powielanie materiału genetycznego, odbywające się pod kontrolą środowiska. Mechanizm tego procesu uruchamiają trzy podstawowe warunki:

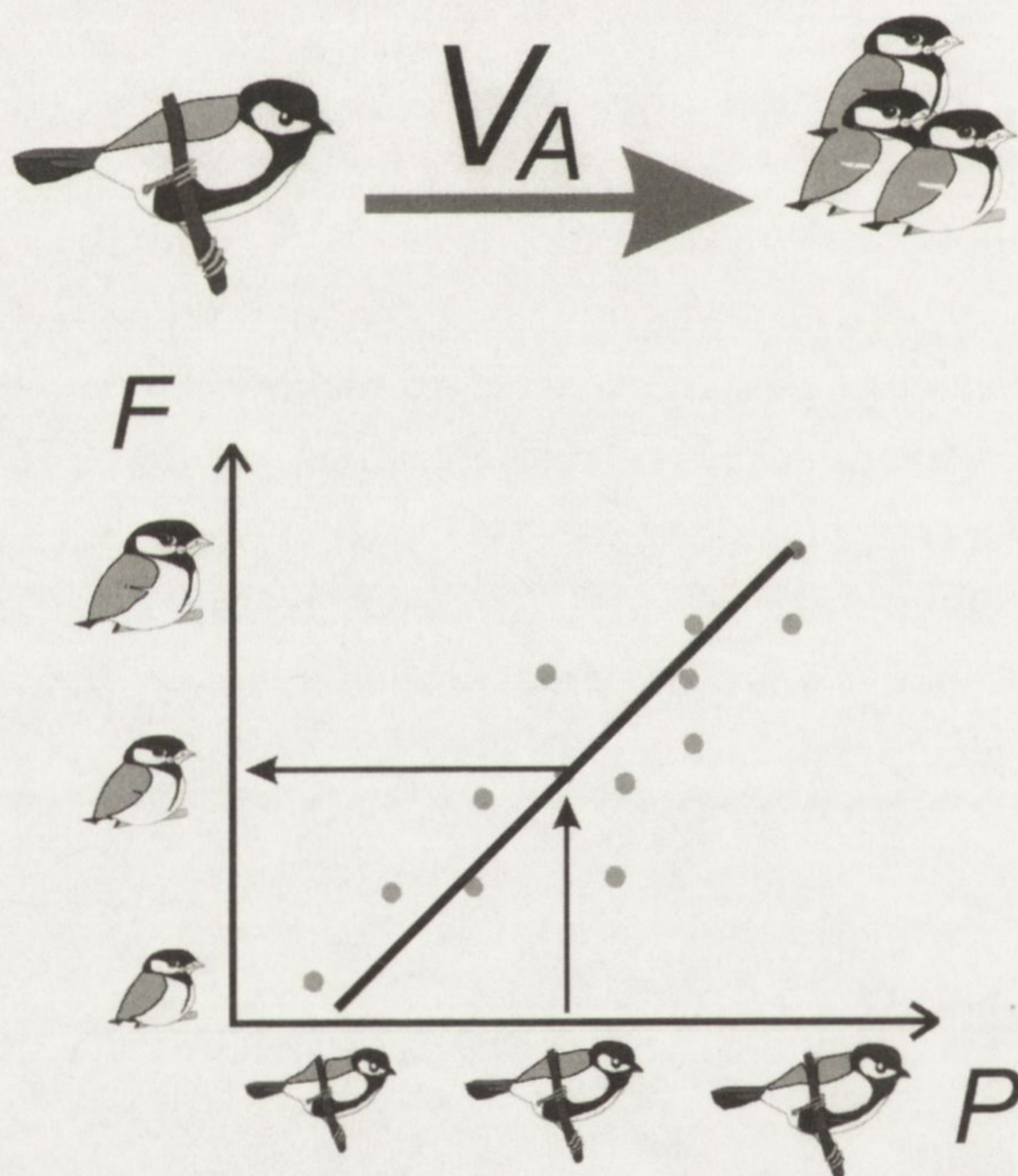
- istnienie zmienności osobniczej,
- dziedziczność, czyli genetyczny związek między wartością cechy u rodziców i jej wartością u potomstwa,
- związek między cechami organizmu osobnika a jego zdolnością do przeżywania i reprodukcji.

Istnienie zmienności osobniczej jest podstawowym warunkiem działania doboru. Na ogół jest ona skutkiem występowania mutacji i rekombinacji genów, które prowadzą do powstania u poszczególnych osobników różnych wartości cech. Na ostateczną wartość danej cechy, poddaną działaniu doboru (rys. 1), czyli na tzw. wartość fenotypową (przejawiającą się w cechach zewnętrznych osobnika), wpływ ma nie tylko genotyp, ale również środowisko (np. poprzez środowiskowe zróżnicowanie warunków wzrostu) oraz pewien błąd powstający np. na skutek interakcji między genotypem i środowiskiem.



Rys. 1. Na wartość fenotypową cechy „wielkość ciała sikory bogatki” wpływ ma głównie jej wartość genetyczna (kodowana w DNA) oraz warunki środowiska i interakcja między genotypem a środowiskiem (ϵ) (oryg.)
Phenotypic value of the trait “body size of Great Tit” is determined by its genetic value (coded in DNA), environmental conditions and genotype/environment interaction (ϵ) (orig.)

Wartość fenotypowa cechy nie jest przekazywana potomstwu. Większość istniejącej w populacji zmienności wartości fenotypowej może wynikać np. z przyczyn środowiskowych lub na skutek interakcji między poszczególnymi genami lub między genami a środowiskiem. Relacje te na ogół zanikają w czasie reprodukcji – rekombinacja genów najczęściej zrywa interakcje między genami. Przekazywana następnemu pokoleniu informacja genetyczna zawarta jest tylko w prostych układach genowych, pozbawionych wszelkich interakcji. O takiej wartości cechy mówi się, że jest wartością addytywną (V_A) – prostą sumą wpływu wszystkich genów istniejących w genomie, bez ich wzajemnych interakcji oraz bez interakcji ze środowiskiem. Ona to odpowiada za stopień wzajemnego podobieństwa rodziców i potomstwa, czyli za tzw. odziedziczalność (ang. *heritability*; rys. 2). Gdy wartość cechy jest determinowana w dużej mierze interakcjami lub wpływem środowiska, organizm potomny tej wartości nie odziedziczy. Wtedy wartość jego cechy może różnić się w znacznym stopniu od wartości tej samej cechy u jego najbliższych krewnych.



Rys. 2. Wartość cechy jest przekazywana z rodziców (P) na potomstwo (F) wyłącznie przez addytywną wartość cechy (V_A). Można ją mierzyć np. za pomocą regresji wartości cechy potomstwa względem jej wartości u rodziców. Współczynnik nachylenia prostej regresji odpowiada wartości odziedziczalności (oryg.)

Value of trait is inherited from parents (P) to progeny (F) only through additive genetic value of the trait (V_A). It can be measured e.g. using regression of value of the trait in progeny on the value in parents. Regression coefficient is a measure of heritability (orig.)

Kierunkowe zmiany w wartości cechy w ciągu pokoleń zależą od wpływu jej wartości fenotypowej na zróżnicowanie przeżywalności i liczby pozostawionego potomstwa, czyli na tzw. dostosowanie. W danych warunkach środowiska istnieją cechy neutralne, które nie mają wpływu na dostosowanie oraz istnieją cechy, od wartości których bardzo wiele zależy. Wartości cech sprzyjające pozostawieniu potomstwa przeżywającego do rozrodu nie będą eliminowane poprzez czynniki środowiska, podczas gdy wartości cech działające w sposób odwrotny, automatycznie spowodują obniżenie swojej częstości w populacji. Proces popierania i eliminowania określonych wartości cech poprzez działanie czynników środowiska można obserwować i ująć ilościowo bez uwzględniania innych procesów składających się na mechanizm działania doboru naturalnego. Taką miarą może być np. różnica w średniej wartości cechy między osobnikami pozostawiającymi i nie pozostawiającymi potomstwa ze względu na wartość rozważanej cechy.

