



MODELS MATEMÀTICS I DE SIMULACIÓ DEL POLIMORFISME CROMOSÒMIC

PRODUÏT PER INVERSIONS

Memòria presentada per
optar al grau de Doctor
en Biologia per la Univer-
sitat de Barcelona per
en

JORDI OCAÑA I REBULL

Vist i Plau
El Director de la Tesi

Dr. ANTONI PREVOSTI I PELEGRIN
Catedràtic de Genètica
Director del Departament de Genètica
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Barcelona, Setembre de 1981.



3. L'EFFECTE DE L'HETEROGENEÏTAT AMBIENTAL

3. L'EFECTE DE L'HETEROGENEÏTAT AMBIENTAL

3.1. Introducció

Les anàlisis de les poblacions, tant teòriques com experimentals, a les quals es considera l'ambient uniforme tant a la seva dimensió temporal com a l'espacial, possiblement no consideren factors (els lligats a la heterogeneïtat ambiental) essencials per comprendre allò observat a la natura i al laboratori. Per exemple l'explicació de la selecció dependent de les freqüències proposada per White (1973) (capítol 8) quan tracta d'una manera general les propietats dels polimorfismes cromosòmics per inversions, és una mostra de com un fenomen difícil d'explicar en principi té una explicació bastant simple (si s'adapta bé o no a un cas concret és una altra qüestió) quan es considera el medi subdividit. Els trets fonamentals de l'explicació són els següents: si hi ha diferents tipus d'individus (per exemple segons el seu cariotip) els quals tenen diferent eficàcia segons la part del medi on experimenten la selecció, les parts del medi són de capacitat limitada, i els organismes poden "escollir" d'alguna manera la part del medi, un increment excessiu de la freqüència d'un tipus determinat saturarà el seu medi òptim de manera que caldrà que n'ocupi de menys adequats i l'eficàcia global d'aquell tipus disminuirà. No cal que les parts del medi siguin llocs físics concrets, es podria pensar per exemple en diferents tendències a l'aparellament entre tipus de mascles i de femelles en un estudi de l'eficàcia dels tipus de mascles d'una població. Això indica que la consideració d'un nivell més fi d'organitza

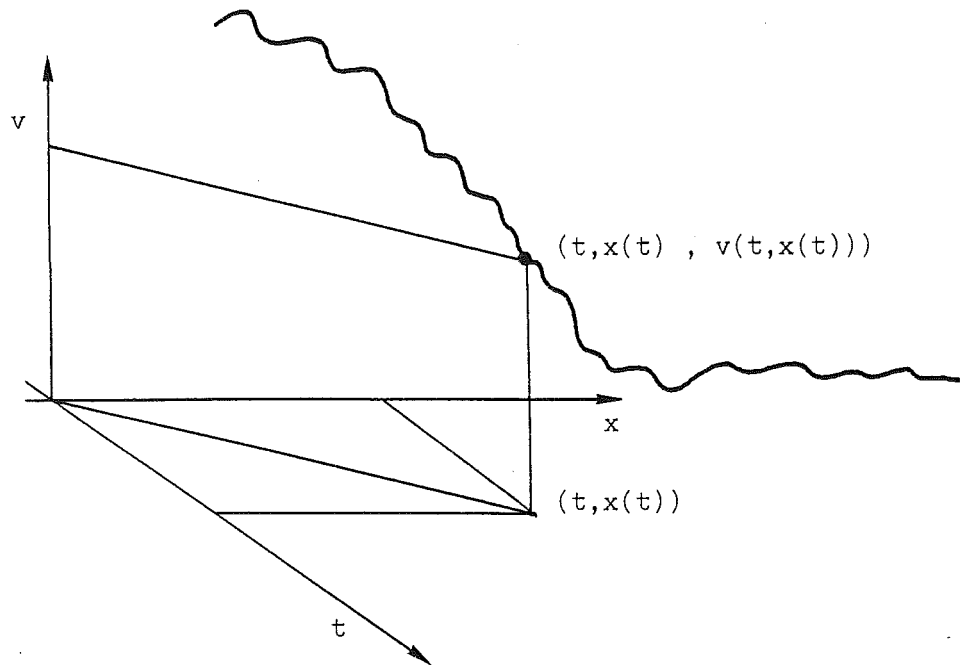
ció de les relacions entre organismes i medi pot portar a explicacions (siguin en un cas concret vàlides o no) de fenòmens, com ara la selecció dependent de les freqüències, difícils d'interpretar sense fer-ho.

Però la no homogeneïtat del medi a l'espai o el temps és quelcom que, a més de ser difícil de tractar experimentalment i teòrica, ja d'antuvi presenta alguns problemes de definició de conceptes i d'aclariment de quines són realment les qüestions tractades, els nivells d'organització implicats, etc. L'apartat següent es dedica a intentar definir una sèrie de conceptes relacionats amb aquest tema.

3.2. Heterogeneïtat en el temps i a l'espai. Nivell macrogeogràfic i microgeogràfic. Principals conceptes: ambient en "mosaic" (o "compartimentat", en "clapes", etc...), "granulació" del medi, selecció "dura" i "tova".

Sembla evident que el medi presenta heterogeneïtats tant a l'espai com al temps, ara bé, un cop feta aquesta constatació cal precisar com més acuradament millor en què es pensa quan en una discussió es tracta de l'heterogeneïtat del medi. Són qüestions completament diferents, que segurament requeriran tècniques d'anàlisi també diferents, l'efecte de la variació de la temperatura segons la latitud que les variacions de temperatura i humitat, segons el lloc, dins d'un petit bosc.

A algunes discussions teòriques hom representa les poblacions (o en general els sistemes biològics) com punt o conjunts de punts en espais multidimensionals, essent les diferents dimensions representacions dels paràmetres que caracteritzen a la població en si (p.e. freqüències gèniques) i/o paràmetres que caracteritzen el medi "extern" com ara abundàncies d'espècies competidores, coordenades espacials o abundàncies de recursos. Una descripció o model dinàmic no pot prescindir d'afegir una dimensió més: el temps, aleshores la població (o millor tot el sistema estudiat) es pot considerar com una trajectòria (o una altra figura adequada) en un espai de $r=n+m+4$ dimensions, n definint el medi, m la població en si, 3 les coordenades espacials (x, y, z) i una el temps. Cada punt tindrà unes coordenades $(t, x, y, z, v_1, v_2, \dots, v_n, w_1, \dots, w_m)$ i la dinàmica del sistema és possible que pugui descriure's com una funció $x'=f(x)$, essent $x=(t, x, y, \dots, w_m)$ o com un sistema d'equacions o com un procés estocàstic (la forma més corrent i a la que ens referirem més sovint). La forma matemàtica concreta pot ser molt complexa, ja que a més d'intervenir nombroses variables poden estar relacionades entre elles de moltes maneres, per exemple l'àrea ocupada per una població pot dependre del temps, les variables físiques del temps i del lloc i estar relacionades entre elles, etc.



Evolució del medi d'una població la localització de la qual es suposa funció del temps i amb medi funció del temps i el lloc on és. Es suposa que tant les característiques físiques del medi (v) com la localització (x) són una sola variable.

Un tipus d'heterogeneïtat ambiental d'una existència real evident són les variacions ambientals en el temps. Imaginem que les característiques, físiques i biòtiques que caracteritzen al medi i la població, a cada moment, són constants (o així es poden considerar al nivell al qual es treballa) respecte de les coordenades espacials (per exemple en un ambient marí d'aigües molt barrejades). Aleshores ens podem oblidar d'aquestes coordenades espacials, hi ha homogeneïtat espacial del medi, i parlar solament de les altres. Si per tota parella d'instants t_1 i t_2 , el medi està en el mateix estat concret (v_1, v_2, \dots, v_n) amb probabilitat 1, és a dir que respecte

al temps és constant, es pot parlar d'absència d'heterogeneïtat ambiental respecte al temps. Si no es compleix això parlarem de variacions temporals del medi. Però aquestes variacions poden ser de diferent mena. Pot ser que, malgrat que l'estat variï segons el temps, per tota parella d'instantes t_1 i t_2 la coneixença de l'estat a l'instant t_1 no modifiqui per res la probabilitat (o la densitat de probabilitat) de l'estat de la població a l'instant t_2 (en considerar l'estat del medi com una variable aleatòria V).

$$\text{prob}(V(t_2) = v' / V(t_1) = v) = \text{prob}(V(t_2) = v')$$

és a dir que hi pot haver independència estocàstica entre instants successius. Això correspon a les designacions de medi o ambient variable en el temps però "imprevisiblement" o "no autocorrelacionat" segons els treballs comentats més endavant. En aquest cas la variació temporal es pot considerar una mena de perturbació aleatòria que sofreixen els sistemes, totalment imprevisible.

Si l'evolució temporal de l'ambient es pot considerar un veritable procés estocàstic, no un cas degenerat com els anteriors, es pot parlar de medi autocorrelacionat o parcialment previsible, la previsibilitat del qual augmenta amb el grau d'autocorrelació del procés estocàstic fins arribar als casos d'autocorrelació total (+1 o -1), quan hom parla de medi totalment previsible, selecció cíclica, etc...

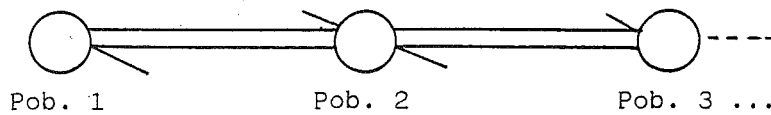
Si les característiques físiques o biòtiques de l'ambient no són constants respecte de les coordenades espacials parlarem de me-

di heterogeni a l'espai, aquesta heterogeneïtat pot presentar diverses estructures i nivells que hom discutirà més endavant. L'heterogeneïtat espacial pot acoblar-se amb la temporal de manera que l'estat del medi V (que com s'ha dit pot ser un vector) dependrà del temps i del punt de l'espai considerat $V(t; x, y, z)$.

Malgrat la clara diferència que en principi sembla que existeixi entre ambdós tipus d'heterogeneïtat del medi, hi ha autors, com Bryant (1974), que en analitzar les característiques més importants de cada tipus de variació, proposen d'identificar la variació espacial amb aquells aspectes completament previsibles de l'ambient, mentre que consideren la variació temporal com una perturbació aleatòria. En aquesta memòria no es considera vàlid això i es segueix una línia de raonaments com l'apuntada als paràgrafs anteriors.

L'heterogeneïtat del medi és quelcom que no té cap sentit si no s'especifica el nivell al qual els organismes la perceben. Això vindrà donat per la seva mobilitat i activitat, estabilitat enfront a les variacions del medi, durada i època de les fases del cicle vital, etc. Concretament, la distinció entre variació microgeogràfica i macrogeogràfica es considera molt relacionada amb la mobilitat. Es considerarà variació microgeogràfica la que té llòc dins dels límits d'una unitat panmítica, és a dir, variació espacial de les característiques del medi però dins d'un marge de distàncies en el qual tot aparellament possible té la mateixa probabilitat de produir-se llevat de diferències genètiques, condicionaments, etc. que no dependin de la distància i per tant de la mobilitat. Segons aquesta defi

nició el model de Levene (1953) (veieu més endavant) és un típic cas d'estudi de variació microgeogràfica. Quan intervingui més d'una unitat panmítica, com el model de Kimura (1953) ("Stepping stone") on diverses poblacions mendelianes o unitats panmítiques alineades poden intercanviar alguns migrants només entre veïnes



o al model d'isolació per distància de Wright (1940) on no hi ha diferents unitats panmítiques separades sinó un continu d'individus amb probabilitat d'aparellament decreixent segons la distància, es parlarà de variació macrogeogràfica. Ambdós tipus de variació estan integrats i sembla que faci falta considerar-los conjuntament per acabar d'entendre els patrons de polimorfismes observats a la natura.

Usualment hom distingeix entre dos tipus fonamentals d'heterogeneïtat del medi (tant a l'espai com en el temps): es parla de variació contínua, o gradual, i de variació en mosaic, o a clapes o discontinua (en anglès hom emprava usualment el terme "patchy"). El primer tipus correspon a aquells casos en què les components del medi estudiades són una funció contínua de la variable temps i/o de les coordenades de posició. Per exemple, quan s'estudia una clina de freqüències d'un al·lel i s'intenta relacionar-la amb la tem

peratura la qual es suposa una funció contínua de la latitud, com a Johnson (1971) on s'estudien els al·lels de l'enzim LDH a una espècie de blennids. El segon tipus (variació en mosaic) correspon el cas en què hi ha canvis bruscs de les components del medi segons les coordenades temporals o espacials, possiblement amb intervals no aptes per la vida dels organismes. Això probablement determinarà l'existència d'una sèrie de compartiments taques, clapes (patches) disjunts, de propietats diferents. Un cas que possiblement s'ajustaria a aquest model seria una població de *Drosophila* que tingués diferents llocs on ovipositar, per exemple fruits infectats per diferents espècies de llevats.

Relacionada amb aquest darrer concept hi ha la qüestió de la "granulació" de l'ambient (Levins (1962, 1968)). Els organismes o els grups sotmesos en un ambient en mosaic es pot considerar que "l'utilitzen" o el "perceben" "granulat", per unitats discretes o "grans" ja sigui a nivell de clapes o unitats espacials o de contingències que es presenten en el temps. En la noció original de Levins sembla que es considera que un organisme, una fase del cicle biològic, o tot un grup o població, perceben l'ambient amb una granulació "gruixuda" quan tota la seva vida (o tota una generació) passa a una de les unitats. Aquest seria el cas de fases més aviat sedentàries del cicle biològic d'un organisme, com les larves d'espècies de *Drosophila* que normalment creixen en un lloc espacialment limitat com un fruit en descomposició. Un organisme (o fase, o població) percep l'ambient amb

granulació "fina" quan durant la seva vida és sotmès repetidament a les diferents contingències que es poden presentar o utilitza repetidament els grans de l'ambient. Aquest seria el cas dels adults mòbils de *Drosophila* i la seva utilització dels llocs de menjar, si n'hi ha de diferents tipus i no manifesta una preferència estricta per cap d'ells.