Zakres zmiany wartości cechy z pokolenia na pokolenie w populacji określa parametr zwany reakcją na dobór (R), który można zdefiniować jako różnicę 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 zarówno mechanizmy dziedziczenia, decydujące o tym, w jakim stopniu zmiany w dostosowaniu rodziców (zależne od wartości cechy) znajdą odzwierciedlenie w rozkładzie wartości cechy w następnym pokoleniu, jak i działanie czynnika doboru, który różnicuje dostosowanie osobników w zależności od wartości cechy. Można to ująć w postaci prostego równania:

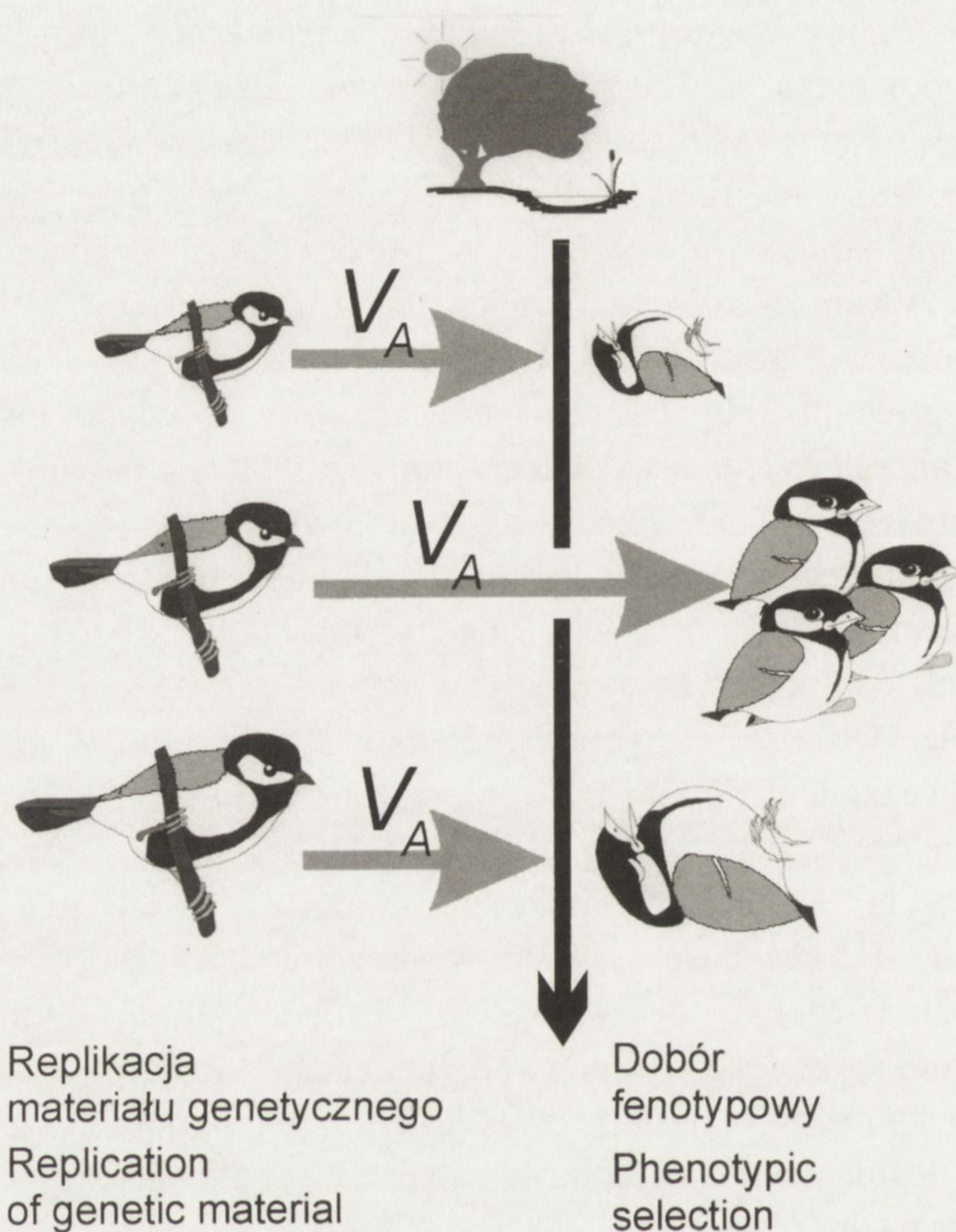
$$R = h^2 S, \quad (1)$$

w którym h^2 oznacza odziedziczalność – parametr opisujący zależność rozkładu cechy w pokoleniu potomstwa od jej rozkładu w pokoleniu rodziców, określający przekazywanie addytywnej składowej genetycznej do następnego pokolenia (Falconer 1989); S to różnica selekcyjna (ang. *selection differential*), określająca związek między wartością cechy u osobnika a jego przeżywalnością i liczbą pozostawianego przez niego potomstwa.

Dobór w potocznym znaczeniu można zatem utożsamić z reakcją na dobór, parametrem opracowanym dla potrzeb genetyki ilościowej, i opisać opierając się na połączeniu:

- ocen odziedziczalności cechy,
- ocen doboru fenotypowego, definiowanego jako związek fenotypowej wartości cechy z dostosowaniem (Ender 1986; rys. 3).

Obydwa te parametry można badać oddzielnie (osobno dobór fenotypowy i osobno dziedziczenie cechy), a ostateczny wynik działania tych procesów – reakcję



Rys. 3. Dobór fenotypowy obejmuje wyłącznie różnicowanie dostosowania przez czynniki środowiska w zależności od wartości cechy. Addytywna wartość cechy (V_A) w przypadku cechy eliminowanej nie jest przekazywana do następnego pokolenia (oryg.)

The term: "phenotypic selection" includes only influence of environmental factors on fitness of an individual in relation to trait value. Additive value of the trait (V_A) in the case of eliminated trait is not passed to the next generation (orig.)

na dobór – obliczyć na podstawie prostego równania. Z tego tzw. podejścia fenotypowego (ang. *phenotypic approach*) wynika, że można mierzyć empirycznie siłę czynników doboru oddziałującego na fenotypy i konstruować na tej podstawie modele optymalnych strategii. Możemy spodziewać się, że populacje będą wykazywać reakcję na dobór w przewidywanym przez badania kierunku, jeżeli występuje wystarczająca addytywna zmienność genetyczna, którą można zmierzyć w oddzielnych badaniach.

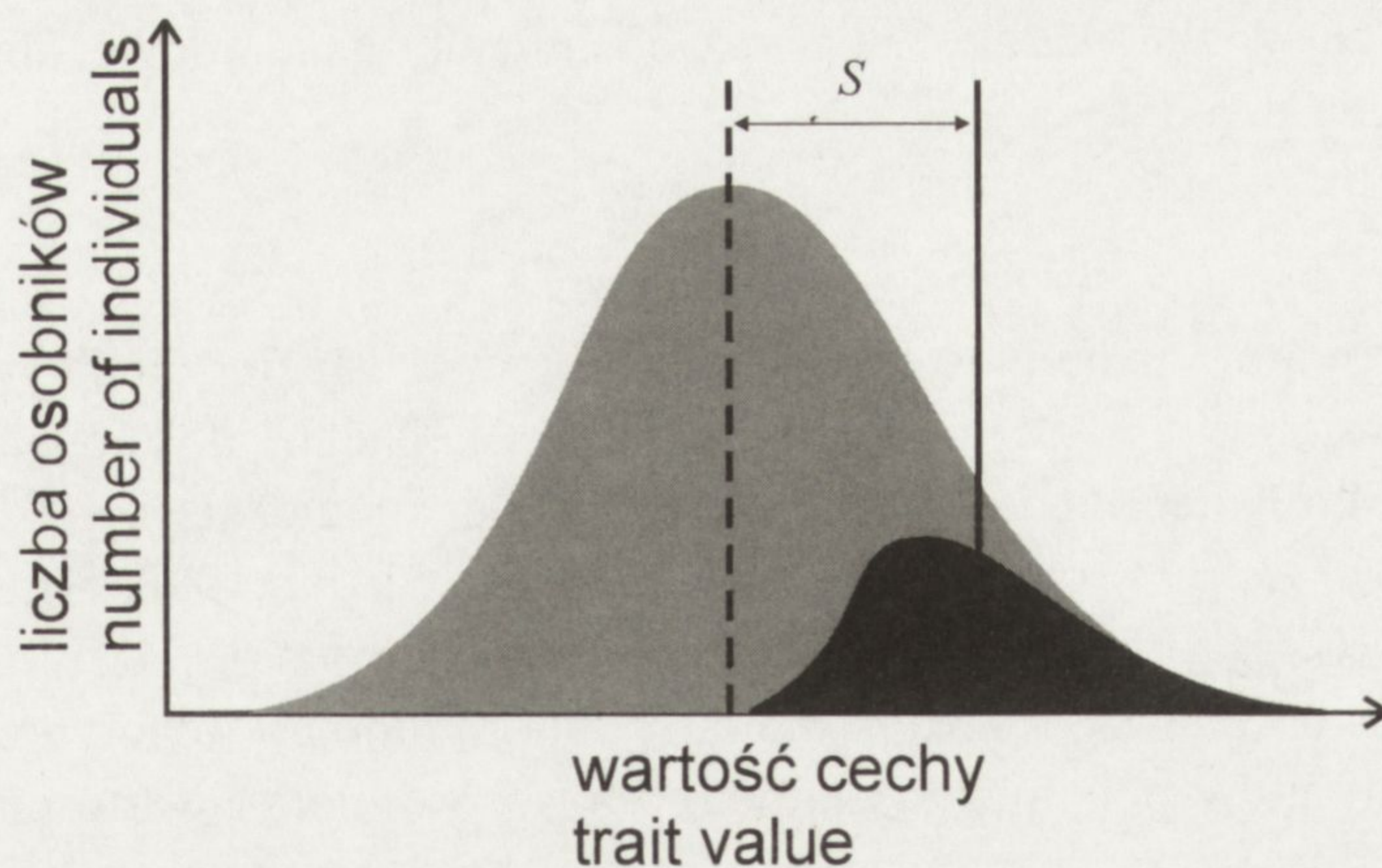
Ostatnie lata zaowocowały dużą liczbą prac nad odziedziczalnością cech ilościowych wykonanych w warunkach naturalnych i na wielu gatunkach. Potwierdzają one możliwość empirycznego mierzenia stopnia genetycznego

podobieństwa cech ilościowych między osobnikami spokrewnionymi (np. Boag i Grant 1978, Smith i Dhondt 1980, Dhondt 1982, Alatalo i Lundberg 1986, Wiggins 1989, Larsson i Forslund 1992). Postęp w empirycznych badaniach doboru fenotypowego dokonuje się w ciągu ostatnich lat głównie dzięki rozwojowi teorii i metodyki badań doboru, zawartych w pracach Landego (1979), Landego i Arnolda (1983), Arnolda i Wade'a (1984a, 1984b), Endlera (1986), Alatalo i in. (1990), Arnolda (1992), Raushera (1992), van Tienderena i de Jong (1994), a także dzięki wyrafinowanym statystycznie metodom proponowanym przez Schlutera (1988), Schlutera i Nychkę (1994, przegląd: Brodie i in. 1995).

2. Metody mierzenia doboru fenotypowego

Pomiar doboru fenotypowego polega na zmierzeniu zależności między wartością cechy a osiąganym przez jej nosiciela dostosowaniem. W najprostszym przypadku doboru sztucznego (prowadzonego w hodowli roślin i zwierząt), do ilościowej oceny siły doboru fenotypowego używano różnicy selekcyjnej (S), mierzonej jako różnica średniej wartości cechy w populacji przed selekcją Z_b i w populacji zwierząt wybranych do rozrodu Z_a (rys. 4):

$$S = Z_a - Z_b. \quad (2)$$



Rys. 4. Różnica selekcyjna (S) w prostym przypadku doboru sztucznego. Linia przerywana – średnia wartość cechy w całej populacji; linia ciągła – średnia wartość cechy u osobników wyselekcjonowanych; rozkład zaczerniony – osobniki wyselekcjonowane; rozkład szary – cała populacja (oryg.)

Selection differential (S) in the case of artificial selection. Broken line – mean value of the trait in the whole population; continuous line – the mean trait value for selected individuals, black bars – selected individuals, striped bars – the whole population (orig.)

Wartość ta może być wyrażona w jednostkach odchylenia standardowego (podzielona przez pierwiastek z wariancji cechy w populacji przed dobozem, v_b), co umożliwia jej porównywanie w sposób niezależny od bezwzględnych wartości badanych cech. Jest ona wtedy nazywana intensywnością doboru i (ang. *selection intensity*):

$$i = \frac{Z_a - Z_b}{\sqrt{v_b}}. \quad (3)$$

W przypadku doboru naturalnego rzadko mamy do czynienia z tak odrębnymi klasami dostosowania, jak w przypadku doboru sztucznego. Dla dostosowania o rozkładzie ciągłym istotną staje się korelacja wielu wartości dostosowania (związanych z przeżywalnością czy płodnością) z odpowiadającymi im wartościami cechy (Falconer 1989). Można wykazać matematycznie, że współzmiennosc (kowariancja) dostosowania względnego i badanej cechy ilościowej jest równa przesunięciu średniej w rozkładzie cechy w populacji, wywołanemu dobozem kierunkowym (Robertson 1966, Price 1970, Bulmer 1980, Arnold i Wade 1984a). Współzmiennosc (cov) dostosowania względnego (w) i wartości cechy (Z) stanowi zasadniczy parametr oceny doboru fenotypowego – różnicę selekcyjną (S):

$$S = cov(w, Z). \quad (4)$$

Analogicznie jak wyżej, w celu otrzymania intensywności doboru (i), różnica selekcyjna powinna być podzielona przez odchylenie standardowe obliczone dla rozważanej cechy przed dobozem:

$$i = \frac{S}{\sqrt{v_b}}. \quad (5)$$

Metoda pomiaru różnicy selekcyjnej (lub w postaci standaryzowanej – intensywności doboru) umożliwiła bujny rozwój badań ilościowych doboru fenotypowego, głównie oddziałującego na cechy morfologiczne (np. Fleischer i Johnston 1982, Grant 1985, Gibbs 1988, Cook i in. 1990, Smith 1990, Linden i in. 1992, Janzen 1993, Thessing i Ekman 1994).

Następnym krokiem w rozwoju metod pomiaru doboru fenotypowego było rozwinięcie pomiaru współzmienności między dostosowaniem a wartością cechy dla wielu cech morfologicznych, z uwzględnieniem ich wzajemnego wpływu poprzez korelacje genetyczne (analiza gradientów doboru, ang. *selection gradient analysis*; Lande 1979, Lande i Arnold 1983, Rausher 1992). Metoda ta dobrze spełnia wymagania teoretyków, dotyczące konstruowania modeli doboru cech skorelowanych. W badaniach empirycznych ceniona jest niżej niż pomiary różnicy selekcyjnej (np. Smith 1990), ze względu na dość kłopotliwe założenia (liniowość związków między cechami a dostosowaniem) oraz wysokie wymagania dotyczące

jakości próby (duża liczebność próby, zmienność współczynników regresji wielokrotnej przy różnym wyborze analizowanych cech, sztuczne zróżnicowanie ich wartości przy cechach wysoce skorelowanych, Crespi i Bookstein 1989).

Technicznie analiza gradientów doboru w najprostszej wersji sprowadza się do wykonania regresji wielokrotnej dostosowania względem wartości badanych cech. Gradient doboru (β) to wektor współczynników równania regresji wielokrotnej, z których każdy obrazuje siłę związku między dostosowaniem a pojedynczą cechą, bez wpływu pozostałych cech wynikających z ich wzajemnego skorelowania (szerzej – Zajac 1997).

Bardzo dobrym narzędziem badania doboru i jego mechanizmu jest analiza ścieżkowa (ang. *path analysis*: Sokal i Rolph 1981) – technika statystyczna wprowadzona przez Sewalla Wrighta w latach dwudziestych do ilościowej oceny przyczynowych zależności w systemach skorelowanych zmiennych – np. przy badaniach wpływu różnych czynników w skomplikowanych systemach interakcji w hodowli zwierząt, przewidywania wyników wzorców kojarzeń itp. Analiza taka umożliwia ilościowe i przyczynowe sprawdzenie modelu zależności między zmiennymi w skomplikowanych układach wzajemnych zależności. Model może być zobrazowany w postaci diagramu ścieżek. Występujące w nim strzałki wskazują, które spośród bardzo wielu potencjalnych zależności są uzasadnione. Obliczone dla poszczególnych relacji współczynniki wskazują siłę i kierunek zależności między zmiennymi. Analiza ścieżkowa jest rozwinięciem regresji wielokrotnej. W tej ostatniej zmienna zależna jest analizowana względem wielu zmiennych niezależnych. W analizie ścieżkowej każda z potencjalnych zmiennych zależnych jest analizowana względem każdej potencjalnej zmiennej niezależnej, co do której zakładamy, że ma ona wpływ na zmienną zależną.

Analiza ścieżkowa może być używana także do badania dość prostych relacji, np. między cechami morfologicznymi a dostosowaniem, gdzie zakłada się, że dobór oddziałuje na ogólny, niemierzalny czynnik (ang. *factor*), który sumuje liniowe relacje pomiędzy cechami, powiązanymi filogenetycznie lub ontogenetycznie czy funkcjonalnie (Crespi i Bookstein 1989).

Należy podkreślić, że analiza ścieżkowa i techniki pokrewne nie mogą być stosowane jako metoda „czarnej skrzynki”. Wymagają one bowiem od badacza ściśle określonego modelu, opartego na teorii lub biologii danego gatunku, przyrównywanego do struktury zależności między badanymi zmiennymi. Techniki te nie decydują jaki ma być model, lecz określają, który z modeli opartych na teorii lub biologii gatunku lepiej wyjaśnia obserwacje. Ograniczeniem ich stosowania w badaniach doboru fenotypowego jest założenie o liniowych zależnościach między zmiennymi, zatem można ich używać jedynie do badania doboru kierunkowego.