Wiens (1976) proposà generalitzar aquests conceptes, definint-los de la manera següent: una utilització granulada finament és aquella a la qual les unitats de l'ambient són utilitzades en proporció directa a la seva probabilitat d'aparició o abundància, una utilització granulada gruixudament és aquella a la qual les unitats no s'utilitzen d'una manera directament proporcional a la seva probabilitat d'aparició o abundància, els organismes o poblacions mostren "preferències". Aquestes preferències poden ésser purament passives, p.e. produïdes per predació diferencial dels organismes en algunes clapes i a altres no, o implicar alguna elecció per part dels organismes. Un organisme pot no detectar o no poder evitar estar sotmès a una sèrie de contingències ambientals produïdes al llarg del temps, aleshores mostrarà una resposta granulada finament, o pot, alternant adequadament els períodes d'activitat i latència, defugir unes situacions i trobar-ne d'altres, la qual cosa implicarà una resposta granulada gruixudament.

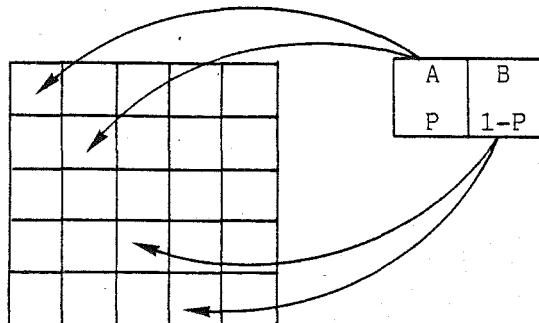
Wiens (1976) ressaltà la relativitat d'eixos conceptes: per exemple, allò que pot ser una contingència més per un individu

de vida llarga (p.e. un mamífer) pot ser l'ambient que troba tota la seva vida un lepidòpter. El primer exhibirà granulació fina, el segon gruixuda. També per algunes dimensions la percepció de l'ambient pot ser gruixuda i per altres fina: una larva pot passar tota la seva vida al mateix fruit, experimentant gruixudament l'ambient a l'espai, però estar sotmesa a nombroses contingències temporals (canvis de temperatura, pluges, ...) experimentant finament granulat l'ambient en el temps. Un altre factor important és el nivell al qual s'està parlant: el que pot ser una utilització granulada gruixudament a nivell individual (un individu a una sola clapa) pot ser una utilització finament granulada a nivell de població: els recursos utilitzats en proporció directa a la seva abundància.

Wallace (1968) va definir els conceptes de selecció "dura" i "tova" (hard and soft selection). A causa de l'àmplia difusió d'eixos conceptes i de l'ús no sempre adequat que se n'ha fet, ha cregut necessari discutir-los més detalladament i definir-los amb més precisió (Wallace (1975)). Per selecció dura entén aquella independent de la densitat i de la freqüència, per exemple la mortalitat per letals és independent del nombre d'individus i de les proporcions dels diferents tipus. Per selecció tova entén aquella dependent ahora de la densitat i la freqüència, per exemple aquest és el cas de larves que competeixen per una quantitat limitada de recursos, la probabilitat d'arribar a adult depèn del nombre o densitat de població (si n'hi ha pocs dels diferents tipus sobren recursos, n'hi ha prou per a tots) i de les freqüèn-

cies (si hi ha pocs competidors eficaços, els que ho són menys tenen més probabilitat de sobreviure).

Per aclarir aquest concepte podríem estudiar un model senzill de competició. Imaginem una població de zigots constituïda per dos tipus possibles A i B en proporcions P i $Q = 1-P$ respectivament, per exemple els dos fenotips possibles associats a un locus amb dos al·lels i dominància absoluta. Aquesta població és "molt gran" (teòricament infinita). Un nombre finit N d'aquests zigots (una mostra aleatòria simple) arriben a un medi on poden desenvolupar-se i esdevenir adults. Aquest medi està constituït per k "unitats de medi" o caselles cada una de les quals pot suportar el desenvolupament d'un sol zigot. Es suposa que les "arribades" es produeixen d'una en una en instants $t_1 < t_2 < \dots < t_N$ i amb repartició totalment aleatòria dels zigots a les caselles. Si dos zigots coincideixen a la mateixa casella es produeix una "competició" instantània en la qual un zigot desplaça a l'altre; el "guanyador" pot continuar el seu desenvolupament i el "perdedor" mor. La regla de competició és: si un A i un B coincideixen, A sempre desplaça a B; si coincideixen dos fenotips iguals es produeix una elecció aleatòria amb probabilitat 1/2 per cada un.



Aquest model es podria simular fàcilment amb un taulell (per exemple d'escacs $k=64$) fitxes de dos colors i una urna amb la composició adequada per produir esdeveniments segons les probabilitats desitjades. Per exemple si $k=64$, $N=200$ i $P=1/4$, n'hi hauria prou amb una urna amb 64 boles numerades del 1 al 64 i amb la quarta part d'elles vermelles. En extreure una bola, si fos vermella tindríem l'arribada d'un zigot A i en cas contrari un B, en retornant-la a l'urna i extreure'n una altra tindríem el número de la casella on va, caldria aleshores col·locar una fitxa (A o B segons el color de la primera extracció) a aquella casella. Si la casella ja fos ocupada caldria aplicar la regla de competició (llenant una moneda, per exemple, pel cas de competició entre dues fitxes del mateix tipus). Aquest procés caldria repetir-lo $N=200$ vegades.

A l'apèndix 1 estudiem matemàticament aquest model simple. Allí es demostra que la probabilitat de supervivència fins a l'estat adult reproductor d'un zigot A dels N zigots competidors és

$$W_A = \frac{k}{NP} \left[1 - \frac{P}{k} \left(1 - \frac{P}{2k}\right)^N - \left(1 - \frac{P}{k}\right)^{N+1} \right]$$

i la d'un B és

$$W_B = \frac{k}{N(1-P)} \left[\left(1 - \frac{P}{k}\right)^{N+1} - \left(1 - \frac{1}{k}\right)^{N+1} - \frac{(1-P)}{k} \cdot \left(1 - \frac{1+P}{2k}\right)^N \right]$$

les quals són evidentment funció de P , la freqüència, i de N o K , la densitat. A les taules següents es donen alguns valors de W_B/W_A que cal comparar amb el valor $1 = W_A/W_A$, ja que cal recordar que

FREQUENCIA .1

	Unitats de Medi.						
	100	200	300	400	500	600	700
Zigots							
100	.626	.785	.849	.884	.905	.920	.931
200	.418	.626	.726	.785	.823	.849	.869
300	.295	.508	.626	.700	.749	.785	.812
400	.219	.418	.544	.626	.684	.727	.759
500	.169	.349	.475	.563	.626	.674	.711
600	.134	.295	.418	.508	.575	.626	.667
700	.109	.253	.370	.460	.529	.583	.626
800	.090	.219	.330	.418	.488	.544	.589
900	.075	.191	.296	.382	.451	.508	.555
1000	.064	.169	.266	.349	.418	.475	.523

FREQUENCIA .2

	Unitats de Medi.						
	100	200	300	400	500	600	700
Zigots							
100	.620	.783	.848	.883	.905	.920	.931
200	.404	.621	.724	.783	.821	.848	.868
300	.275	.498	.621	.696	.747	.783	.810
400	.195	.405	.536	.621	.680	.724	.757
500	.142	.332	.465	.556	.621	.670	.708
600	.106	.276	.405	.499	.568	.621	.663
700	.081	.231	.355	.449	.521	.577	.621
800	.062	.195	.312	.405	.478	.536	.583
900	.049	.166	.276	.366	.440	.499	.547
1000	.038	.142	.245	.332	.405	.465	.514

FREQUENCIA .3

	Unitats de Medi.						
	100	200	300	400	500	600	700
Zigots							
100	.615	.781	.847	.883	.905	.920	.931
200	.391	.616	.721	.781	.820	.847	.867
300	.256	.489	.616	.693	.745	.781	.809
400	.172	.392	.528	.616	.677	.721	.755
500	.118	.316	.454	.548	.616	.666	.705
600	.083	.257	.392	.489	.561	.616	.659
700	.058	.210	.339	.438	.512	.570	.616
800	.042	.173	.295	.392	.468	.528	.576
900	.030	.143	.257	.352	.428	.490	.540
1000	.022	.119	.224	.316	.392	.454	.506

FREQUENCIA .4

	Unitats de Medi.						
	100	200	300	400	500	600	700
Zigots							
100	.610	.780	.847	.882	.905	.920	.931
200	.378	.610	.718	.780	.819	.847	.867
300	.238	.480	.611	.690	.742	.780	.808
400	.152	.379	.520	.611	.673	.719	.753
500	.098	.300	.444	.541	.611	.662	.702
600	.064	.239	.379	.480	.555	.611	.655
700	.042	.190	.325	.427	.504	.564	.611
800	.027	.152	.278	.379	.458	.520	.570
900	.018	.122	.239	.337	.417	.480	.532
1000	.012	.098	.205	.301	.379	.444	.497

FREQUENCIA .5

	Unitats de Medi.						
	100	200	300	400	500	600	700
Zigots							
100	.605	.778	.846	.882	.904	.919	.931
200	.366	.605	.716	.778	.818	.846	.866
300	.221	.471	.606	.686	.740	.778	.806
400	.134	.367	.512	.606	.670	.716	.751
500	.081	.285	.434	.534	.606	.659	.699
600	.049	.222	.367	.471	.548	.606	.651
700	.029	.173	.310	.416	.496	.557	.606
800	.018	.134	.263	.367	.448	.513	.564
900	.010	.104	.222	.324	.406	.472	.525
1000	6.62	.081	.188	.286	.367	.434	.489

FREQUENCIA .6

	Unitats de Medi.						
	100	200	300	400	500	600	700
Zigots							
100	.599	.776	.845	.881	.904	.919	.930
200	.354	.600	.713	.776	.817	.845	.866
300	.205	.462	.600	.683	.738	.777	.805
400	.118	.355	.505	.601	.666	.713	.749
500	.067	.271	.424	.527	.601	.655	.696
600	.037	.206	.355	.463	.541	.601	.647
700	.021	.156	.297	.406	.488	.551	.601
800	.011	.118	.248	.355	.439	.505	.558
900	6.47	.089	.207	.311	.395	.463	.518
1000	3.57	.067	.172	.271	.355	.424	.481

FREQUENCIA .7

	Unitats de Medi.						
	100	200	300	400	500	600	700
Zigots							
100	.594	.774	.844	.881	.904	.919	.930
200	.342	.595	.710	.775	.816	.844	.865
300	.191	.454	.595	.680	.736	.775	.804
400	.104	.343	.497	.596	.662	.711	.747
500	.055	.257	.414	.521	.596	.651	.693
600	.029	.192	.343	.454	.535	.596	.643
700	.015	.142	.284	.395	.480	.545	.596
800	7.67	.104	.234	.344	.430	.498	.552
900	3.89	.076	.192	.298	.385	.454	.511
1000	1.96	.055	.157	.258	.344	.414	.473

FREQUENCIA .8

	Unitats de Medi.						
	100	200	300	400	500	600	700
Zigots							
100	.589	.773	.843	.880	.903	.919	.930
200	.331	.590	.708	.773	.815	.843	.864
300	.178	.445	.590	.677	.733	.773	.803
400	.092	.332	.490	.591	.659	.708	.745
500	.046	.245	.405	.514	.591	.647	.690
600	.022	.179	.332	.446	.529	.591	.639
700	.010	.129	.272	.386	.472	.539	.591
800	5.15	.092	.221	.333	.421	.490	.546
900	2.41	.066	.179	.286	.374	.446	.504
1000	1.11	.046	.144	.245	.333	.405	.465

Proporció W_B/W_A segons diferents valors de freqüència de A, nombre d'unitats de medi i zigots produïts. Els valors superiors a 1 estan multiplicats per 10^{-3} .

allò important són les proporcions entre les probabilitats W dels fenotips A o B, no els valors absoluts de probabilitat, que depenen també de causes independents del fenotip.

Si no hi ha cap altra diferència selectiva entre A i B, 1 i W_B/W_A es poden considerar les eficàcies d'ambdós fenotips. Es comprova que l'eficàcia de B augmenta en disminuir la freqüència relativa de A, en concret si $P \rightarrow 1$ (mantenint N i k constants) es té que $W_B \rightarrow (1 - \frac{1}{k})^N$ mentre que si $P \rightarrow 0$, $W_B \rightarrow \frac{1}{N} [k(1 - (1 - \frac{1}{k})^{N+1}) - (1 - \frac{1}{2k})^N]$. Per $N=200$ i $k=64$, aquests valors són respectivament $W_B=0.0428662$ per a $P=1$ i $W_B=0.3054555$ per a $P=0$. Igualment es comprova que $\lim_{P \rightarrow 1} W_A = \frac{k}{N} \left[1 - \frac{1}{k} (1 - \frac{1}{2k})^N - (1 - \frac{1}{k})^{N+1} \right]$ i $\lim_{P \rightarrow 0} W_A = 1$, que pels mateixos valors de N i k són 0.2398317 i 1. La proporció W_B/W_A val 0.1787345 per $P=0$ i 0.3054555 per $P=1$, de manera que el genotip B és més afavorit quan la freqüència de A és als voltants de zero. Això no concorda amb la troballa freqüent de la superioritat del tipus rar. Possiblement, tal com hem comentat al principi d'aquesta secció, els mecanismes de selecció dependent de les freqüències amb el tipus rar afavorit requereixen l'existència d'heterogeneïtat ambiental.

Si $k \rightarrow \infty$, no hi ha limitacions quant a aquest recurs del medi (per exemple espai), ambdues eficàcies tendeixen al màxim ja que $W_A \rightarrow 1$ i $W_B \rightarrow 1$. En canvi si k es fa petit es ressalten les diferències en les probabilitats d'arribar a adults reproductors d'ambdós fenotips.

L'associació entre selecció dependent de les freqüències i de la densitat amb la competició té base experimental. Són interessants per exemple els treballs de Gromko i Richmond (1978) a caixes de poblacions de *Drosophila paulistorum*.

També es podria pensar en l'existència de dos tipus més de selecció: dependent de la freqüència i independent de la densitat i viceversa, dels quals a Wallace (1975) se'n donen exemples, i que no es poden considerar casos de selecció ni dura ni tova.