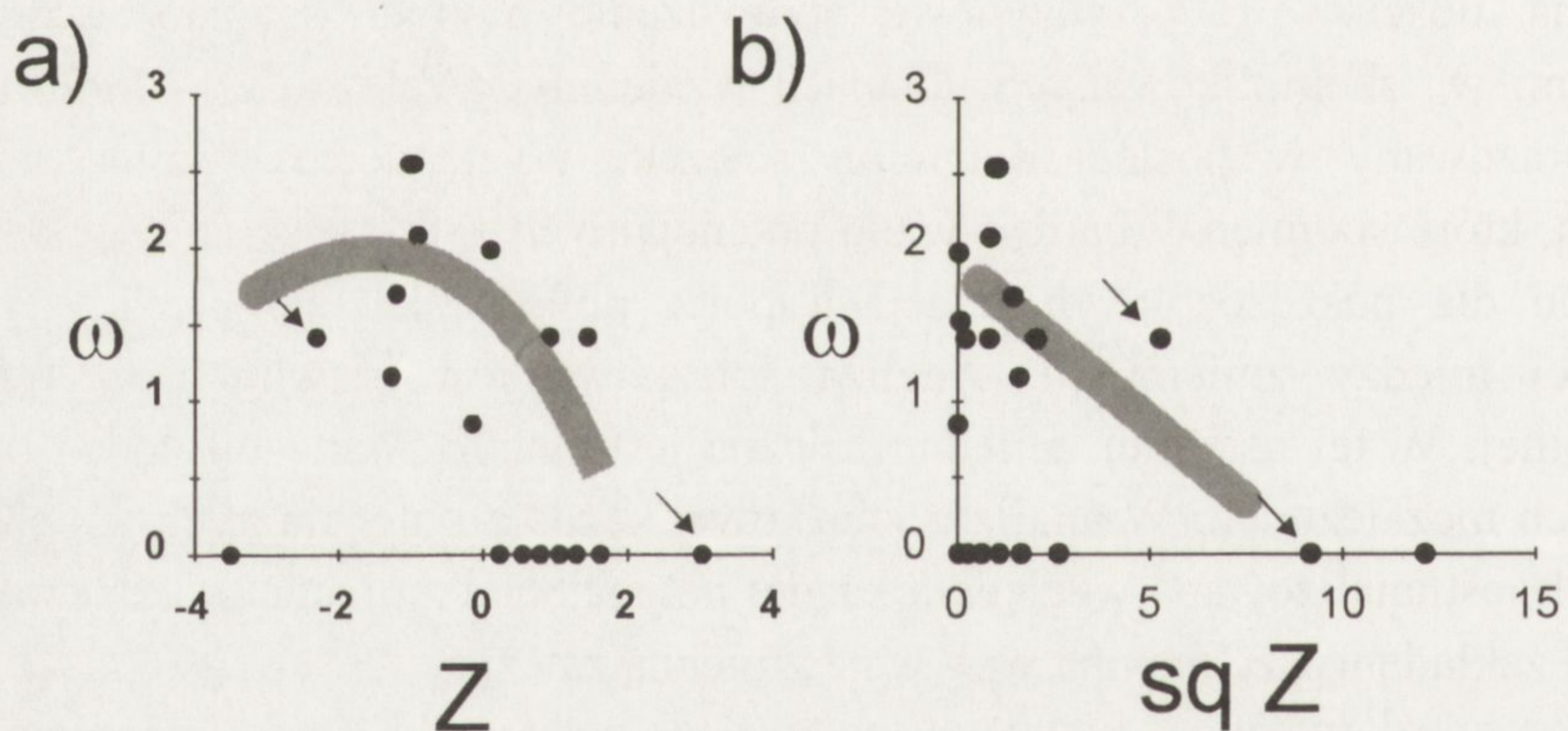
Dobór oprócz oddziaływania na średnią wartość cechy w populacji może również zmieniać jej wariancję, jak to się dzieje w przypadku doboru stabilizującego bądź rozrywającego. Aby obliczyć wskaźniki intensywności doboru na wariancję cechy, przyjmuje się założenia dotyczące kształtu funkcji dostosowania w zależności od różnicy (ζ) między daną wartością cechy a wartością średniej dla cechy w populacji – mianowicie zakłada się, że dostosowanie jest funkcją kwadratową tej różnicy.

Różnicę selekcyjną dla wariancji cechy (C) oblicza się zatem wg wzoru:

$$C = cov(\omega, \zeta^2), \quad (6)$$

gdzie $\zeta = z - z_{sr}$, ω to dostosowanie względne, z – wartość cechy, z_{sr} – średnia wartość cechy.

Podniesienie różnicy ζ do kwadratu daje wartość dodatnią, której związek z dostosowaniem można badać za pomocą prostej statystyki (rys. 5). Ujemna wartość różnicy selekcyjnej C oznacza, że dobór jest stabilizujący (tj. wariancja cechy

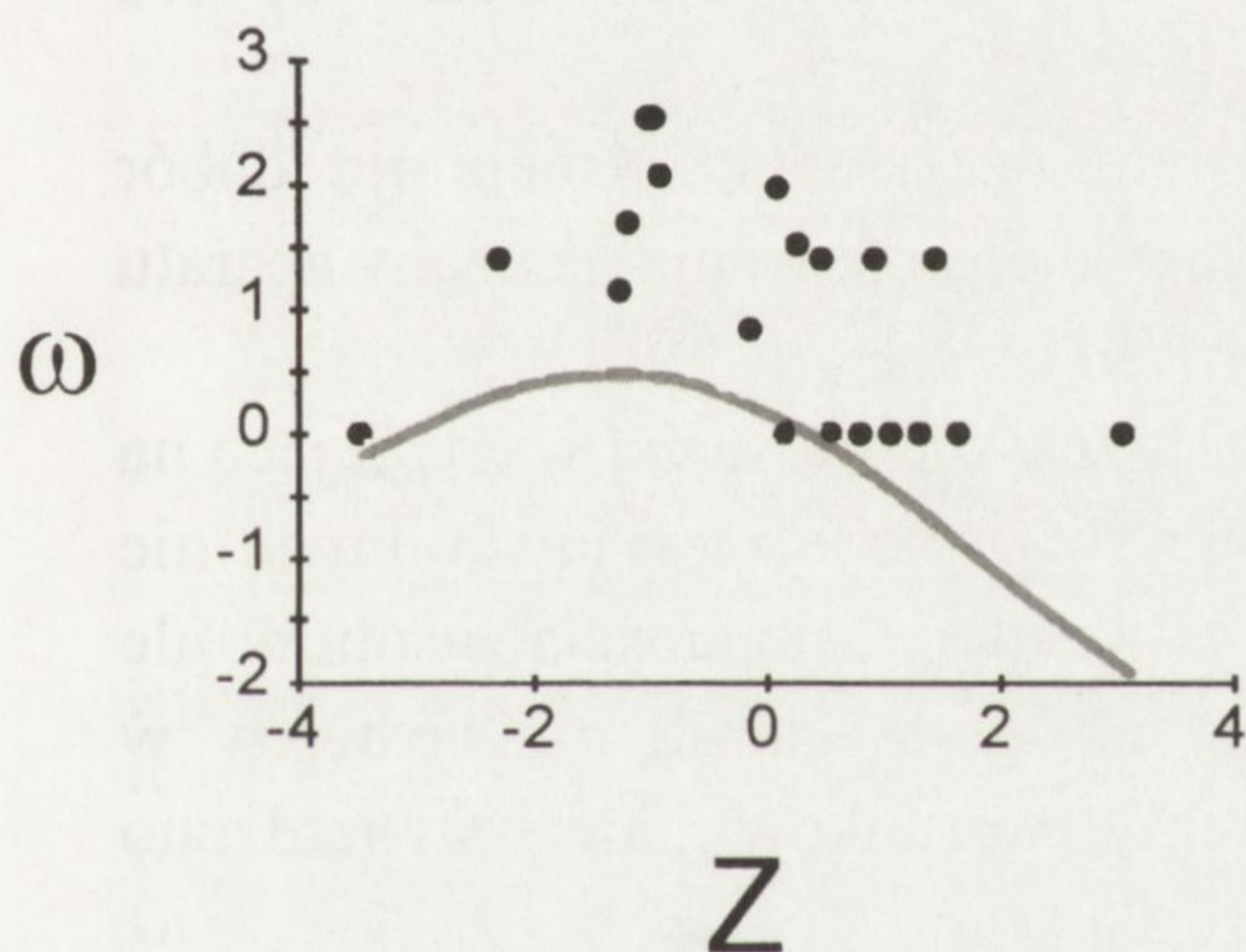


Rys. 5. Sposób obliczania intensywności doboru na wariancję cechy. Gdy punkty są rozłożone po obu stronach średniej w sposób zbliżony do odpowiadającego funkcji kwadratowej (a), podniesienie wartości cechy (Z) do kwadratu (sqZ) powoduje, że punkty mogą być porównane do prostej i analizowane za pomocą korelacji (b). Strzałki na obu rysunkach wskazują położenie tych samych punktów przed i po transformacji danych. W przedstawionym przykładzie brak istotnego doboru na wariancję cechy, gdyż brak istotnej korelacji między wartością cechy a dostosowaniem $r_s = 0,25$, $N = 20$, $p = 0,267$ [przedstawione dane pochodzą z pracy Zająca (1997) dotyczącej liczby przeżywających młodych (ω) w zależności od wymiarów ciała ptaków dorosłych (Z) u sikory bogatki *Parus major*]

Calculating selection intensity for selection on variance. When points are distributed on the both sides of the mean in a way resembling square function (a), raising value of the trait (Z) to the square power (sqZ) will cause that points might be compared to the straight line and analysed with correlation analysis (b). The arrows on both figures indicate the location of the same points before and after transformation. In this example there is no significant selection on variance of the trait [data present nestlings survival (ω) in relation to body traits of adults (Z) in Great Tit *Parus major*, from Zająca (1997)]

maleje na skutek działania doboru), dodatnia – że dobór ma charakter rozrywający (tj. wariancja cechy rośnie na skutek oddziaływania doboru).

Nową metodą jest konstruowanie krzywych dostosowania w relacji do wartości cechy przy użyciu nieparametrycznej techniki regresji krzywoliniowej, tzw. *cubic spline*. Jej zaletą jest niezwykle dobre dopasowywanie krzywej do punktów empirycznych, które umożliwia przybliżenie przebiegu funkcji nawet o skomplikowanym wieloszczytowym kształcie (Schluter 1988, rys. 6) lub dla wielu cech (Schluter i Nychka 1994). Technika ta nadaje się zatem doskonale do wykrywania zarówno doboru kierunkowego, jak i doboru stabilizującego. Nie wymaga również sztucznych założeń o kształcie krzywej. Jej wadą jest zarówno luźny związek z genetycznymi modelami doboru cech ilościowych, jak i bardzo wysokie wymagania dotyczące metodyki zbierania prób i ich znacznej liczebności.



Rys. 6. Krzywa dostosowania, dopasowana do empirycznych danych za pomocą metody „*cubic spline*”. Kształt krzywej wyznaczany jest na podstawie punktów (poziome kreski) przetworzonych z oryginalnych danych (czarne kropki; wg danych Zająca 1997) przy użyciu metody „*cubic spline*”. Krzywa wskazuje na występowanie doboru kierunkowego (duży fragment monotonicznie zmieniającej się krzywej) wraz z doborem stabilizującym (występowanie szczytu krzywej)

Fitness function (broken line) fitted to empirical data (black dots – fitness ω) using “cubic spline” method. The shape of the curve indicates directional and/or stabilizing selection (data from Zająca 1997)

3. Pomiary doboru – wybrane przykłady

3.1. Wprowadzenie

Nawet pobieżny przegląd wyników badań doboru fenotypowego unaocznia podstawowy fakt, że oddziałuje on w bardzo różnym stopniu na różne cechy. Nacisk doboru na niektóre z nich może być zaniedbywalny, wobec silnego oddziaływania na inne. Obserwowane zmiany wartości cech mogą być rezultatem ich wzajemnego skorelowania. Pomiar doboru fenotypowego umożliwia bilansowanie jego nacisków, oddziałujących w przeciwnych kierunkach lub doboru kierunkowego ze stabilizującym. Wskazuje to na potrzebę badań nad wieloma cechami, studiowania ich wzajemnych korelacji, budowania „systemów” oddziaływania doboru na dany organizm. W obiegowej opinii dobór naturalny działa bardzo powoli, kumulując w ciągu milionów pokoleń wpływ bardzo drobnych zmian wartości cech na dostosowanie. Pomiary doboru fenotypowego sugerują możliwość bardzo szybkiego

tempa zmian ewolucyjnych, a czynnikiem ograniczającym wydaje się istnienie odpowiednio wysokiej zmienności genetycznej.

3.2. Dzioby zięb Darwina

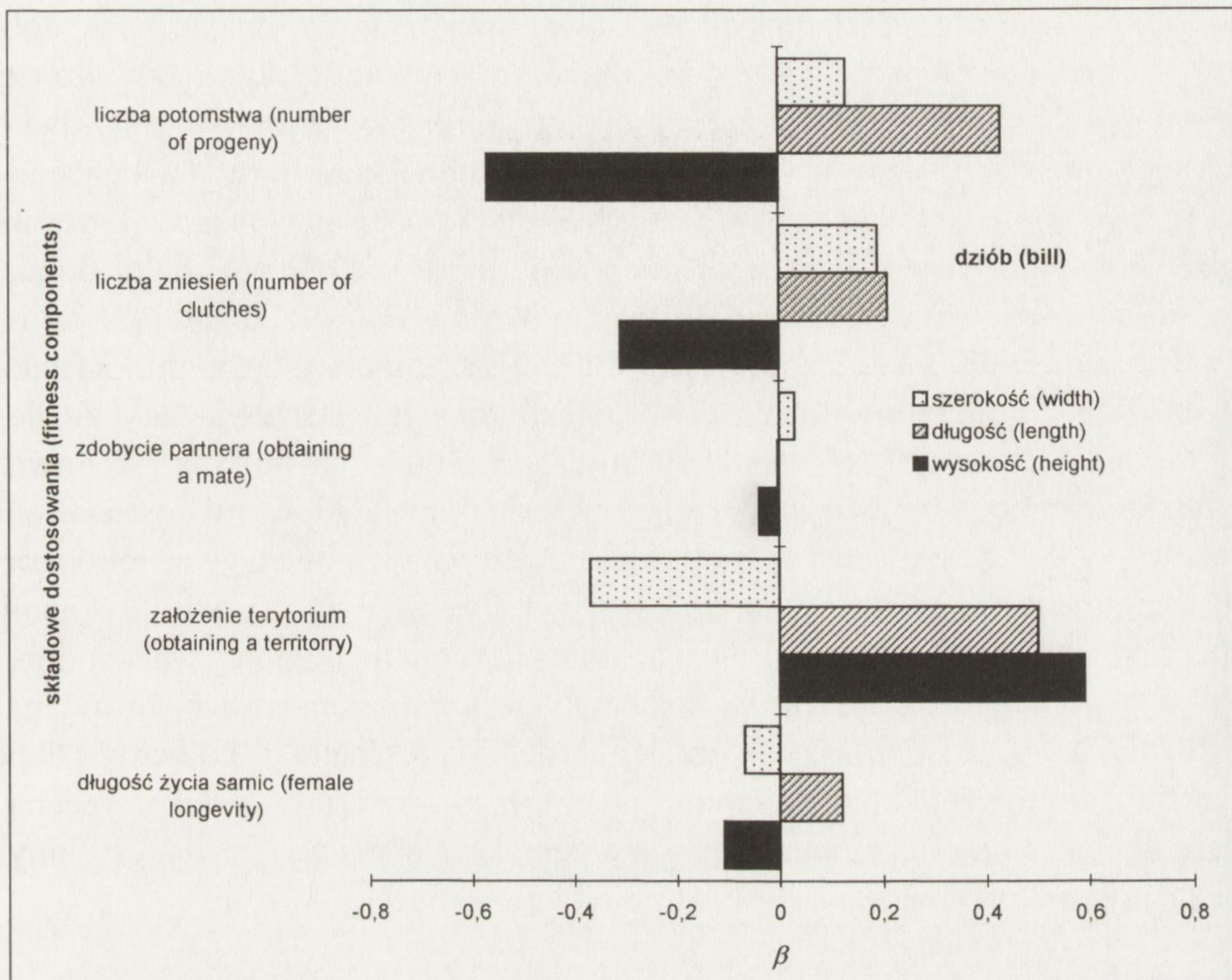
Ewolucja aparatu pokarmowego u zięb Darwina (*Geospiza* sp.) jest jednym ze sztandarowych przykładów działania doboru naturalnego w dzikich populacjach. Dość łatwo można stworzyć konceptualny model ewolucji zróżnicowania morfologii dzioba u tej grupy ptaków. Jednakże dokładne określenie mechanizmu tego zjawiska wymaga odpowiedzi na dość szczegółowe pytania o cechy, na których koncentruje się działanie doboru i o cechy, których zmiana jest jedynie skutkiem korelacji genetycznych, o stadia w cyklu życiowym zięb, w czasie których zachodzi dobór, o składowe dostosowania, poprzez które dobór oddziałuje i wiele innych. Tego rodzaju opisowe zagadnienia, stanowiące pierwszy krok do pełnego zrozumienia procesu ewolucyjnego, są przedmiotem większości badań doboru fenotypowego.

Badania Granta (1985) są tu klasycznym przykładem. Obejmują dobór fenotypowy działający przez poszczególne składowe dostosowania na cechy aparatu pokarmowego zięby Darwina *Geospiza conirostris*.

Po opuszczeniu gniazda młode zięby muszą przeżyć porę suchą występującą na Galapagos od maja do grudnia. Zwykle prawie 90% osobników juwenilnych nie przeżywa tego okresu, co jest związane nie tylko z niską dostępnością zasobów, ale również z koniecznością zdobywania zupełnie innego pokarmu niż dostępny w porze mokrej. Pomimo tak „obiecujących” warunków nie stwierdzono występowania doboru fenotypowego.

W przeciwieństwie do bardzo niskiej przeżywalności osobników młodocianych, przeżywalność osobników dorosłych jest wysoka – przeciętnie dożywają powyżej trzech lat. Nie stwierdzono jednak żadnego związku przeżywalności samców z cechami ich aparatu pokarmowego, natomiast u samic stwierdzono istotny, pozytywny dobór fenotypowy działający na długość dzioba – jak wykazała analiza gradientów doboru samice o dłuższych dziobach żyły dłużej (rys. 7). Intensywność doboru nie osiągała istotnych statystycznie wartości.