Tal com es veurà en repassar els models amb medi subdividit, sovint es parla de selecció dura i tova (per exemple Christiansen (1975), Christiansen i Feldman (1975)), però es demostra fàcilment que la noció d'eixos conceptes que tenen els autors d'aquests treballs no coincideix exactament amb la idea de Wallace (Wallace (1975), possiblement si que hi ha concordança amb treballs anteriors del mateix autor) de manera que poden produir-se confusions que caldrà evitar.

3.3. Variació espacial macrogeogràfica.

Aquesta secció tracta de resumir alguns treballs experimentals i teòrics als quals s'estudia la possible relació entre la variació de les freqüències gèniques, cromosòmiques, o dels caràcters morfològics, i l'heterogeneïtat ambiental a nivell macrogeogràfic. Amb aquestes qüestions s'hi relacionen íntimament altres problemes com l'explicació dels polimorfismes i l'especiació al·lopàtrica. Un

estudi més aprofundit es realitza a la tesi d'en G. Alonso (en preparació) i la tesina del mateix autor (Alonso (1975)).

Hi ha nombrosos treballs on es demostra l'existència de variació genètica a nivell macrogeogràfic, un repàs es troba a Gould i Johnston (1972). La interpretació d'aquests complexos patrons ha portat a una polèmica que encara dura. S'han donat interpretacions seleccionistes, basades en l'existència d'heterogeneïtat ambiental que influiria en el valor selectiu de les diferents formes presents a les poblacions, interpretacions neutralistes basades en l'efecte de l'aïllament i la deriva, i encara aquestes interpretacions han estat complementades amb consideracions històriques.

S'han proposat algunes proves estadístiques per determinar si la variació geogràfica (o temporal) observada pot atribuir-se a la selecció en un medi heterogeni o no hi ha raons per rebutjar una hipòtesi neutralista. Lewontin i Krakauer (1973) han definit un test basat en la distribució de l'estadístic $\hat{F}_e = S_p^2 / \bar{P}(1-\bar{P})$, anomenat "coeficient d'inbreeding efectiu", deduïda per tècniques de simulació. S_p^2 és la variància mostral de les freqüències d'un al·lel (o una ordenació o quelcom estudiat) exteses a totes les poblacions mostrejades, i \bar{P} és la freqüència mitjana. La idea fonamental és que si la diferenciació és deguda a causes aleatòries, aquestes actuaran igual sobre tots els loci i l'heterogeneïtat en els valor de \hat{F}_e pels diferents loci haurà de poder atribuir-se a l'atzar, contràriament a allò que seria d'esperar si es donés selecció, la qual és d'esperar que actui diferentment pels diferents loci. La validesa

de les conclusions extreïtes d'aquest test ha produït també alguna polèmica (Nei i Maruyama (1975), Robertson (1975 a,b), Lewontin i Krakauer (1975)). Smouse i Kojima (1972) han definit un test, basat en criteris de màxima versemblança, per estudiar la significació de l'associació entre freqüències i variables ambientals. Schaffer, Yardley i Anderson (1977) han definit un test orientat a la detecció de selecció direccional que actua en el temps, quan canvien les freqüències temporalment.

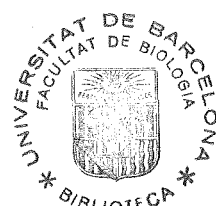
També s'han utilitzat sovint tècniques d'estadística descriptiva com correlació, regressió i anàlisi multivariable (un repàs es troba també a Gould i Johnston (1972)) per descriure associacions entre freqüències i característiques del medi.

Nevo (1973), Nevo, Dessauer i Chuang (1975), Nevo i Bar (1976), Gorman, Soulé, Yang i Nevo (1975) i Christiansen i Frydenberg (1974a, b), mitjançant el test de Lewontin i Krakauer (1973) han detectat efectes significatius de la selecció dependent de l'heterogeneïtat del medi a diferents polimorfismes enzimàtics detectats per electroforesi. Kojima, Smouse, Yang, Nair i Brnic (1972) han trobat quelcom semblant aplicant el test de Smouse i Kojima (1972), també a polimorfismes enzimàtics. Koehn i Rasmussen (1967) han trobat correlacions positives entre freqüències al·lèliques i característiques ambientals, igual que Johnson (1971) que a més ha fet estudis concordants de supervivència segons les condicions dels diferents genotips. Tomaszewski, Schaffer i Johnson (1973), Rocwood-Sluss, Johnston i Heed (1973),

Schaffer i Johnson (1974), han analitzat els polimorfismes enzimàtics (igual que tots els treballs citats en aquest paràgraf) amb relació a l'heterogeneïtat espacial mitjançant anàlisi multivariable, trobant també associacions.

El treball de Mckechnie, Erlich i White (1976) és una miscel·lània molt completa d'aplicacions de tècniques estadístiques per demostrar l'acció de la selecció natural a nivell macrogeogràfic, utilitzant dades sobre polimorfisme enzimàtic a 8 loci de les papellones *Euphydryas editha* i *E. chalycedona*. L'aplicació del test de Lewontin i Krakauer dóna allunyaments significatius d'allò esperat sota l'acció de deriva i flux genètic. També hi ha correlació significativa entre els valors d'una matriu de distàncies taxonòmiques entre poblacions i una matriu de distàncies entre ambients, on viuen aquestes poblacions, basada en 14 paràmetres físics de l'ambient. Les correlacions entre freqüències gèniques i paràmetres ambientals són igualment significatives. Finalment es troben associacions mitjançant regressió múltiple i anàlisi de components principals.

Les relacions entre els polimorfismes enzimàtics i les característiques físiques del medi també han estat estudiades per mètodes bioquímics per Koehn (1969), Merritt (1972), Day, Hillier i Clarke (1974 a,b,c) i Vigue i Johnson (1973) i per mètodes de selecció artificial, mesura de components de l'eficàcia en poblacions en diferents condicions, etc. (podríem dir-ne mètodes genètics) a Endler (1973), on una realització experimental del model de Kimura (1953) (Stepping-stone) dóna lloc a una clina, Johnson i Powell (1974),



Bijlsma i Van Delden (1977), Bijlsma (1978), Marinkovic i Ayala (1975,a,b), Wills i Nichols (1971, 1972), Cavender i Clegg (1978) i Delden, Boerema i Kamping (1978).

En canvi també hi ha nombrosos treballs on s'observen diferenciacions geogràfiques en les freqüències al·lèliques d'al·loenzims sense aparent canvi al medi o sense que es puguin atribuir a l'acció de la selecció natural, per exemple a Selander i Kaufman (1975) s'estudiaren electroforèticament 5 loci al cargol *Helix aspera*, els costums migratoris del qual fan pensar en el model d'isolació per distància de Wright (1940) i trobant que existeix una clara diferenciació geogràfica però sembla difícil atribuir-la a selecció dependent de la localització. Tampoc les clines que trobà Jones (1973) a *Cepaea nemoralis* no es poden atribuir a cap heterogeneïtat ambiental.

Més interessants encara són els resultats de Ward i Hebert (1972) on, pel locus ADH a *D. melanogaster*, s'estudia la resposta per línies seleccionades per alta activitat d'aquest enzim i línies seleccionades per baixa activitat. Malgrat tractar-se de línies homozigòtiques per un al·lel ADH, la resposta selectiva és molt ràpida, la qual cosa fa pensar en selecció a nivell de gens modificadors, en reajustos a la regulació, o coses similars, i sembla que tregui importància als resultats sobre propietats físico i químiques, i la seva relació amb característiques del medi, dels diferents al·loenzims. Realment, com l'electroforesi només detecta una part de la variabilitat, també podria ser que no es treballés amb línies pures.

Ward (1974) trobà gran variabilitat dins les línies "ràpides" i "lentes" quant a l'activitat d'ADH, encara que les primeres són per terme mitjà més actives. Aquests resultats podrien indicar això darrer, encara que també diferències a nivell de gens modificadors, interpretació reforçada en part pels resultats de creuaments entre soques de diferent línia, amb indicis de dominància que, potser, podria explicar-se postulant dominància a nivell de gens modificadors. Dades posteriors en aquest mateix sentit es troben a McDonald i Ayala (1978).

Els treballs citats anteriorment sembla que donen més èmfasi al paper evolutiu de la regulació i de les interaccions entre gens, on podria incloure's l'evolució a nivell d'ordenacions cromosòmiques, que a les modificacions de les propietats físico-químiques dels enzims, causades per substitució d'alguns aminoàcids. Això estaria amb concordança amb algunes contradiccions entre evidències de diferenciació morfològica o de comportament, inclús d'especiació, i grans similituds a nivell electroforètic (Avisé, Smith i Ayala (1975), Carson i Kaneshiro (1976), Kornfield i Koehn (1975), Nevo i Shaw (1972), Turner (1974)), acompanyades sovint de diferenciacions cariotípiques, o dades com les de Nair, Carson i Sene (1977) on es critiquen estimacions de distàncies evolutives entre *Drosophila setosimentum* i *D. ochrobasis* calculades a partir de les freqüències al·lèliques trobades electroforèticament: aparentment hi ha una gran diferenciació ja que un polimorfisme per cert enzim és present a una espècie i no a l'altra als adults, però a les larves hi ha una total identitat; es tracta d'una diferència a nivell de regulació durant el desenvolupament.

Variació cromosòmica a nivell macrogeogràfic també ha estat observada freqüentment, de fet és probable que sigui més freqüent que l'al·lèlica segons les consideracions teòriques d'alguns autors (Powell (1973)), (vegeu també la discussió de les diferències entre poblacions marginals i centrals, respecte als polimorfismes enzimàtic i cromosòmic, que es troba a l'apartat 3.4.3 dedicat a la discussió de la hipòtesi de variació del nínxol i les seves alternatives, i les dades presentades als paràgrafs anteriors i següents d'aquest apartat).

Ja s'han citat els treballs clàssics de Dobzhansky i col·laboradors a *D. pseudoobscura* i *D. persimilis* on les associacions entre tipus cromosòmics i canvis ambientals a l'espai i el temps semblava que indiquessin un valor selectiu d'aquests. Dades més recents en aquest mateix sentit són les de Levitan (1978) amb *Drosophila robusta* i Stalker (1980) amb *Drosophila melanogaster*. També es pot esmentar el treball dels autors europeus a *D. subobscura*, resumit a la tesi d'en G. Alonso (Alonso (1975)), i a altres treballs com Prevosti, Ocaña i Alonso (1975), Prevosti (1978) i Krimbas i Loukas (1980) encara que a aquests darrers treballs la interpretació, sense despreciar la selecció, és més aviat històrica. Mayhew, Kato, Ball i Epling (1966) han trobat clines nord-sud per les ordenacions SC i TL a *D. pseudoobscura* que sembla possible relacionar amb factors ambientals. Clines del mateix tipus (nord-sud) han estat trobades a *D. melanogaster*, als Estats Units, per Mettler, Voelker i Mukai (1977). Contràriament, a Dobzhansky (1963), Dobzhansky, Anderson, Pavlovsky, Powell

i Yardley (1975) es descriuen canvis al patró geogràfic de les freqüències d'arranjaments cromosòmics a *D. pseudoobscura*, seguits al llarg del temps, que no indiquen cap efecte d'heterogeneïtat ambiental ni de canvis temporals en el medi, sinó més aviat factors històrics (dispersió de nous arranjaments apareguts en un punt i que sembla que impliquin un avantatge selectiu a tota la zona d'extensió de l'espècie). A Fontdevila, Ruíz, Alonso i Ocaña (1981) s'estudia el polimorfisme cromosòmic a poblacions de Vell Món de *D. buzzatii*, espècie originària d'Amèrica. Les dades presentades sembla que indiquin una clara preponderància dels factors històrics (efectes fundacionals) sobre els factors selectius a nivell macrogeogràfic. Hi ha diferència entre les zones de colonització primària (associades a l'antic comerç amb Amèrica) més polimòrfiques i les zones de colonització secundària, menys polimòrfiques, possiblement dependents d'esdeveniments de fundació atzarosos, sense cap relació amb les condicions macroclimàtiques. En canvi sí que hi ha indicis de valor adaptatiu donada la presència a tot arreu de certes ordenacions. També sembla que els factors microambientals (per exemple llevats i espècies concretes d'*Opuntia*) puguin ésser importants en l'explicació dels polimorfismes.

Un altre conjunt de dades interessants és el referit a la comparació dels graus de polimorfisme de les poblacions centrals i marginals.

Hi ha dades bastant antigues sobre la presència de menor variabilitat genètica a les poblacions marginals que a les centrals (p.e.

Towsend (1952) a *Drosophila willistoni*). El desenvolupament de les tècniques d'anàlisi electroforètica ha permès comparar el grau de polimorfisme enzimàtic de les poblacions centrals i marginals, i comparar, igualment, aquestes dades amb dades de polimorfisme cromosòmic. Llevat de casos particulars contradictoris, sembla que la tendència general (Prakash, Lewontin i Hubby (1969) a *D. pseudoobscura*, Ayala, Powell i Dobzhansky (1971), Ayala, Powell, Tracey, Mourao i Perez-Salas (1972), Tabachnick i Powell (1977) a *D. willistoni*) és una superioritat significativa del grau de polimorfisme cromosòmic de les poblacions centrals enfront a les marginals i una igualtat o petita diferència entre el polimorfisme enzimàtic de les poblacions marginal i centrals. Això admet nombroses explicacions, no necessàriament contradictòries. Una d'elles es basa en la validesa de la hipòtesi de variació del nínxol (vegeu la propera secció): l'ambient utilitzat de les poblacions centrals és més variat i estable, i pot ser explotat per una més gran variació de races cromosòmiques, mentre que el de les poblacions marginals és més uniforme espacialment i inestable temporalment sustentant un menor polimorfisme cromosòmic. En canvi, el polimorfisme enzimàtic es basa en alguna propietat físico-química general que afavoreix l'heterozigosi. Però aquesta no és l'única explicació possible. Per exemple Ayala, Powell i Dobzhansky (1971) ressaltaren la importància dels efectes fundadors, que poden ésser la causa de la caiguda del polimorfisme cromosòmic i també, inicialment, per l'enzimàtic, però recuperant-se aquest darrer per mutació recurrent. En canvi, les experiències de Cordeiro, Salzano i Marques (1960) a *D. willistoni*,

on "s'injecten" masses de 60.000 mosques portadores d'ordenacions "centrals" (membres de la F_1 obtinguda en creuar mosques de les poblacions centrals amb mosques de les marginals) a poblacions marginals sembla que afavoreixin una interpretació seleccionista de barreres de coadaptació o pot ser basada en la variació del nínxol. Malgrat l'elevat nombre de "migrants" la freqüència de les ordenacions centrals disminueix ràpidament i les poblacions marginals retornen al seu estat monomòrfic originari. El que tots els autors citats anteriorment rebutgen és una interpretació neutralista. Brown, Marshall i Weir (1975) construï un model teòric segons el qual, les dades d'Ayala, Powell i Dobzhansky (1971) no serien possibles en una situació neutralista, llevat de considerar índexos de migració extremadament grans.