Krytycznym okresem dla samców zięb jest rekrutacja do populacji rozrodczej. Samce zdobywają terytoria przed skojarzeniem się z samicą i zazwyczaj utrzymują je już do końca swojego życia. Nowe samce zazwyczaj zakładają terytoria dookoła terytoriów starszych samców. Na podstawie analizy intensywności doboru stwierdzono, że samce o wyższych i dłuższych dziobach z wyższym prawdopodobieństwem zakładają terytoria (rys. 7). Analiza gradientów doboru również wykazywała wysokie wartości, jednakże nie osiągała statystycznej istotności.



Rys. 7. Gradienty doboru oddziałującego na 3 cechy dzioba u *Geospiza conirostris*, związanego z różnymi składowymi dostosowania (β – wartość współczynnika regresji wielokrotnej dostosowania względnego w stosunku do mierzonych cech dzioba; wg danych G r a n t a 1985)

Gradients of selection acting on 3 traits of bill in *Geospiza conirostris*, related to different fitness components (β – value of multiply regression coefficient of relative fitness vs. bill traits measurements; according to G r a n t 1985)

Wymiary dzioba nie wykazują istotnego związku z prawdopodobieństwem zdobycia partnera (rys. 7). Kojarzenia u samców tego gatunku są związane z wykształceniem dwóch cech: czarnego upierzenia zamiast jasnej, brązowej szaty młodocianej oraz śpiewu odrębnego od śpiewu bezpośredniego sąsiada.

W obrębie sezonu lęgowego nie stwierdzono związku wymiarów dzioba z wiekiem ptaka przystępującego do pierwszego rozrodu. Za to liczba lęgów znoszonych w ciągu sezonu, szczególnie po okresach intensywnej suszy, zależała w pozytywny sposób od długości dzioba samic (analiza gradientów doboru).

Ostatnią z badanych składowych dostosowania była śmiertelność lęgów spowodowana drapieżnictwem. Nie znaleziono jednak żadnego związku między liczbą zniszczonych lęgów i badanymi cechami.

Znając ilościowe wartości wskaźników doboru fenotypowego można określić, które ze składowych dostosowania są związane z istotnym działaniem doboru, a

które tylko z nieistotnymi zmianami dostosowania (rys. 7). Znając znak doboru fenotypowego, można przewidzieć wzajemne wzmacnianie się doboru związanego z różnymi mechanizmami lub przeciwnie, znoszenie się ich. Na przykład dla składowej opisującej czas życia samic, obok istotnego doboru działającego na długość dzioba, istnieje tendencja do negatywnego doboru na wysokość i szerokość dzioba. Wszystkie te cechy są wzajemnie dodatnio skorelowane, zatem dobór na jedną cechę może być równoważony przez odwrotny dobór oddziałujący na inną, prowadząc do stanu dynamicznej równowagi między przeciwstawnymi kierunkami jego działania. Podobny wzorzec doboru fenotypowego jest związany z liczbą potomstwa – sugeruje to występowanie podobnych czynników środowiska, decydujących o doborze związanym z obydwoma tymi składowymi dostosowania.

Warto podkreślić brak pełnej zgodności między analizą intensywności doboru a analizą gradientów doboru – zależności wykazywane jako istotne w analizie gradientów rzadko osiągają statystyczną istotność w analizie intensywności doboru. Może to wynikać z faktu, że różnica selekcyjna jest pomiarem bardzo surowym, nie uwzględniającym wzajemnych korelacji między cechami. Gradienty doboru zależności te uwzględniają, zatem rzeczywisty związek między cechą a dostosowaniem nie jest maskowany przez korelacje tej cechy z innymi, wykazującymi brak związku z dostosowaniem lub związek odwrotny.

3.3. Wiśnia św. Łucji i ptaki

Wzajemne powiązania pomiędzy rozsiewaniem się roślin i zwyczajami pokarmowymi zwierząt należą do najciekawszych zagadnień przyrodniczych. Jak dotąd opisano wiele tego rodzaju wzajemnych zależności, podając możliwe scenariusze ewolucyjne prowadzące do ich powstania.

Owoce roślin są bardzo ważnym źródłem pokarmu dla ptaków. Jednocześnie niedoceniana jest rola owocożerców w demografii roślin – warto zauważyć, że w tym przypadku to roślinożerca decyduje o zrealizowanej płodności rośliny, wywierając w ten sposób niezwykle istotny wpływ na cechy owocu, nasiona i rośliny rodzicielskiej.

W południowo-wschodniej Hiszpanii badano relacje między zwierzętami owocożernymi a wiśnią św. Łucji *Prunus mahaleb* – niewielkim, kilkumetrowym drzewkiem rosnącym w rozproszeniu, rodzącym od kilkuset do 30 tysięcy niewielkich (ok. 8 mm), bardzo słodkich owoców (Jordan 1995). Jak obserwowano, są one głównym lub uzupełniającym pokarmem dla 28 gatunków ptaków, 4 ssaków i 1 jaszczurki. Do kategorii zwierząt skutecznie rozsiewających nasiona należą te, które wymiotują je ze zjedzonych owoców lub wydalają z kałem, gdyż dzieje się to zawsze w dużej odległości od drzewa rodzicielskiego.

Dobór, któremu podlega rodzicielski osobnik wiśni, analizowano w odniesieniu do różnych składowych dostosowania. Po oszacowaniu liczebności owoców na

danym drzewie i zebraniu prób liczebnościowych owoców, które spadły pod koronę drzewa, zatem nie były rozsiane w sposób efektywny, można obliczyć proporcję nasion rozprzestrzenionych daleko (poza obręb korony) w porównaniu z całkowitą produkcją owoców przez osobnika oraz dostosowanie osobnika wiśni mierzone liczbą rozprzestrzenionych nasion w porównaniu ze średnią populacyjną rozprzestrzenionych nasion (tzw. dostosowanie względne). Dobór, któremu podlegają poszczególne nasiona (niezależnie od doboru działającego na płodność osobników rodzicielskich), analizowano przez porównanie pomiarów wielkości nasion w całej populacji, nasion dostępnych dla ptaków i nasion rozsianych przez ptaki (znalezionych w odchodach lub wymiocinach).

Okolo 3/4 wszystkich owoców zjadają ptaki owocożerne, lecz tylko połowa dojrzałych owoców jest zjadana przez ptaki efektywnie rozsiewające nasiona. Wśród badanych składowych dostosowania osobników rodzicielskich najważniejsza okazała się ogólna płodność drzewa względem innych drzew w populacji – analiza zarówno gradientów, jak i intensywności doboru wskazuje na ten czynnik jako najważniejszy. Osiągał on bardzo wysokie wskaźniki intensywności doboru fenotypowego (do 0,8 odchylenia standardowego).

Bardzo ciekawy okazał się wzorzec tego doboru, który można dość dokładnie oszacować przez konstrukcję krzywej dostosowania za pomocą metody „*cubic spline*”. Krzywa dostosowania względnego w odniesieniu do całkowitego plonu owoców na jednym drzewie nie zmienia się do progu ok. 3 500 owoców na drzewo, wykazując bardzo niskie wartości dostosowania, by potem rozpocząć gwałtowny wzrost.

Wskazuje to z jednej strony na istnienie granicy opłacalności odwiedzania drzewa przez owocożerców, z drugiej – wobec istnienia dodatniej korelacji między wielkością drzewa a liczbą produkowanych owoców ($r = 0,68$) – na wielkość ciała, przy której wiśnia powinna rozpocząć owocowanie.

Spośród badanych składowych dostosowania w odniesieniu do poszczególnych nasion wykryto dobór prowadzący do zmniejszenia wymiarów nasion. Nasiona znalezione w ptasich odchodach i wymiocinach były znacznie mniejsze od tych w owocach dostępnych na drzewach. Dobór ten był znacznie słabszy – wskaźnik intensywności doboru sięgał jedynie ok. 0,1 odchylenia standardowego. Dobór na zmniejszenie wielkości nasiona jest łatwy do wytłumaczenia, po eksperymentalnej, porównawczej próbie połknięcia przez czytelnika pestek: winogron i brzoskwini.

Dobór na wielkość plonu owoców z jednego drzewa powoduje zatem zróżnicowanie dostosowania pomiędzy fenotypami rodzicielskimi, drzewami, podczas gdy jego nacisk na wielkość nasion nie powoduje żadnych różnic w dostosowaniu między osobnikami rodzicielskimi, lecz oddziałuje tylko na wielkość nasion, selekcyjując bardzo silnie fenotypy potomstwa, w sposób nie powiązany z

doborem występującym na poziomie osobników rodzicielskich. Skomplikowany wzorzec wzajemnych zależności między różnymi czynnikami można ująć łącznie w analizie ścieżkowej.

Dostosowanie rośliny jest kształtowane głównie przez dwa czynniki: „płodność” i „wielkość owocu”, oraz przez cechy środowiska, w którym dane drzewo żyje (pokrywa roślinna i cechy krajobrazu). Czynniki „płodność” jest kształtowany przez rozmiary drzewa i liczbę wytwarzanych owoców. Czynniki „wielkość owoców” determinowany jest poprzez średnicę owoców i masę nasiona.

3.4. Płeć żółwi

Jednym z najciekawszych problemów związanych z istnieniem płci jest jej determinacja – mechanizmy z nią związane i skutki ich działania wywierają bardzo znaczący wpływ na wiele aspektów biologii danego organizmu. Fisher (1930) zaproponował znany mechanizm regulacji liczebności płci w populacji prowadzący do ich równych proporcji. Jednakże istnieją dość liczne przypadki, kiedy proporcje te odbiegają od 1:1 (szczególnie częste tam, gdzie płeć nie jest determinowana genetycznie, lecz środowiskowo), które stanowią bardzo interesujący przedmiot badań wyjaśniających rzadkie i ciekawe okoliczności prowadzące do takiej dysproporcji. Szczególnie obiecującą pod tym względem grupą systematyczną są gady, ze względu na dużą różnorodność systemów determinacji płci. U wielu gatunków gadów płeć jest determinowana przez temperaturę w okresie inkubacji zapłodnionych jaj.

Żółw kąsający *Chelydra serpentina* jest gatunkiem występującym w Ameryce Północnej, szczególnie pospolitym w zbiornikach wodnych na obszarze Gór Skalistych. Jest zwierzęciem wodnym, spędzającym dnie nieruchomo w płytkich, zarośniętych roślinnością wodach, natomiast aktywny staje się nocą. Jest długowieczny – może żyć nawet ponad 50 lat. Dojrzałość płciową osiąga w wieku kilkunastu lat i jest bardzo płodny – składa do 80 jaj w zniesieniu. Jednak tylko kilka procent młodych przeżywa pierwszy rok życia, szczególnie często giną one w okresie pierwszych kilku dni po opuszczeniu gniazda (przeгляд badań nad biologią gatunku – Janzen 1995).

Chelydra serpentina jest bardzo wygodnym obiektem badań nad środowiskową determinacją płci, gdyż jest ona u tego gatunku uwarunkowana temperaturą. W niskich temperaturach (ok. 26°C) wykluwają się samce, w temperaturze pośredniej (ok. 28°C) proporcje płci są mniej więcej równe, podczas gdy w wysokich temperaturach (ok. 30°C) przychodzą na świat samice. Manipulując temperaturą inkubacji i uzyskując przychowek młodych żółwi o określonej płci stwierdzono, że młode pochodzące z lęgów hodowanych w temperaturze typowo „samiczej” lub „samczej” przeżywają w naturalnych warunkach znacznie lepiej od osobników inkubowanych w temperaturze sprzyjającej wykluwaniu się osobników

obu płci (Janzen 1995). Najprawdopodobniej wynika to z wpływu temperatury inkubacji na reakcję żółwia na drapieżnictwo. W laboratorium po wykluciu się młodych sprawdzano eksperymentalnie ich skłonność do ucieczki wskutek stosowania bodźca imitującego drapieżnictwo (chwytanie szczypcami za tylną część ciała – oczywiście bez robienia zwierzęciu krzywdy). Po zmierzeniu tego parametru u wszystkich wyhodowanych żółwi wypuszczono je do stawku o naturalnych warunkach. Po spuszczeniu wody w następnym roku stwierdzono, że młode żółwie były poddane niezwykle intensywnemu doborowi kierunkowemu ($i = -0,67$) na skłonność do ucieczki – najlepiej przeżywały te żółwie, które w laboratorium miały najniższą tendencję do ucieczki. Obniżenie skłonności do ucieczki o jedno odchylenie standardowe zwiększa dostosowanie względne aż o 76%.

Temperaturowa determinacja płci może stać się ewolucyjną pułapką dla gadów. Obserwacje przeprowadzone na gatunku żółwia *Chrysemys picta* wskazują, że stosunek płci wśród osobników młodocianych bardzo ściśle koreluje ze średnią temperaturą w lipcu (Janzen 1994). Wynika z tego, że nawet bardzo niewielkie zmiany w średniej temperaturze tego miesiąca ($<2^{\circ}\text{C}$) mogą zaowocować znacznymi zmianami proporcji płci w populacji. Ostatnie cieplejsze lata były przyczyną znacznego odchylenia stosunku płci w populacji na korzyść samic. Modele klimatu przewidują dalsze ocieplanie się środowiska życia żółwi. Wzrost średniej temperatury lipca o 4°C doprowadzi do wyginięcia osobników płci męskiej. Aby żółw ten nie wyginął pod naporem tak silnego doboru, jego reakcja na dobór [równanie (1)] musi nadążyć za zmianami klimatu – temperatura progowa determinacji płci również powinna się podnieść realnie o 4°C . Wartość odziedziczalności tej cechy w stanie dzikim jest dość niska ($h^2 = 0,10$), zatem różnica selekcyjna musiałaby być niezwykle wysoka $S = 40$ ($S = 4/0,10$). Przy małej zmienności temperatury progowej w populacji (której odchylenie standardowe wynosi 1,13) intensywność takiego doboru [patrz równanie (5)] sięgałaby 35 odchyleń standardowych! W przypadku sprawdzenia się prognoz ocieplania się klimatu można żółwia *Chrysemys picta* wpisać do „Czerwonej księgi zwierząt” pod kategorią *Ex (extinct)*.

4. Perspektywy

Zarysowane wyżej zagadnienia teoretyczne, metodologiczne i przykłady badań terenowych obrazują stan wiedzy w zakresie doboru fenotypowego. Przypomina on falę publikacji dotyczących odziedziczalności, która pojawiła się kilka lat wcześniej. Główną wadą większości takich badań jest nastawienie jedynie na pomiar zjawiska, z nadzieją na indukcyjne wyprowadzenie wniosków z dużej liczby opracowań. Niestety, takie podejście jest bardzo trudne do praktycznej realizacji w przypadku

doboru fenotypowego właśnie ze względu na mnogość różnych metod i ich autorskich modyfikacji. Wielość metod praktycznie uniemożliwia porównania wyników.

Dość rzadkie są próby używania badań doboru fenotypowego do znalezienia odpowiedzi na praktyczne, a nie tylko teoretyczne pytania. Ten postulowany kierunek badań wyznacza np. zastosowanie tej metodyki przez J a n z e n a (1994) do przewidywania ewolucyjnych losów żółwi w warunkach ocieplania się klimatu.

Niewątpliwie polem najsurowszej próby dla badań doboru fenotypowego jest ocena ewolucyjnej reakcji na dobór, czyli odpowiedź na pytanie, czy połączenie wiedzy o doborze fenotypowym i dziedziczeniu cechy nadaje się do opisywania i przewidywania wyników procesu ewolucyjnego [równanie (1)]. Innymi słowy, czy zmierzenie odziedziczalności i różnicy selekcyjnej wystarczy do przewidzenia średniej wartości cechy w badanej populacji (v a n T i e n d e r e n i d e J o n g 1994). Jest to najtrudniejszy, ale i najciekawszy problem powiązany z doborem fenotypowym, owocujący wieloma nowymi kierunkami badań.

Pierwsze sygnały o słabej sprawdzalności klasycznego równania reakcji na dobór pochodziły z badań dzikich populacji ptaków, gdzie zmierzono wysokie wartości odziedziczalności cech, stwierdzono występowanie istotnego doboru kierunkowego, jednakże nie zaobserwowano żadnych oznak reakcji na dobór (v a n T i e n d e r e n i d e J o n g 1994). Przyczyny takiego stanu rzeczy mogą być bardzo różnorodne.

Jako jedną z pierwszych i najważniejszych wymienia się oddziaływanie doboru jedynie na środowiskową składową cechy, a nie jej wartość addytywną. Na przykład według P r i c e ' a i i n . (1988) u ptaków odziedziczalne cechy, takie jak termin gnieźdzenia i wielkość zniesienia, mogą podlegać doborowi fenotypowemu, ale nie ewoluować. Dzieje się tak, gdy korelacja między wartością cechy a dostosowaniem jest oparta wyłącznie na środowiskowej składowej wartości cechy, związanej ze stopniem odżywienia osobnika. V a n N o o r d w i j k i i n . (1988) twierdzą, że cechy związane ze wzrostem piskląt poddane są doborowi działającemu wyłącznie na zmienność pochodzenia środowiskowego. A l a t a l o i i n . (1990) wykazali, że nawet cechy morfologiczne wczesnie ukształtowane w rozwoju mogą podlegać kierunkowemu doborowi fenotypowemu bez ewolucyjnych skutków.