A la secció 3.4.4., en tractar de les hipòtesis alternatives a la hipòtesi de variació del nínxol, es discutiran els treballs de Carson, Soulé i Prevosti on es dóna més èmfasi a factors d'estabilitat ambientals i antiguetat de les poblacions per explicar les diferències entre els diferents tipus de poblacions.

Una altra classe de variabilitat geogràfica que ha estat estudiada des de fa temps és la fenotípica, com grandària i coloració a rèptils, patró de les bandes i coloració de les closques de cargols i pigmentació a insectes (Kettlewell (1973) dóna un repàs molt extens dels coneixements sobre melanisme). En molts d'aquests treballs és difícil destriar entre variació macro i micro-geogràfica. Es pot citar el treball de Cain i Sheppard (1954) sobre la variació geogràfica

fica al fenotip de *Cepaea nemoralis*, on es discuteix que una explicació adequada d'aquesta variabilitat pot ser una combinació de factors selectius que inclouen predació diferencial en diversos substractes i superioritat dels heterozigots, amb factors de deriva i de fundació. Al treball de Lamotte (1959) es generalitza l'explicació donada a l'anterior, incloent dades sobre diferències fisiològiques a diferents microclimes, associades amb diferents tipus de closques, a més de dades sobre variacions de l'ambient en el temps i efectes de la deriva en poblacions subdividides, qüestió estudiada teòricament als treballs d'en Malecot i d'altres autors més recents, tal com es discutirà breument més endavant. La variació geogràfica present a *Cepaea* en absència de variabilitat ambiental com a mínim aparent, els "efectes d'àrea" (Cain i Curry (1963)) sembla que indiquin la importància de les explicacions no seleccionistes; malgrat que Goodhart (1963) i Clarke (1966) han donat interpretacions seleccionistes a aquests efectes, Clarke (1968), en un repàs sobre dades de variabilitat a cargols concloué que cal una explicació complexa que integri la selecció dependent del lloc geogràfic amb els efectes de l'ambient genètic, la deriva, la mutació, la migració, etc. El treball d'en Brussard (1975) sobre poblacions Nord-americanes de *Cepaea*, d'origen recent, mostra la importància dels factors històrics en la interpretació de la variabilitat macrogeogràfica respecte del fenotip de la closca i també del genotip per tres loci enzimàtics. L'aplicació de mètodes d'anàlisi multivariable porta a definir dos grups clarament diferenciats de colònies que poden relacionar amb

gran seguretat amb dues colonitzacions, perfectament documentades, des d'Europa. Però l'alta taxa d'extincions, de colonitzacions fallides, també documentada al treball dels naturalistes americans, fa pensar al mateix temps en la importància de la selecció (sembla que foren introduïdes a llocs "equivocats"), encara que no hi ha dades de quins són els factors selectius més importants.

Hi ha una quantitat creixent de treballs teòrics sobre els patrons macrogeogràfics de polimorfisme. Ja s'han citat alguns treballs sobre mètodes estadístics per analitzar la significació, respecte de la controvèrsia selecció-neutralitat, dels patrons de freqüències observats. Aquesta discussió també s'ha expressat en la construcció de nombrosos models matemàtics i de simulació. Ja s'han citat els treballs de Kimura (1953) (Stepping-stone) i de Wright (1940). La demostració que hi pot haver polimorfisme global a una població subdividida a la qual les subpoblacions locals es diferencien pels efectes de la deriva, en contra de les tendències uniformitzadores de la mutació i de la migració, en absència de selecció, es troba al treball d'en Malecot (1950, 1951, 1959, 1962, 1966), continuat a Bodmer i Cavalli-Sforza (1968), Maruyama (1970) que dona una extensió al cas de poblacions subdividides dels models neutralistes de Crow i Kimura, demostrant que el polimorfisme és més versemblant en aquest cas, i Latter (1973). Feldman i Christiansen (1975) han estudiat el model de Kimura (1953), en poblacions finites i condicions de neutralitat, trobaren que el model usual (poblacions aproximadament de la mateixa grandària alineades i amb possible canvi entre veïnes únicament) pel cas de dos loci, tendeix a la igualtat entre subpoblacions i a l'anul·lació del desequilibri al

l·ligament, amb velocitat dependent de la freqüència de recombinació, mentre que si la seqüència de poblacions finites és entre dues poblacions infinites de diferent constitució, s'obté un estat d'equilibri amb una clina lineal de freqüències gèniques associada amb una clina de desequilibri al lligament, amb una velocitat d'apropament a aquest equilibri, independent de la recombinació.

Pollak (1972, 1974) i Bulmer (1972) han estudiat les condicions necessàries per l'establiment d'equilibris polimòrfics en una població subdividida en diferents subpoblacions parcialment aïllades, inicialment monomòrfica, quan apareix un mutant amb freqüència inicial molt baixa. Al model de Bulmer es fa la suposició, poc natural, que l'al·lel mutant, encara que amb freqüència inicial baixa, és present a totes les subpoblacions.

L'aparició de patrons espacials de freqüències gèniques, com ara clines, en condicions de selecció dependent de l'espai ha estat estudiada, entre altres, als models de simulació de Hastings i Rohlf (1974), Felsenstein (1975) i Slatkin i Charlesworth (1978). Al primer s'analitzà una situació semblant a la del model de Kimura (1953) amb poblacions finites i amb superioritat dels heterozigots que varia gradualment d'un extrem a l'altre de la seqüència de poblacions. Es dedueix que, sobretot per poblacions petites, el factor essencial és la intensitat de la migració i no el patró selectiu. És necessari un cert grau de migració mínim perquè es formi una clina, si no s'arriba a fixacions per deriva de diferents al·lells a diferents subpoblacions, amb polimorfisme global però sense formar cap clina, la

qual cosa recorda els resultats d'en Malecot. Slatkin i Charlesworth han fet una sèrie molt completa de simulacions analitzant la sort d'un al·lel introduït de nou a una població subdividida segons un arranjament lineal o un arranjament bidimensional de subpoblacions, en considerar els casos de gens avantatjosos, deleteris i neutres. Molts aspectes de l'evolució de les freqüències a les diferents subpoblacions són iguals pels tres tipus d'al·lels (formació de clines, probabilitat que un al·lel es trobi exactament a i subpoblacions ($1 \leq i \leq n$, on n és el nombre de subpoblacions) abans de perdre's ...). On difereixen més significativament els tres tipus d'al·lels és a la probabilitat d'arribar a fixar-se, pràcticament nul·la pels deleteris. Sembla que el progrés d'un al·lel és afavorit per les perturbacions aleatòries causades per la deriva que fa que sigui més fàcil que incrementi en freqüència a una subpoblació fins que la migració cap a les veïnes sigui efectiva. També es troba que la dispersió d'un al·lel és més efectiva a arranjaments bidimensionals de poblacions.

Als models matemàtics i de simulació de Slatkin i Maruyama (1975) i de Felsenstein (1975) s'estudià l'efecte de la deriva sobre els models deterministes, per explicar les clines. A Karlin i Richter-Dyn (1976) s'ha fet un estudi molt complet del model "stepping-stone" pel cas d'un locus amb dos al·lels amb un al·lel màximament afavorit en un extrem i l'altre a l'extrem contrari, amb variació gradual entre mig.

Balkau i Feldman (1973) estudiaren l'efecte de la selecció sobre un gen modificador de la migració. La norma general és la dis-

minució de la intensitat de migració fora de les poblacions de millor adaptació. Es tracta d'un model haploide (encara que s'apunta la versió diploide) basat en la teoria general de poblacions descrites per 2 loci amb 2 al·lels cada un (p.e. Karlin i Feldman (1970)) però amb un locus seleccionat i l'altre associat a la migració, però en si neutre.

Una extensió i generalització dels models citats anteriorment és la teoria general de l'evolució dels mecanismes o gens modificadors, ja esmentada (Karlin i Mc Gregor (1972a, 1974), Feldman i Balgau (1973), Feldman i Krakauer (1976)). Com s'ha dit, la tònica general és la tendència a la disminució de la migració i més en general l'intercanvi genètic (o recombinació, o mutació), que es podria considerar com una perturbació aleatòria a l'eficiència de l'adaptació. Hi ha estudis de camp, com el de Selander i Hudson (1976) a poblacions del sud de França de *Rumina* on sembla que hi hagi una clara especialització a la utilització de microhàbitats per part de línies d'autofecundació quasi isolades entre elles i monomòrfiques (amb població global polimòrfica). També sembla en aquesta línia el treball de Rick i Fobes (1975) sobre tomàquets de les illes Galàpagos. De tota manera, aquestes dades no són tan freqüents com per permetre afirmar la validesa general d'aquesta teoria. Cal remarcar que el treball esmentat anteriorment es refereix a microdistribució, a nivell d'una població local (un parc de Montpeller), però no és del tot inadequat incloure'l en la discussió en aquest punt ja que hi ha restriccions a l'intercanvi genètic entre subpoblacions tant o més intenses que algunes que es podrien observar en

una escala geogràfica superior. De fet la distinció que es fa en aquesta memòria entre nivell macro i microgeogràfic és força arbitrària. L'enfocament més adequat és un estudi general, considerant diferents graus d'intercanvi genètic (que poden anar d'un total aïllament a un intercanvi sense restriccions) entre subgrups o subpoblacions. Aquest és l'enfocament d'alguns treballs teòrics que es discuteixen a l'apartat 3.4.4, ampliacions del model de Levene (1953), però a la pràctica no està mancada de sentit la distinció que s'ha fet per agrupar d'alguna manera el material, sobre tot tenint en compte la usual manca de dades sobre els valors concrets dels paràmetres teòricament més rellevants (como ara taxes de migració).

La validesa explicativa i predictiva dels models anteriors és fortament condicionada pel coneixement del veritable valor a les poblacions dels paràmetres que els defineixen (objecció també aplicable als models i explicacions verbals i a les discussions de molt treball experimental). Concretament, en molts dels models és important el coneixement dels paràmetres que defineixen la migració, expressats en forma matricial en els més elaborats, segons una matriu de migració "progressiva" o "endavant" (forward) o una matriu de migració "regressiva" o "enrera" (backward). A la primera, diguem-ne $M' = (m'_{ij})$ $i, j = 1, \dots, n$, l'element m'_{ij} indica la proporció d'individus de la subpoblació i que migren cap a la j , a la segona, diguem-ne $M = (m_{ij})$ $i, j = 1, \dots, n$, l'element m_{ij} indica la proporció d'individus de la subopoblació i que procedeixen de j . Ambdues tenen el sentit de matrius de transició de probabilitat. El seu coneixement implicaria el de les grandàries efectives de les poblacions i el del nombre d'individus que migren i arriben a aparellar-se

o reproduir-se a l'altra població.

El estudis clàssics sobre mobilitat a *Drosophila pseudoobscura* (Dobzhansky i Wright (1943, 1947)) emprant mutants "orange" distingibles fenotípicament (però amb l'inconvenient que poden afectar la biologia de les mosques) i els treballs més recents emprant pols fluorescent a altres espècies de *Drosophila* (*persimilis*, *azteca* i *miranda*) de Powell i Dobzhansky (1976) on a més es discuteix el treball primerenc de E.A. i N.W. Timofeeff-Ressovsky a *D. melanogaster* i *D. funebris*, permeten fer algunes estimacions de la grandària de les unitats panmítiques i de la mitjana i la variància de la distància recorreguda diàriament. La mobilitat observada és totalment insuficient per permetre migració entre poblacions que sovint són separades per centenars de quilòmetres. Sembla que l'intercanvi entre poblacions hauria d'estar associat a factors de difusió passiva, l'efecte dels quals no ha estat gaire ben estudiat quantitativament. També és probable que la mobilitat de les mosques sigui diferent segons la distància entre llocs de menjar (Johnston i Heed (1975)) incrementant-se la mobilitat amb la distància i que quan el medi no és homogeni quant a llocs favorables i desfavorables, el moviment a l'atzar, modelitzat amb bastant d'aproximació pel procés de Wiener o moviment brownià als estudis de Dobzhansky, Wright i Powell, no és una suposició correcta, ja que es donen un moviment direccional des dels llocs desfavorables als més favorables.

3.4. El polimorfisme al·lèlic i cromosòmic, i la variació a nivell microgeogràfic.

3.4.1. El model de variació del nínxol. Indicis experimentals.

Entre les nombroses explicacions alternatives proposades per explicar el polimorfisme genètic observat a les poblacions, dins del grup de les hipòtesis de caire seleccionista, cal incloure el model de "variació del nínxol" (niche-variation). Com que l'aportació fonamental d'aquesta memòria és un estudi, mitjançant models de simulació, de la possible validesa de l'esmentat model per explicar l'aparició i el manteniment de polimorfismes cromosòmics, sembla lògic esmerçar una quantitat superior d'espai a la seva discussió.

El model de variació del nínxol, d'una manera planera i poc compromesa, compatible amb la majoria de les seves variants, pot enunciar-se dient que hi ha una relació creixent entre grau de variació (temporal i/o espacial) del nínxol i grau de polimorfisme de les poblacions que ocupen aquell nínxol, és precisament aquest polimorfisme un mecanisme d'adaptació a l'heterogeneïtat del medi.

Els treballs comentats en aquest apartat empen tots aquest conceptes (variació del nínxol, nombre de microclimes, explotació del medi...) a un nivell poc precís a les seves discussions -per altra banda, la freqüent manca de dades faria difícil precisar més-. Normalment no s'especifica la "granulació" del medi, ni la "duresa" de les possibles forces selectives, ni cap dels factors discutits anterior-

ment, factors que, segons la teoria, poden ésser fonamentals en el manteniment d'un polimorfisme.