V a n T i e n d e r e n i d e J o n g (1994) zwracają uwagę na fakt, że model klasyczny nie będzie pasował do sytuacji, gdy geny lub czynniki środowiska oddziałują na dostosowanie nie bezpośrednio poprzez daną cechę, ale innymi drogami. Np. wpływ czasu przystępowania do lęgu na dostosowanie może nie być determinowany genetycznie, a środowiskowo (np. poprzez temperaturę otoczenia). Pozagenetyczny wpływ środowiska oraz różnych cech, np. metabolicznych, na dostosowanie jest niełatwy lub prawie niemożliwy do wyodrębnienia. Niektóre geny

wywierają silny wpływ plejotropowy na inne cechy i dostosowanie, powodując korelację pomiędzy cechą i dostosowaniem, która nie wynika z funkcjonalnej relacji pomiędzy dostosowaniem a cechą. Czynniki środowiska mogą niezależnie wpływać zarówno na fenotyp, jak i na dostosowanie. Na przykład, zasobność środowiska często jest bardzo zmienna, a może mieć wpływ zarówno na cechę, jak i składową dostosowania, co daje wyraźną różnicę selekcyjną, lecz nie prowadzi do istotnej reakcji na dobór.

Van Noordwijk (1989) proponuje rozwijanie badań norm reakcji, które mogą być pomocne przy wyjaśnianiu braku reakcji na dobór. Norma reakcji opisuje fenotyp uformowany przez genotyp w różnych warunkach środowiska (van Noordwijk *l. c.*). Ich pomiar łączy informacje o wszystkich czynnikach mających kluczowy wpływ na dobór naturalny: warunkach środowiska, mechanizmach fizjologicznych i zmienności genetycznej.

Badacze doboru naturalnego w dzikich populacjach bardzo interesują się również naturalnymi ograniczeniami ewolucyjnymi, głównie rozwojowymi, funkcjonalnymi i związanymi z cechami historii życia. Ograniczenia rozwojowe są konsekwencją procesów ontogenetycznych, zwłaszcza ich ułożenia w czasie (Arnold 1992). Funkcjonalne wynikają z praw fizyki (np. mechaniki w budowie kośćca, optyki w cechach oka). Ograniczenia związane z cechami historii życia najlepiej zilustrować przykładami kompromisów (ang. *trade-offs*), wynikającymi z alokacji energii: między liczbą a wielkością potomstwa lub między płodnością a długością życia itp.

Piśmiennictwo

- Alatalo R., Lundberg A. 1986 – Heritability and selection on tarsus length in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) – *Evolution*, 45: 574–583.
- Alatalo R. V., Gustafsson L., Lundberg A. 1990 – Phenotypic selection on heritable size traits: environmental variance and genetic response – *Am. Nat.* 135: 464–471.
- Arnold S. J. 1992 – Constraints on phenotypic evolution – *Am. Nat.* 140, Suppl.: S85–S107.
- 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.
- Boag P. T., Grant P. R. 1978 – Heritability of external morphology in Darwin's finches – *Nature*, 274: 793–794.
- Brodie E. D. III, Moore A. J., Janzen F. J. 1995 – Visualizing and quantifying natural selection – *TREE*, 10: 313–318.
- Bulmer M. G. 1980 – *The mathematical theory of quantitative genetics* – Oxford Univ. Press, Oxford.
- Cooke F., Taylor P. D., Francis C. M., Rockwell R. F. 1990 – Directional selection and clutch size in birds – *Am. Nat.* 136: 261–267.
- Crespi B. J., Bookstein F. L. 1989 – A path-analytic model for the measurement of selection on morphology – *Evolution*, 43:18–28.

- D h o n d t A. A. 1982 – Heritability of the blue tit tarsus length from normal and across-fostered broods – *Evolution*, 36: 418–419.
- E n d l e r J. A. 1986 – Natural selection in the wild – Monogr. Popul. Biol. 21, Princeton Univ. Press, Princeton.
- F a l c o n e r D. S. 1989 – Introduction to quantitative genetics – Longman, London.
- F i s h e r R. A. 1930 – The genetical theory of natural selection – Clarendon, Oxford.
- F l e i s c h e r R. C., J o h n s t o n R. F. 1982 – Natural selection on body size and proportions in house sparrows – *Nature*, 298: 747–749.
- G i b b s H. L. 1988 – Heritability and selection on clutch size in Darwin's medium ground finches (*Geospiza fortis*) – *Evolution*, 42: 750–762.
- G r a n t B. R. 1985 – Selection on bill characters in a population of Darwin's finches: *Geospiza conirostris* on Isla Genovesa, Galápagos – *Evolution*, 39: 523–532.
- J a n z e n F. J. 1993 – An experimental analysis of natural selection on body size of hatchling turtles – *Ecology*, 74: 332–341.
- J a n z e n F. J. 1994 – Climate change and temperature dependent sex determination in reptiles – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 7487–7490.
- J a n z e n F. J. 1995 – Experimental evidence for the evolutionary significance of temperature dependent sex determination – *Evolution*, 49: 864–873.
- J o r d a n o R. 1995 – Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb* – *Ecology*, 76: 2627–2639.
- L a n d e R. 1979 – Quantitative genetic analysis of multivariate evolution applied to brain: body size allometry – *Evolution*, 33: 314–334.
- L a n d e R., A r n o l d S. J. 1983 – The measurement of selection on correlated characters – *Evolution*, 37: 1210–1226.
- L a r s s o n K., F o r s l u n d P. 1992 – Genetic and social inheritance of body and egg size in the barnacle goose (*Branta leucopsis*) – *Evolution*, 46: 235–244.
- L i n d é n M., G u s t a f s s o n L., P ä r t T. 1992 – Selection on fledging mass in the Collared Flycatcher and the Great Tit – *Ecology* 73: 336–343.
- P r i c e G. R. 1970 – Selection and covariance – *Nature*, 227: 520–521.
- P r i c e T. D., K i r c k p a t r i c M., A r n o l d S. J. 1988 – Directional selection and the evolution of breeding date in birds – *Science*, 240: 798–799.
- R a u s h e r M. D. 1992 – The measurement of selection on quantitative traits: biases due to environmental covariances between traits and fitness – *Evolution*, 46: 616–626.
- R o b e r t s o n A. 1966 – A mathematical model of the culling process in dairy cattle – *Anim. Prod.* 8: 93–108.
- S c h l u t e r D. 1988 – Estimating the form of natural selection on a quantitative trait – *Evolution*, 42: 849–861.
- S c h l u t e r D., N y c h k a D. 1994 – Exploring fitness surfaces – *Am. Nat.* 143: 597–616.
- S m i t h J. N. M., D h o n d t A. A. 1980 – Experimental confirmation of heritable morphological variation in a natural population of song sparrows – *Evolution*, 34: 1155–1158.
- S m i t h T. B. 1990 – Natural selection on bill characters in the two bill morphs of the African finch *Pyrenestes ostrinus* – *Evolution*, 44: 832–842.
- S o k a l R. R., R o h l f F. J. 1981 – Biometry. The principles and practice of statistics in biological research – W. H. Freeman & Co., New York, wyd. II.
- T h e s s i n g A., E k m a n J. 1994 – Selection on the genetical and environmental components of tarsal growth in juvenile willow tits *Parus montanus* – *J. Evol. Biol.* 7: 713–726.
- V a n N o o r d w i j k A. J. 1989 – Reaction norms in genetical ecology – *BioScience*, 39: 453–458.

- Van Noordwijk A. J., van Balen J. H., Scharloo W. 1988 – Heritability of body size in a natural population of the Great Tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental conditions during growth – Genet. Res., Camb. 51: 149–162.
- Van Tienderen P. H., de Jong G. 1994 – A general model of the relation between phenotypic selection and genetic response – J. Evol. Biol. 7: 1–12.
- Wiggins D. A. 1989 – Heritability of body size in cross-fostered tree swallow broods – Evolution, 43: 1808–1811.
- Zajac T. 1997 – Pomiar intensywności doboru kierunkowego cech ilościowych w warunkach naturalnych – Wiad. Ekol. 43: 3–21.

Summary

The classical approach in phenotypic selection studies assumes that force of natural selection on the trait might be studied without taking into account the mechanisms of the trait heritability (Figs. 1, 2, 3). When the heritability is known, quantitative change in trait value in population might be predicted from selection measurements and value of heritability (eq. 1). There are several methods of measuring phenotypic selection. The most simple is just measurement of difference between population mean and mean of selected individuals (eq. 2, 3, Fig. 4). This simple method was also adapted to the more complicated and closer to nature examples, when the trait value correlates with fitness (intensity of selection, eq. 4, 5). For the purposes of many correlated trait analysis, selection gradient (β) must be calculated. When many different selective factors form a “net” of relations which can be described by even simple models, one can decide which of them is the most appropriate using path analysis. For stabilizing selection the same statistical tools might be used, but they need assumption that fitness is a square function of the difference between the trait value and population mean (eq. 6, Fig. 5). Such assumptions are not required in cubic spline method, which visualize fitness function on the basis of nonparametric regression (Fig. 6).

Phenotypic selection studies are illustrated with three examples:

- evolution of Darwin finches feeding apparatus (Fig. 7),
- selection of reproduction traits in wild cherry tree *Prunus mahaleb* by birds,
- selection on temperature related sex determination in turtle *Chrysemys picta*.

The future directions of development of phenotypic selection studies will probably focus on the problem of the lack of evolutionary response to selection, recorded in some studies. Some mechanisms are proposed to explain that: mutual correlations between selective factors, selection on environmental component of the trait, selection through correlated environmental traits.

(wpłynęło: 23 XI 1998 r.)