Encara que sovint es considera el treball de Van Valen (1965) com la primera formulació explícita d'aquest model, hi ha referències indirectes i altres d'específiques a treballs anteriors, tant teòrics com experimentals. En aquest sentit es podrien citar els treballs de Dobzhansky, Spassky i Spassky (1952, 1954), Dobzhansky i Spassky (1953) i Pavan i altres (1951), on es comparen els graus de variabilitat genètica (en forma de letals, semiletals, subvitals, etc...) emmagatzemada a diverses espècies relacionades de *Drosophila* (*willistoni*, *prosaltans*, *melanogaster*, *persimilis* i *pseudoobscura*), i es troben relacions entre variabilitat emmagatzemada i adaptabilitat a diverses condicions, encara que les dades puguin admetre també explicacions alternatives, com ara les basades en diferències a l'antiguitat de les espècies.

També són en aquesta línia els treballs en caixes de poblacions, amb *Drosophila pseudoobscura*, de Beardmore, Dobzhansky i Pavlovsky (1960), Battaglia i Smith (1961), Dobzhansky i Pavlovsky (1961), Strickberger (1963) i Dobzhansky, Lewontin i Pavlovsky (1964), on, sota condicions de forta competència entre adults i/o larves, s'observen diferències en components de l'eficàcia i en el paràmetre general r_m , mesura de la capacitat per créixer, (vegeu Birch i altres (1963)), entre poblacions polimòrfiques i monomòrfiques per ordenacions cromosòmiques, a favor de les primeres. És comparable als anteriors el treball de Nickerson i Druger (1973) sobre compe-

tició de poblacions polimòrfiques i monomòrfiques cromosòmicament de *D. pseudoobscura* amb *D. nebulosa*. Es parla d'heterosi i de facilitació entre cariotips com a possibles mecanismes explicatius d'allò observat, que sembla que correspon a una millor explotació del medi per part de les poblacions polimòrfiques. El fet que Ohba (1967), també a *D. pseudoobscura*, no trobi cap avantatge de les poblacions polimòrfiques cariotípicament en condicions de baixa competència no contraduïu la interpretació feta dels resultats anteriors, en la línia de la hipòtesi de variació del nínxol. Possiblement s'aconsegueixi una millor explotació del medi, en condicions de forta competència, a base de l'adaptació de tipus concrets a parts concretes del medi, no necessària en condicions de baixa competència. També es podria interpretar diferentment, dient que en un medi molt hostil es manifesten els avantatges de certs tipus (per exemple els heterocariotips) i no en un medi "relaxat", on hi ha recursos per tots els individus, si la principal força selectiva és la competició per un o més factors del medi.

El treball de Da Cunha i col·laboradors durant els anys cinquanta, sobre el polimorfisme cromosòmic d'espècies americanes de *Drosophila*, principalment *D. willistoni*, és clarament en la línia de la hipòtesi de variació del nínxol, amb intents específics de provar-la. A Dobzhansky, Burla i Da Cunha (1950) hi ha un estudi similar als realitzats per Dobzhansky, Spassky i altres, citats abans, però respecte el grau de polimorfisme cromosòmic i no la variabilitat quant a letals, semiletals, subvitals i altres al·lels mutants. A Da Cunha, Burla i Dobzhansky (1950), on es compara el grau d'heterozigosi es--

estructural de diverses poblacions sud-americanes de *D. willistoni*, s'enuncia explícitament una hipòtesi explicativa d'aquest caire: el polimorfisme cromosòmic és adaptatiu, una població explota més microhabitats com més polimòrfica sigui. La zona central de distribució de l'espècie és més heterozigòtica, en correspondència amb una probable major complexitat del medi. Paral·lelament, el fet que els terrenys de màxim polimorfisme siguin geològicament nous està en contradicció amb una interpretació de tipus històric. A Da Cunha, Brnic i Salzano (1953) s'amplia l'estudi anterior i es reforcen les seves conclusions. A Da Cunha i Dobzhansky (1954) i a Da Cunha, Dobzhansky, Pavlovsky i Spassky (1959) s'intenta validar les hipòtesis anteriors d'una manera quantitativa, estudiant la correlació entre el nombre mitjà d'inversions heterozigòtiques i la diversitat ambiental, mesurada en una escala ordinal basada en l'avaluació de diferents característiques del medi com ara clima, complexitat biòtica (nombre d'espècies relacionades, possibles competidors, de manera que com més petit sigui més valor tindrà la població a l'escala de diversitat ambiental, ja que es suposa que té més micronínxols lliures) i fidelitat (restriccions, basades en el comportament, en l'ús del medi). La correlació és positiva i significativa, encara que algunes poblacions la trenquen fortament, ja que són molt poc polimòrfiques i de medi teòricament molt variat. Això fa pensar que la hipòtesi pot ser aproximadament vàlida però que cal complementar-la amb la consideració d'altres factors, com els discutits per Carson, que es comenten més endavant.

Els treballs citats al paràgraf anterior són ambigus quant a una interpretació més específica del significat evolutiu del poli-

morfisme cromosòmic. No es concreta si es tracta d'una adaptació concreta de certs cariotips (heterocariotips o homocariotips) a certes parts també concretes de l'ambient o si hi ha certs cariotips, generalment els heterocariotips, que mostren una major estabilitat i eficàcia davant de les diverses contingències (temporals, microhàbitats) de l'ambient, la qual explicació sembla que derivaria, en darrer terme, en una clàssica de superioritat dels heterozigots. A Da Cunha (1956) es descriuen experiments amb caixes de poblacions de *D. willistoni*, on poblacions polimòrfiques, totes elles amb la mateixa composició inicial, foren sotmeses al mateix medi, excepte la presència de diferents llevats. Encara que, en general, l'evolució de les caixes fou semblant, amb progrés dels heterocariotips sobre els homocariotips, es produí la desaparició de moltes formes cromosòmiques i un clar augment d'heterocariotips específics a cada tipus de caixa.

Sembla que hi hagi una superioritat general dels heterozigots combinada amb associació entre tipus específics (també heterocariotips) i llevats. Les dades de Da Cunha, Shehata i De Oliveira (1957) sobre llevats aïllats a l'estomac de diferents espècies simpàtriques de *Drosophila* i sobre atracció de diferents espècies per diferents llevats (tot en condicions naturals) també mostren associacions significatives, però a nivell d'espècie i no de tipus cariotípic, encara que si es relaciona l'especiació amb la presència de canvis estructurals als cromosomes, això podria ser alguna evidència més a favor de l'existència d'associacions entre cariotips i microhàbitats. Dades d'aquest tipus es discuteixen amb certa extensió més endavant (3.4.2.).

A la discussió general feta per Da Cunha (1960) (on entre altres coses es fa un repàs general dels casos, a insectes, on hi ha o no hi ha superioritat dels heterozigots estructurals) es discuteix que hi ha dues possibilitats a la hipòtesi general que lliga el grau de polimorfisme cromosòmic i l'adaptació a la variabilitat ambiental: a) homozigots (i perquè no heterozigots?) adaptats a diferents micronínxols, b) heterozigots, més estables, amb un marge més ampli de micronínxols possibles. No es precisa quina d'ambdues possibilitats, o alguna combinació o solució intermitja, és la hipòtesi explicativa més adequada a les seves dades.

El treball teòric de Levins (1965), és més explícit en aquest sentit. Levins, es basà en experiències de simulació contínua per estudiar l'estratègia poblacional òptima (ajust dels paràmetres que defineixen el sistema genètic) quan a maximitzar l'eficàcia mitjana a un medi variable, proposà que hi ha tres tipus bàsics (més totes les combinacions possibles) d'estratègies mitjançant les quals es pot aconseguir tal maximització: 1) l'estrategia de la qual *Drosophila melanogaster* en seria un representant típic, basada en l'explotació d'un nínxol ampli, alta homeòstasi individual i baixos nivells de polimorfisme, amb poca tendència a subdividir-se en espècies: 2) l'estratègia de la qual *D. willistoni* en seria un representant, basada en l'explotació d'un medi ampli, baixa homeòstasi individual i alts nivells de polimorfisme, amb tendències vers l'especiació; 3) l'estratègia representada per *D. prosaltans*, de nínxol restringit, baixa homeòstasi individual i baixos nivells de polimorfisme

poblacional. A aquest estudi, fet en condicions de variació temporal imprevisible, s'obtingué que l'estratègia òptima passa per la minimització de la resposta a la selecció; relacionat amb això hi ha el fet que a espècies amb estatègia de tipus 1 serà teòricament més freqüent la variància genètica amb base additiva, de resposta selectiva més intensa però minimitzada per l'estabilitat a nivell individual, amb híbrids intermitjos i poca davallada a la F_2 de creuar dues poblacions diferents, mentre que per espècies de tipus 2 la variància serà més de tipus epistàtic o similar, amb gran davallada a la F_2 , la qual cosa pot estar relacionada amb la presència de polimorfismes per inversions. Aquestes previsions es compleixen parcialment en els experiments descrits a Levins (1969) sobre resistència a altes temperatures i dessecació, excepte a *D. willistoni* que, malgrat tenir un nínxol aparentment ampli, no mostra ni gaire homeòstasi individual ni un grau gaire alt de variabilitat respecte a la resistència tèrmica. Però sembla que l'activitat de *D. willistoni* es reparteix d'una manera no aleatòria, de manera que és possible que aquesta espècie presenti molta més homeòstasi individual (basada en el comportament) que la prevista inicialment. Evidentment aquestes experiències són lluny d'aportar una informació decisiva quant a l'explicació del sentit dels polimorfismes al·lèlics o cromosòmics observats a les poblacions. També cal recordar els problemes associats a les teories i explicacions basades en criteris d'optimalitat i de selecció de grup.

La versió proposada a Van Valen (1965) de la hipòtesi de variació del nínxol per explicar el polimorfisme fenotípic a poblacions d'aus és del tipus 2, (i sovint es considera la veritable definició

d'aquest model, creiem, però, millor donar una definició més general, com la proposada al principi d'aquest apartat, per incloure un nombre major de treballs interessants relacionats amb el tema), es basa en postular que 1) la població és dividida en diversos grups a, b, c, ... i el medi en parts A, B, C, ..., sense excloure la possibilitat de variació contínua a ambdós casos, 2) els individus a es reproduïen millor que b, c ... a A, els b millor que a, c, ... a B, etc., 3) la diferència entre a, b, c ... és en part genètica, i 4) existeix algun mecanisme distribucional, de preferència per l'aparellament, etc. que implica diferències entre a, b, c ... quant a la utilització de A, B, C, ... Segons l'autor, això implicarà la presència de variació contínua o de polimorfisme, a més d'una grandària poblacional superior a les poblacions polimòrfiques, en explotar més possibilitats del medi. Van Vahlen (1965) ha fet un repàs de les dades sobre variació morfològica a aus, comparant poblacions continentals, presumiblement sotmeses a un medi més restringit a causa de la presència de nombroses espècies afins, competidores, amb poblacions d'illes, on la manca de competidors fa que, en principi, es pugui suposar l'existència d'un nínxol més ampli. L'aplicació de la prova de Bartlett de comparació de variàncies, indica que, en general, per cada espècie i caràcter mètric estudiats, la variància de les illes és superior a la del continent. El fet que *Fringilla* a les Canàries mostri un nínxol clarament restringit i al mateix temps unes variàncies molt menors a les esperades en una illa, s'interpreta com una evidència a favor de la hipòtesi i contra l'existència d'una possible variable concomitant que impliqués una correlació aparent entre amplitud del nínxol i variació.

Willson (1969) i Soulé i Stewart (1970) han criticat la hipòtesi de variació del nínxol, aportant dades en contra. Willson (1969) no observà diferències entre regions amb poques espècies d'aus i regions amb moltes espècies, quant a dimorfisme sexual i llargada del bec. Soulé i Stewart (1970) no trobaren correlacions, a ocells, entre varietat d'aliments i variació a característiques del bec. Es raona que si la variació en aquestes característiques és un medi d'adaptació a la varietat d'aliments, la variació haurà de ser superior a les espècies eurifàgiques que a les estenofàgiques, la qual cosa no s'observa. Es donen una sèrie d'explicacions alternatives possibles: immigració des de poblacions genèticament diferents i selecció direccional que afecti la canalització.

Van Valen i Grant (1970) han replicat als treballs anteriors, assenyalant que comparen espècies no relacionades, on difícilment és possible relacionar nombre d'espècies i grau d'interacció associat a disminució a la grandària del nínxol disponible. També pot ser que adaptacions totalment irrellevants provoquin diferències a la variació. A més, no distingeixen entre espècies eurifàgiques d'individus molt flexibles (precisament el cas de la majoria d'espècies estudiades per ells) i espècies estenofàgiques amb individus poc flexibles individualment, però que presenten molta variació a nivell de grups.

A Soulé (1972) s'estudià la variació fenotípica a poblacions insulars del llargardaix *Uta stansburiana*, mitjançant un estudi de regressió i correlació múltiple, es buscà quins són els millors predic-

tors de la variabilitat total. Aquests són el logaritme de l'àrea de l'illa, directament relacionat amb la variabilitat, i l'aïllament, inversament relacionat. Es considera que això no dóna suport a cap interpretació basada en la variació del nínxol sinó a interpretacions d'un altre tipus, com ara les de tipus històric.

També hi ha una quantitat creixent de dades referides a variabilitat genètica, sovint dades d'alloenzims, i variació temporal o espacial del medi. Moltes són favorables a la hipòtesi de variació del nínxol, o si més no compatibles amb ella. Beardmore (1970) ha fet un repàs de les dades experimentals a favor que els polimorfismes són mantinguts selectivament i segons la variabilitat espai-temporal del medi. Hoenigsberg, Castro, Granobles i Idrobo (1969) trobaren més llast genètic, utilitzat com a mesura de variabilitat, a poblacions tropicals de *Drosophila* que a poblacions de zones temperades. L'heterozigosi sembla més afavorida a les primeres, que probablement estan sotmeses a un ambient més complex. Però el fet que algunes de les poblacions tropicals estudiades estiguin sotmeses a un règim de colls de botella similar al de les temperades i mostrin un patró de variabilitat similar al d'aquestes sembla que indiqui la importància de l'estabilitat del medi enfront a catàstrofes ambientals fortes, d'acord més aviat amb hipòtesis alternatives de les comentades més endavant. A Powell (1971), amb *D. willistoni*, novament a Powell i Wistrand (1978) amb *D. pseudoobscura* (en aquest treball posterior no són vàlides les objeccions fetes al primer, basades en la presència d'inversions les quals serien les realment seleccionades) i a Minawa i Birley (1978) amb *D. melanogaster*, es pre-

senten dades de caixes de poblacions, amb ambients progressivament més complexes, on d'una manera significativa es troben associacions entre complexitat (espai-temporal) del medi i variabilitat genètica. Dades de poblacions naturals on s'observa relació entre polimorfisme a poblacions de mol·luscs marins i variació del medi es troben a Koehn i Mitton (1972), Levinton (1973) on s'observa un gradient de variabilitats genètiques segons la profunditat (associada amb diferent variabilitat del medi), Mitton i Koehn (1973) -juntament amb l'apèndix de Prout (1973)- i Koehn, Milkman i Mitton (1976) on s'observen canvis forts a les freqüències al·lèliques a distàncies molt curtes, correlacionats amb canvis de salinitat entre llocs veïns. A Bryant (1974 a,b) es relaciona el polimorfisme al·loenzimàtic a *Drosophila* amb variació temporal (climatologia), mitjançant tècniques d'anàlisi multivariable. A Nevo (1976) s'estudia la variació per 26 a 32 loci al·loenzimàtics a set poblacions de quatre espècies d'anurs israelians, (amb 14 loci comuns) de nínxol molt restringit fins a nínxol molt variable, passant per graus intermitjos. Es mesuren: el nombre mitjà d'al·lels per locus i la proporció mitjana de loci polimòrfics i la de loci heterozigòtics per individu. Totes les variables són significativament diferents entre espècies i mostren una ordenació d'acord amb la variació del medi propi de cada espècie. Sembla que aquesta variació genètica no es pot correlacionar amb l'edat geològica ni amb la grandària poblacional. Steiner (1977) ha relacionat variació genètica i grandària del nínxol a *Drosophila* mitjançant mètodes de regressió. L'estimació de la grandària del nínxol es basa en dades sobre llocs

d'oviposició i d'alimentació larvària coneguts. Es fa una primera anàlisi relacionant grau d'heterozigosi al·loenzimàtica i grandària del nínxol, per 12 espècies, corresponents a 12 punts a analitzar i una segona anàlisi per 8 poblacions de *D. setosimentum* (8 punts) a diferents alçades (es sospita que el nombre de substractes alimentaris diferents podria incrementar-se amb l'alçada) relacionant alçada amb polimorfisme al·loenzimàtic i cromosòmic. Totes les regressions lineals són significatives.

També són coherents amb la hipòtesi els resultats de tipus negatiu anàlegs als ja esmentats a Van Valen (1965) sobre *Fringilla* a Canàries. Aquest és també el cas de Prakash (1973) que detecta molt poca variabilitat a *Drosophila busckii*, espècie de nínxol molt restringit.

Blaylock i Shugart (1972) i Shugart i Blaylock (1973), mitjançant un altre enfocament han proporcionat unes dades i una anàlisi teòrica concordants amb la teoria de variació del nínxol. Estudiarren caixes de poblacions on coexistien soques molt consanguínies de *Drosophila simulans* i *D. melanogaster*. Cada 21 dies es feia un canvi a medi fresc, però abans es sotmetia als individus de *D. simulans* a radiacions d'una freqüència de 8 rads/segon, en dosis de 250, 500 i 1000 rads segons el tipus de caixa. Aquestes caixes es mantingueren en condicions constants de sis mesos a dos anys. Es detectaren diferències entre caixes control i caixes a 250, 500 i 1000 rads segons una anàlisi canònica basada en el nombre total d'individus, el nombre de *simulans*, el nombre de *melanogaster* i el tant per cent de

simulans de les diferents rèpliques. Si suposem que la radiació incrementa la taxa de mutació, els increments al nombre total d'individus i al percentatge de *D. simulans*, observats a 250 i 500 rads, es poden interpretar com produïts per increments a la variabilitat genètica que permeten ocupar més espai ecològic, en part no ocupat prèviament i en part a expenses de *D. melanogaster*. A 1000 rads no s'observa cap progrés de *D. simulans* ans el contrari, possiblement a causa d'un nombre molt alt de mutacions deletèries en aquesta dosi.

A Spiess (1968b) es repassen dades d'increments de la variabilitat genètica (per hibridització i/o irradiació) associats a increments de la biomassa i de la grandària poblacional.

A Mc Donald i Ayala (1974) es troben diferències al grau d'heterozigosi enzimàtica a caixes de poblacions de *D. pseudoobscura*, fundades en les mateixes condicions inicials excepte el grau de variació ambiental, basat en els llevats, el menjar, la temperatura i la il·luminació. Les poblacions en condicions més variades mostren un grau d'heterozigosi significativament superior.

Juntament amb aquestes dades que encaixen amb la teoria de la variació del nínxol, malgrat que no en siguin tampoc una demostració convincent, també n'hi ha de contradictòries. Ja ha estat citat el treball de Willson (1969), Soulé i Stewart (1970) i Soulé (1972) sobre variació fenotípica. A nivell de polimorfisme genètic hi ha dades de presència de forta variació al·lelica en absència d'aparent diversitat espai-temporal de l'ambient. Tal és el cas de l'estudi de Gooch i Schopf (1972) per espècies d'aigües marines profundes, medi



considerat fortament estable i uniforme, llevat d'un possible gradient de pressions, no analitzable amb el disseny experimental emprat pels autors. També hi ha casos amb manca de correlació entre diversitat ambiental i polimorfisme al·loenzimàtic. Sabath (1974) no trobà correlacions significatives entre grandària del nínxol (supposada funció de la diversitat d'aquest nínxol) i proporció de loci heterozigòtics per individu, ni entre grandària del nínxol i proporció de loci polimòrfics, estudiant 10 espècies de Drosophil·lids. Kornfield i Koehn (1975), han estudiat el polimorfisme al·loenzimàtic per 30 loci a dues espècies de peixos d'aigua dolça, de les quals una viu en aigües quasi constants i l'altra en aigües molt variables temporalment. Ambdues són molt similars electroforèticament i molt poc polimòrfiques. Tampoc a Somero i Soulé (1974) no es troben diferències significatives respecte del grau de polimorfisme enzimàtic, entre poblacions de peixos sotmeses a gran variació de temperatures i poblacions que viuen en medis estables i uniformes tèrmicament. A Soulé i Yang (1973) en un estudi similar al de Soulé (1972) a poblacions insulars de llangardaixos, pero estudiant la variació al·loenzimàtica per 20 loci, es troben unes correlacions baixes entre les diferents combinacions de variables dependents (grandària de les illes, alçada màxima, complexitat biòtica, distància al continent, entre altres variables) i el grau de polimorfisme expressat com a proporció mitjana de loci heterozigòtics. El nombre d'espècies emparentades és la variable que correlaciona millor i positivament. Com que es considera que el nombre d'espècies relacionades és inversament proporcional al nombre de micronínxols disponibles, això es considera una evidència, feble, contra la hipòtesi de varia

ció del nínxol. En general sembla que en aquestes poblacions correlaciona molt millor la variabilitat fenètica que l'alloenzimàtica amb les característiques del medi. Això possiblement no dóna suport ni contradiu la hipòtesi de variació del nínxol ni cap de les seves alternatives, sinó que més aviat fa pensar en un escàs valor selectiu del polimorfisme al·loenzimàtic. Tambè es troba una manca de correlació entre grandària del nínxol i polimorfisme al·loenzimàtic al repàs que feren Selander i Johnson (1973) a diferents espècies de mamífers amb dades que ressalten més aviat la importància dels factors històrics i la deriva.

3.4.2. Problemes experimentals de la validació del model de variació del nínxol. Relació amb els sistemes de recombinació. El model a nivell d'ecosistemes.

A l'apartat anterior es fa un repàs d'allò que s'entén per "model de variació del nínxol" i d'alguns treballs experimentals relacionats amb aquest model, a favor i en contra. La validesa d'aquestes dades és solament relativa ja que generalment admeten interpretacions complementàries o alternatives, segons quins valors dels paràmetres considerats importants (i usualment desconeguts) hom admeti com a certs. Manca una anàlisi més profunda, tal com es fa notar en algunes discussions generals (per exemple Rothstein (1973), Wiens (1976)). En particular manquen dades i índexos adequats per mesurar alguns dels factors considerats importants, i experiments que modelitzin les situacions supossades al model.

Un paràmetre fonamental és la "diversitat" del medi considerada sovint com a sinònim o quasi sinònim de "grandària" del nínxol realitzat, segons el model conjuntista de Hutchinson (1957), és a dir, com a gradària del conjunt de punts de l'espai (possiblement de moltes dimensions) ecològic que una població realment ocupa. Ja ha estat citat el treball de Da Cunha i col.laboradors. Rothstein (1973) ha proposat que, en una primera aproximació, es consideri directament proporcional a l'abundància de la població i inversament proporcional al nombre d'espècies relacionades simpàtriques, és a dir, que el seu criteri és més simplista que el de Da Cunha.

Roughgarden (1974) ha definit un mètode per partir la variància total de la variable usada per mesurar la utilització del nínxol (la grandària de les preses), en una part entre individus i una part dins dels individus, que correspondria a la flexibilitat de cada individu. Aquest enfocament encara que per un cas molt particular (poblacions de llangardaixos) i pel nínxol caracteritzat per una sola dimensió (grandària de la presa) és interessant ja que considera els dos problemes (variació del medi/flexibilitat individual, variabilitat poblacional) conjuntament. Aquest aspecte ha estat ressaltat sovint, per exemple recordem el treball de Levins (1965, 1969). També cal citar a Selander i Kaufman (1973) que han comparat el grau d'heterozigosi a animals "superiors" i "inferiors", menor als primers. Això s'interpreta a nivell de diferències a la "percepció" de l'ambient per part d'uns i altres: els vertebrats perceben l'ambient granulat finament, els "grans" de l'ambient no són res més que contingències que troben durant la seva vida, consideren que la selecció

natural afavorirà els individus més homeostàtics enfront a aquestes contingències; els invertebrats, menys mòbils, perceben l'ambient granulat grollerament, la selecció natural afavorirà l'adaptació a parts (o grans, taques) concretes del nínxol i la diversificació que implicarà polimorfisme. Powell, Dobzhansky, Hook i Wistrand (1975) en un repàs de les dades sobre mobilitat a *Drosophila pseudoobscura*, contràriament, han deduït que la mobilitat observada dels adults és suficient per evitar la microdiferenciació a no ser que els propis adults busquin llocs específics per aparellar-se, ovopositar, menjar, etc. (encara que, caldria afegir, la poca mobilitat dels estats larvaris semblaria que donés versemblança a l'explicació de Selander i Kaufman (1973)). Aquesta és una qüestió que es tractarà uns quants paràgrafs més endavant, ja que sembla essencial quan es vol discutir la validesa del model de variació del nínxol.

Partint de la idea expressada a Da Cunha (1960) i Dobzhansky (1962) podríem dir que hi ha dues variants fonamentals del model de variació del nínxol: a) els individus heterozigòtics són en general més estables, en un medi variat podran fer front amb èxit a més contingències o podran explotar amb èxit un nombre major de parts del nínxol. b) hi ha diferents tipus amb diferents parts específiques del nínxol òptimes.

La primera possibilitat es redueix al model clàssic de superioritat dels heterozigòtics, que, com hom sap, és una possible explicació seleccionista del polimorfisme estable observat a les poblacions. L'existència de mecanismes d'aquest tipus sembla ben pro-

provada, cal recordar, per exemple, els treballs de Spiess a *Drosophila*, per homozigots i heterozigots cromosòmics per inversions, citats a la secció 2.2. També es pot citar el treball de Lewontin (1956, 1957), en la línia d'aquesta versió de la hipòtesi de variació del nínxol. Recordem finalment el treball de Fontdevila, comentat a la secció 2.

En el treball teòric sobre la segona possibilitat hi ha unes condicions pel polimorfisme que en certa manera també recorden la condició de superioritat dels heterozigòtics. Per exemple al model de Levene (1953), tal com discutirem a l'apartat 3.4.4, les condicions pel polimorfisme es redueixen a superioritat de la mitjana harmònica de les eficàcies dels heterozigòtics enfront a les mitjans harmòniques del homozigòtics.

El problema fonamental és si la superioritat dels heterozigòtics pot explicar les nombroses dades sobre polimorfisme existents, tant experimentals com de camp. La resposta sembla negativa. Sembla ria una explicació força vàlida dels polimorfismes de dues variants, per exemple al·lèls d'un locus o ordenacions cromosòmiques. En situacions més complicades sembla que és una explicació insuficient. Recordem per exemple el treball de Dobzhansky i col·laboradors en caixes de poblacions amb coexistència de més d'una ordenació o amb ordenacions de diferent origen geogràfic, i les crítiques teòriques de Lewontin, Ginzburg i Tuljapurkar (1978), a l'apartat 2.2.

La segona versió del model de variació del nínxol es basa en la suposició, com s'ha dit, d'existència de diferents tipus, ordena-

cions cromosòmiques per exemple, especialment ben adaptats a parts específiques del nínxol ocupat per la població. A part dels possibles problemes teòrics, que es discuteixen al següent apartat, aquesta variant del model presenta alguns problemes importants de dades.

1) Una suposició bàsica és que l'eficàcia és una funció tant del genotip com de la part del medi que ocupen els individus amb aquell genotip. Ja hem presentat, a les seccions anteriors, algunes dades relacionades amb aquesta qüestió. Recordem els treballs sobre diferències bioquímiques i d'eficàcia entre diferents variants electroforètiques d'un enzim segons diferents valors de paràmetres físics i químics. També s'han citat els treballs de Spiess i col·laboradors on s'intenten relacionar diferents ordenacions cromosòmiques i factors com humitat o temperatura. És interessant el treball de Da Cunha (1956) sobre *D. willistoni* on s'estudia l'evolució de diferents caixes de poblacions, inicialment polimòrfiques cromosòmicament, totes amb la mateixa constitució inicial i amb el mateix medi excepte diferents llevats, amb desaparició de molts tipus cromosòmics i augments en freqüència d'altres, correlacionats amb els llevats.

Hi ha dades de camp on s'observen "correlacions amb l'hàbitat" a nivell microgeogràfic, és a dir distribucions "en taques" o "graduals" dels tipus d'organismes, correlacionades amb distribucions del mateix tipus del medi. A plantes, es pot citar el treball de Bratton (1976) que ha trobat relacions entre gradients microtopogrà

tics i temporals i diferències morfològiques a plantes herbàcies, en cara que aquestes dades es podrien interpretar com adaptacions a nivell individual basades en diferents respostes de creixement segons l'ambient, sense una base genètica evident. Kessell (1979) també descriu associacions entre característiques de l'habitat i dues varietats morfològiques simpàtriques, amb base genètica, a l'abet *Tsuga canadensis*. També són significatives les correlacions entre els genotips per cinc loci enzimàtics i diferents microclimes en una zona de transició entre dos tipus de vegetació, presentades per Hamrick i Allard (1972) a *Avena barbata*. Jain i Bradshaw (1966) han presentat dades de dues poblacions adjacents i sense aparents restriccions a la pol·linització mútua, en medis presumiblement diferents, i amb fortes diferències genètiques.

Cal, no obstant, prendre aquests treballs amb una certa precaució, sobretot quan els paràmetres que defineixen les diferències ambientals no estan ben definits. Les diferències observades podrien ésser causades per altres mecanismes, com ara l'isolament reproductiu (no sembla que sigui aquest el cas del treball de Jain i Bradshaw) recordem per exemple el treball sobre mol·luscs, com *Cepaea*. Schaal (1975) (vegeu també Jones (1977) i Schaal (1977)) ha presentat un estudi molt complet sobre l'estructura genètica, per 27 loci aloenzimàtics, i diferenciacions locals o l'herba *Liatris cylindracea*, per seixanta quadrats de terreny de 3 m². Hi ha clares diferències locals, però les freqüències al·lèliques no correlacionen significativament amb cap de les nombroses variables edàfiques estudiades (excepte 2 loci, amb correlació negativa) les quals també varien

segons els quadrats. Sembla que el factor fonamental a la diferenciació són les abelles, que presenten un comportament pol·linitzador complex. No obstant, hi ha diferències clares en l'èxit de llavors de diferent procedència a diferents tipus de terreny, però no correlacionables amb els al·lels dels loci estudiats. Això, novament, sembla que tregui importància selectiva al polimorfisme enzimàtic detectat per electroforesi. En animals també és difícil relacionar les diferenciacions locals al genotip per loci al·loenzimàtics i les diferències microclimàtiques. Així, el polimorfisme observat per Burns i Johnson (1971) a la papallona *Hemiarctus isola* sembla associat a un medi variable però també a complexos costums d'aparellament, realitzat preferentment dins dels veïnatsges del lloc d'origen. Semblen més clares les dades de Saul i col. (1978) que troben associacions significatives entre tipus d'hàbitat larvari (arbres: roure o faig) i al·lels d'un locus esterase al mosquit *Aedes triseriatus*. També hi ha dades senzillament negatives com les de Baker, Maynard Smith i Strobeck (1975) que no trobaren cap correlació entre freqüències al·lèliques i components d'un medi heterogeni.

Cal no exagerar la importància d'aquestes dades negatives, que podrien estar causades senzillament per no haver estudiat els caràcters físics o genètics que realment correlacionen. També és molt simplista intentar correlacionar les freqüències al·lèliques a un locus individual i les variables definidores del medi, semblaria més adequat correlacionar grups de variables ambientals amb les freqüències genotípiques a molts loci, per intentar reflectir interaccions segurament molt fines, quasi impossibles de detectar a nivell de loci in

dividuals. També és molt possible, quan s'estudien diversos loci, que les relacions de lligament siguin determinants a la detecció o absència d'associacions genotip / ambient. Mitter i Futuyma (1979) han fet un repàs de dades d'associació entre al·lels de loci aloenzimàtics i micronínxols a diferents espècies d'insectes fitòfegs (Geometridae). No han trobat associacions llevat d'un cas (dels 7 loci i 3 espècies estudiades). En canvi, sí que han trobat una clara associació pel cas d'una arna partenogenètica. Aquest és un cas al qual l'absència de recombinació s'associa a una resposta aparent a la selecció disruptiva.

Les inversions cromosòmiques, interpretades com a supergens, sembla més raonable que correlacionin significativament amb paràmetres que defineixin heterogeneïtats del nínxol, però sigui per manca d'estudis d'aquesta mena, sobre tot a nivell d'estructura cromosòmica dels estats sedentaris, o per manca real d'associacions, hi ha poques dades i no són concloents. De fet, autors com Carson (1959) i Soulé (1973), que han proposat explicacions alternatives al model de variació del nínxol per explicar el polimorfisme cromosòmic, parteixen de negar explícitament l'existència d'aquestes associacions, donada la manca de dades positives.

Les possibles correlacions amb l'hàbitat estan associades íntimament al procediment de distribució dels tipus als micronínxols. Aquesta pot ser a l'atzar o, d'alguna manera, direccional. La distribució a l'atzar-entesa com aquella que es produeix d'una manera independent del genotip o del fenotip, de la procedència dels indi

vidus, dels altres individus i de les característiques del medi-pot implicar associacions a causa de la selecció diferencial, si a cada subdivisió són afavorits tipus diferents. La distribució direccional implica alguna forma d'elecció del medi, la qual, quan depèn del tipus d'individu, implica correlació. La implicació inversa no és necessàriament certa.

Hi ha nombroses dades experimentals que indiquen allunyaments significatius de la distribució a l'atzar per part dels organismes i de la utilització aleatòria dels recursos, però, certament, poques que ho relacionin amb caràcters genètics concrets.

Del Solar i Palomino (1966) a *D. melanogaster* trobaren que el nombre d'ous posats per pot no segueix una distribució de Poisson sinó una binomial negativa, observaren tendències gregàries i a deixar els ous a llocs que prèviament ja han estat ocupats per larves. Del Solar (1968) comprovà que el grau d'agregació és sota control genètic, amb una ràpida resposta selectiva. Les experiències de selecció, realitzades sobre poblacions homocariotípiques per les ordenacions AR i CH, i sobre poblacions heterocariotípiques AR/CH no indiquen cap diferència entre cariotips. Ayala i Ayala (1969), també a *D. melanogaster* trobaren allunyaments significatius de la distribució a l'atzar dels llocs d'oviposició, associades amb possibles heterogeneïtats dels llevats a diferents plaques i/o a la constitució genètica de les soques emprades, però sense definir-les més clarament. Dethier (1954) feu un repàs dels costums alimentaris dels insectes fitòfegs, que també sembla evident que són lluny de

l'aleatorietat, en contrast amb el fet que els requeriments alimentaris bàsics no són molt heterogenis. Ford (1976) ha discutit que *Biston betularia* sembla que esculli el color de la superfície on es posarà, segons el seu propi color, i no ho fa aleatòriament.

L'existència d'una base genètica per aquests comportaments selectius ha estat comprovada repetidament des de la dècada dels seixanta: Benzer (1967) detectà mutants associats amb el comportament fototàctic, Pimentel, Smith i Soans (1967), a *Musca domestica*, realitzaren experiments de selecció disruptiva per la tendència a ovipositar a dos tipus de medis ("peix" i "banana") amb diferents graus de migració entre ambdues línies (5%, 15% i 30%). Hi ha una clara divergència, mantinguda en moltes generacions quan es deixa de seleccionar. Dobzhansky i Spassky (1967, 1969), Dobzhansky, Spassky i Sved (1968) i Dobzhansky (1972) observaren resposta selectiva per diferents graus de geotàxia i fototàxia a *D. pseudoobscura* i Polivanov (1975) a *D. persimilis*. Kekić i Marinković (1974) ha observat intenses respostes selectives de *Drosophila subobscura* respecte de la tendència a escollir diferents intensitats lluminoses, caràcter amb fortes regularitats, tal com s'observa en experiències amb individus marcats amb pols fluorescents. La dependència de *D. subobscura* a la intensitat de la llum és superior a la de *D. melanogaster* i *D. pseudoobscura*. Sewell, Burnet i Connolly (1975) han observat, a *D. melanogaster*, una ràpida resposta selectiva pel comportament alimentari ràpid o lent de las larves. Fuyama (1976) ha observat diferències a la sensibilitat de cinc soques de diferent origen geogràfic respecte de diverses substàncies oloroses. Pyle (1976) ha observat diferències

al lloc d'oviposició de soques de *D. melanogaster* seleccionades per a diferents comportaments geotàctics, és a dir, que són caracters amb base genètica i relacionats. També, del Solar (1966) i Dobzhansky i Pavlovsky (1971) observaren que de les experiències de selecció artificial per geotàxia i fototàxia se'n deriva aïllament sexual. La genètica del comportament és complexa i de vegades és difícil destriar els factors genètics dels d'altra mena, així passa per exemple a Ikeda (1976) on s'observa que la velocitat d'aparellament és dependent d'una manera complexa de l'experiència passada i de la constitució genètica. Dobzhansky i Spassky (1962, 1967) observaren que la resposta selectiva a la geotàxia és també altament dependent de mecanismes de selecció dependent de les freqüències relatives. Per vertebrats, com els rats-penats *Myotis lucifugus* (Buchler (1976)) que manifesten un comportament altament selectiu en l'elecció de preses (insectes), basant-se possiblement en el patró de vibracions produïdes pel vol d'aquestes, encara és més difícil relacionar directament factors genètics amb comportaments.

Que moltes components del comportament, en particular les que poden determinar l'elecció d'una part del medi, tenen base genètica sembla força versemblant. El que ja no és tan clar és la identificació dels gens implicats, i encara menys les possibles associacions amb gens "fisiològics" que determinin diferències d'eficàcia a aquestes parts del medi. Dobzhansky, Pavlovsky i Andregg (1975) per *D. pseudoobscura* deduiren que el fototactisme depèn de gens repartits per tots els cromosomes, principalment el tercer. Sembla que no hi

ha gaires gens efectius o uns pocs amb efecte superior als altres. A *D. melanogaster*, Burnet, Sewell i Bos (1977) han trobat que el comportament alimentari (ràpid o lent) de les larves depèn de gens repartits pels tres cromosomes grans, amb interaccions epistàtiques i de dominància que tamponen bastant eixos caràcters. Un dels pocs exemples que semblen clars de polimorfisme genètic associat a diferències a l'explotació del medi és el cas estudiat per de Souza, da Cunha i dos Santos (1970) a *D. willistoni*. A caixes de poblacions, inicialment les larves eren capaces de sobreviure únicament als pots de menjar. L'alta densitat de larves implicava certa mobilitat i una part de les larves emigraven fora dels pots. La majoria morien deshidratades o desnodrides. però a poc a poc esdevingueren més freqüents les larves que buscaven activament l'exterior i arribaven a pupar-hi normalment. Aquest comportament està associat a una diferència gènica major i única, i correlacionat amb una sèrie de caràcters com taxa de desenvolupament, més ràpid a les exteriors, nombre de quetes, pes, grau d'activitat i fototàxia, que determinen dues races diferenciades. Les poblacions polimòrfiques per aquest caràcter presenten més biomassa que les monomòrfiques, que només poden explotar un nínxol més restringit.

Hi ha un mecanisme que pot implicar elecció d'hàbitat relacionada, indirectament, amb diferències genètiques: l'aprenentatge a partir dels progenitors o parents. Un mecanisme ben estudiat és l'"imprinting" (Lorenz (1937)), conegut des de fa temps a molts animals (per exemple, a insectes: Thorpe (1939)). Dethier (1954) resumí les dades conegudes fins aquell any, a insectes fitòfegs, de con

dicionament larvari respecte al lloc d'oviposició: sembla com si les femelles "recordessin" les característiques del medi on varen créixer i ovipositessin amb més probabilitat a llocs similars. Dades més recents de condicionament olfatori i a xocs elèctrics són les de Quinn, Harris i Benzer (1974) a *D. melanogaster*. Si la viabilitat de les larves depèn del seu genotip i del medi, aquest mecanisme pot mantenir línies més o menys diferenciades per selecció disruptiva, i per tant polimorfisme. També, a la llarga, si aquestes diferències fisiològiques correlacionen amb d'altres relacionades amb la reproducció, se'n pot derivar aïllament reproductiu que si és absolut portarà finalment al manteniment de dues línies homozigòtiques per al·lels diferents i per tant un polimorfisme global, o si és relatiu a un estat polimòrfic d'equilibri amb coexistència d'homozigots i heterozigots. El model matemàtic determinista de Kalmus i Maynard Smith (1966) i el de simulació de Seiger (1967) porten a aquesta conclusió pel cas d'aïllament derivat directament de condicionament sexual vers els individus similars.

Immelmann (1975) ha fet un repàs de les dades sobre imprinting i la seva importància ecològica i genètica. Considera que una estratègia d'adaptació al medi basada majoritàriament en l'aprenentatge és superior a l'adaptació de comportament amb una base genètica directa, és més flexible i alhora més precisa. Està relacionada amb la constitució genètica dels individus però indirectament, com a parens dels individus "patró" del comportament. També les diferències de capacitat per aprendre i recordar poden estar lligades a diferències genètiques, aquest és el cas descrit per Dudai, Jan, Byers,

Quinn i Benzer (1976) d'un mutant associat a carencia de memòria a llarg termini.

A nivell d'espècies simpàtriques hi ha fortes evidències a favor que l'explotació direccional del medi disminueix la competició i permet la coexistència entre elles. Al gènere *Drosophila* hi ha els estudis sobre distribució espacial de Dobzhansky i Pavan (1950), estudis sobre la microdistribució dels llocs de menjar, tant per adults com per larves, i oviposició: Carson (1951), Da Cunha, Dobzhansky i Sokoloff (1951), Moore (1952), Dobzhansky i Da Cunha (1955), Da Cunha, Shehata i De Oliveira (1957), Cooper (1960), Lindsay (1958), Pipkin, Rodriguez, Leon (1966); respostes fototàctiques i geotàctiques: Spassky i Dobzhansky (1967), Mc Donald i Parsons (1973), Rocwell i Seiger (1973), Rocwell, Cooke i Harmsen (1975) i Parsons (1975). Això sembla que indiqui que a nivell d'espècies, es a dir, de grups aïllats entre ells, hi ha dades convincents a favor d'una interpretació del tipus del model de variació del nínxol, no solament al nivell més o menys groller de les correlacions entre diversitat en espècies i diversitat del nínxol, sinó de veritables associacions entre subconjunts del nínxol i espècies. La qüestió bàsica és si dins de les espècies també es donen situacions similars: subdivisions en "races" diferenciades genèticament i especialitzades en parts del nínxol ocupat per l'espècie, mantenint-se així un polimorfisme més o menys estable, i en quines condicions aquestes races poden esdevenir espècies aïllades, o si aquesta coexistència és posterior a l'aparició de mecanismes d'aïllament sexual i dins dels grups amb intercanvi genètic no és una explicació vàlida del

polimorfisme. Si l'especiació es produís per aïllament de grups de polimorfisme, per exemple a partir de races cromosòmiques, aquestes diferències haurien de ser heretades per les espècies. Aquest sembla el cas de moltes espècies bessones, com *D. persimilis* i *D. pseudoobscura*. Però també hi ha casos, com el de les espècies de *Drosophila* hawaiianes, *D. silvarensis* i *D. heedi* on l'especiació no es correspon amb canvis cromosòmics ni en les freqüències d'al·lels per loci enzimàtics, malgrat que coexisteixen en un àrea molt restringida i presenten un alt grau de separació del nínxol quant a l'oviposició (Kaneshiro, Carson, Clayton i Heed (1973)). Heed (1971) no trobà associació específica entre espècies hawaiianes simpàtriques i substractes per ovipositar i menjar, sinó associació entre unitats taxonòmiques superiors i substractes. Això es podria interpretar com que l'especiació s'ha produït per una via diferent a l'especialització ecològica i ha estat anterior a ella, com a mínim en aquests casos.

El treball en el camp de la selecció artificial i natural disruptiva, és a dir, respecte a dos o més òptims extrems, és un conjunt d'experiències genètiques que modelitzen, d'una manera simple, les situacions discutides a paràgrafs anteriors.

Segons Mather (1955) la selecció disruptiva pot donar lloc a:

1) Aparició de polimorfismes al·lèlics o fenotípics, suposició que sembla confirmada experimentalment. Entre d'altres es podria citar a: Thoday i Boam (1959), Gibson i Thoday (1962), Wolstenholme i Thoday (1963), en experiències de selecció artificial pel nombre

de quetes a *Drosophila melanogaster*, on es seleccionen només mascles, en línies per alt nombre de quetes y baix nombre de quetes, però creuant-los amb femelles d'una línia oposada agafades a l'atzar: hi ha una clara diferenciació (després d'unes primeres generacions en les que la selecció sembla inefectiva) de la població en dues subpoblacions, amb alt i baix nombre de quetes, malgrat que ambdues subpoblacions s'han de considerar dins d'un mateix "pool" genètic, a causa del mètode d'aparellament emprat.

Clarke i Sheppard (1960) han ressaltat també l'existència de selecció disruptiva en l'evolució del polimorfisme fenotípic associat amb les adaptacions mimètiques, en poblacions naturals de *Papilio dardanus*. Snaydon (1970) ha analitzat la diferenciació de poblacions naturals de plantes (*Anthoxanthum odoratum*) sotmeses a diferents tipus de terra.

2) Aparició de mecanismes d'isolació reproductiva entre les subpoblacions més o menys ben adaptades als distints òptims del medi (per exemple els diferents patrons que pot mimetitzar una espècie) base de la selecció disruptiva, com un primer pas vers l'especiació. Un repàs bibliogràfic, comparatiu d'animals i plantes, referit a les dades experimentals disponibles sobre l'aparició d'aixos mecanismes d'aïllament es troba a Levin (1970).

El efectes 1 i 2 no han d'anar forçosament associats. Mather (1955) afirma que es donarà només polimorfisme sense isolament (és a dir, que apart dels gens "responsables" del polimorfisme,

les subpoblacions compartiran el mateix "pool" genètic) quan es donin certes circumstàncies, com ara que l'òptim d'un fenotipus depengui de les freqüències dels altres (això sembla clar, per exemple, en el dimorfisme sexual i en el polimorfisme associat a l'adaptació mimètica, on l'eficàcia d'una determinada cripsi depèn de la freqüència a la que s'adopten els diferents patrons d'imitació). Aquest cas correspondria a un regim de selecció del tipus de Levene (1953), tal com discutim als apartats 3.4.4 i 6.4. Thoday i Gibson (1970) han discutit les condicions que afavoririen l'aparició d'aïllament reproductiu en condicions de selecció disruptiva. Aquests podrien ésser per exemple l'existència de pleiotropia en la qual els gens que controlin el caràcter (o caràcters) més directament responsable de l'eficàcia, controlin també els mecanismes d'aïllament (contràriament al que creu Maynard Smith (1966)), i el lligament entre loci relacionats amb la selecció i loci relacionats amb la isolació reproductiva, sobretot quan hi ha equilibri en el lligament.

Als treballs esmentats en aquest apartat en general no es discuteix el paper de les modificacions de la freqüència de recombinació. Cal dir que Thoday i Boam (1959) i posteriors del mateix equip, interpretaren els seus resultats mitjançant l'ocurrència de fets de recombinació, mecanisme que donada la petita grandària poblacional emprada (20 individus per línia) i per tant la forta incidència de la deriva genètica, és explicable dins de les prediccions de Hill i Robertson (1966).

Una recopilació de dades presents a la literatura, fins l'any 1958, de la relació entre sistemes de recombinació i factors ecològics i genètics, en plantes, és el treball de Grant (1958). Sembla que hi ha una clara associació entre les plantes llenyoses, amb temps llarg de generació i els sistemes de recombinació més aviat lliure (alt nombre de cromosomes, fecundació creuada, baixa freqüència d'inversions i translocacions, etc...) i entre les plantes herbàcies de vida curta i els sistemes restringidors de la recombinació (baix nombre de cromosomes, autofecundació més freqüent, abundància d'inversions i translocacions ...). Grant ho interpreta com un efecte de que les darreres estiguin més adaptades a ambients particulars i aproximadament fixos en el temps. Si la recombinació fos lliure es produïrien molts gamets escassament favorables en tals ambients. En canvi, els arbres produeixen molts més zigots dels que realment donaran lloc a nous individus, la seva adaptació es realitza mitjançant un sistema que permet mantenir un grau molt més alt de variabilitat potencial, mentre que en les plantes herbàcies l'adaptació és oportunista i a curt termini.

Un repàs recent de la bibliografia sobre la relació entre sistemes de recombinació i estructura espai-temporal del medi, en plantes, és el de Levin (1975). Sembla que es pot establir que les propietats dels sistemes de recombinació estan estretament lligades amb la posició de l'espècie en la successió ecològica, duresa de l'ambient, longevitat i predictibilitat del clima o de certs components abiòtics de l'ambient així com de les malalties i la preda--

ció. Hi ha una marcada associació entre sistemes oberts de recombinació i comunitats tropicals en clímax, que experimenten pestes intenses, sistemàtiques (medi "predictible") i susceptibles de coevolucionar amb els hostes. Les dades són prou complexes perquè no sigui possible establir una relació simple.

Levin (1975) ha indicat la possibilitat d'aplicar tècniques matemàtiques derivades de la teoria de la decisió, que donin el sistema de recombinació òptim donada l'estructura estadística del medi. La seva interpretació és la següent: la recombinació lliure pot ésser afavorida si gran part de la variabilitat en eficàcia és d'origen genètic i hi ha selecció intensa associada a competició en hàbitats fortament saturats; això estaria d'acord amb els resultats del model matemàtic de Williams i Mitton (1973); aleshores l'adaptació és més aviat en el temps. En canvi, si l'adaptació s'ha de considerar en l'espai, acomplida per mecanismes ecològics o etològics, amb una adaptació als hàbitats progressivament més restringida i especialitzada per part dels diferents genotips, minimitzant la superposició, com en el model de teoria de jocs de Gilpin (1974), pot ésser favorable algun mecanisme de restricció de la recombinació. Això sembla que concordi amb les dades existents sobre les poblacions centrals de *Drosophila subobscura*, més ricament polimorfiques (Carson (1955a), Ayala, Powell i Dobzhansky (1971) i altres), si s'admet un mecanisme d'adaptació semblant. En general un allunyament dels sistemes oberts de recombinació sembla que porti associat un increment de la grandària poblacional (Levin (1975)), que podria

estar relacionat amb una explotació del medi optimitzada segons algun dels criteris esmentats abans. Aquesta interpretació de Levin (1975) sembla que concordi amb la del treball més antic de Grant (1958). Aquestes idees concorden amb els resultats de treballs de caire teòric (Levins (1964,1965)) que discutirem a l'apartat 3.4.4. Això portaria a una extensió vàlida del model de variació del nínxol als polimorfismes cromosòmics.

Novament, als paràgrafs anteriors, hem retrobat discussions basades en criteris d'optimització i de selecció de grup. Aquesta sembla una característica de tots aquells raonaments que, explícittament o no, tenen un enfocament "de teoria de jocs" o "de teoria de la decisió". És possible que emprant-la més acuradament, la teoria de jocs proporcioni un llenguatge adequat per tractar aquestes qüestions dins dels esquemes de la teoria clàssica de genètica de poblacions. Un exemple n'és el treball de Hansell i Marchi (1974).

Hi ha un conjunt de dades i discussions molt relacionades amb allò discutit als paràgrafs anteriors: els estudis de la diversitat d'espècies a nivell d'ecosistemes. Sovint es troben a la literatura explicacions del grau de diversitat en espècies, a un ecosistema o a un nivell tròfic, basades en la hipòtesi de variació del nínxol, per exemple a Mac Arthur, Recher i Cody (1966), on es relaciona diversitat en espècies d'ocells i variació realitzada (realment percebuda) a les diferents capes de vegetació i a Ricklefs

(1977), on es relaciona la diversitat de la flora amb l'heterogeneïtat en les condicions dels sols. Però aquesta no és l'única explicació, de fet tota la problemàtica anterior es retroba però a un nivell diferent, on les explicacions sovint són més complexes i d'una profunditat. Un repàs es troba a Pianka (1966,1974). S'han proposat explicacions basades en l'antiguitat dels ecosistemes: la tendència general és vers la diversificació, sigui per aparició de noves formes adaptades a l'ambient, arribada de formes d'altres llocs; tot depèn de l'estabilitat temporal i de la durada. Això permetria explicar la superior diversitat de les comunitats tropicals, no sotmeses a las glaciacions recents, quan se les compara amb les de zones temperades.

Un altre tipus d'explicacions es basaria en la disminució de la competició, a base d'especialització a parts concretes d'un ambient suposadament variat, entre espècies que competeixen per un mateix recurs, en la línia del principi de Gause. Aquesta seria pròpiament una explicació basada en la variació del nínxol. Ja hem vist evidències experimentals al seu favor als paràgrafs anteriors.

Una altra explicació es basa en la predació (i aparentment es contradiu amb l'anterior): la predació intensa (i l'abundància de paràsits) disminueix la grandària de les poblacions de preses, disminueix l'espai ocupat per un tipus de presa i deixa espai lliure per a altres espècies o tipus, les quals

a la seva vegada poden ésser preses per a d'altres predadors, etc... la qual cosa implica una mena de mecanisme de retroalimentació afavoridora de la diversitat, possiblement limitat per la productivitat del sistema.

Hi ha explicacions que donen èmfasi a l'estabilitat climàtica a llarg termini del medi, que permetria l'establiment de fines relacions entre i dins de les espècies per explotar òptimament el medi.

Finalment, hi ha explicacions on s'intenta relacionar la productivitat amb la capacitat dels ecosistemes per sustentar un nombre gran d'espècies.

El més versemblant és que totes aquestes explicacions siguin aspectes d'un mateix esquema, més que explicacions alternatives. Per exemple Menge i Sutherland (1976) fan notar que l'aparent oposició entre competició i predació no és real i ambdues causes depenen fortament de l'estabilitat, com a mínim quan es comparen sistemes intertidals de les costes Est i Oest dels Estats Units. La seva importància depèn de l'estructura tròfica i del nivell concret que es considera. Així, la costa Est dels Estats Units és més variable temporalment, l'ambient és menys previsible, els ecosistemes són més simples tròficament i sembla que el principal factor relacionat amb la diversitat és la competició. La major estabilitat de la costa Oest es relaciona

amb ecosistemes més complexos i un paper preponderant de la predació als nivells superiors, juntament amb una major importància de la competició als inferiors.

Aquesta breu disgressió en un camp relacionat amb el que es tracta al present apartat d'aquesta memòria té dues finalitats. Una, assenyalar que el treball dels genètics de poblacions en aquest camp és excessivament simplista i deixa de banda qüestions possiblement importants com les esmentades als paràgrafs anteriors (d'altra banda els ecòlegs acostumen a ignorar els canvis evolutius experimentats per les espècies d'aquests ecosistemes). L'altra, introduir conceptes que intervenen en les hipòtesis que es discuteixen a la secció següent com a alternatives a la hipòtesi de variació del nínxol.

3.4.3. Altres models explicatius del polimorfisme.

El model de variació del nínxol no és l'única explicació del polimorfisme genètic proposada a la literatura. S'han proposat nombroses explicacions, la majoria de les quals, encara que hom les ha presentades sovint com a alternatives a aquest model, són perfectament compatibles amb ell, però enfatitzen altres aspectes, com ara els efectes de la grandària poblacional o del temps passat.

L'explicació més antiga és la suposició de superioritat dels heterozigots, la qual és vàlida tant a nivell dels al·lels

d'un locus com a nivell de les variants estructurals que pot presentar un cromosoma, i que "capturen" al·lels diferents dins de les respectives constitucions genètiques. Ja ha estat esmentada en diferents llocs d'aquesta memòria, principalment a l'apartat 2.

L'heterosi ha estat integrada en models més generals que pretenen explicar els complexos patrons de polimorfisme observats a les poblacions naturals.

Carson (1955a, 1959) integrà els mecanismes heteròtics a la seva teoria explicativa del polimorfisme i de l'especiació. Els trets fonamentals de la teoria de Carson es podrien resumir en els següents punts:

a) A les poblacions de la zona central de l'àrea que ocupa una espècie, on normalment el grau d'adaptació de l'espècie al medi és màxim, es dona allò que Carson qualifica d'heteroselecció, selecció a favor dels heterozigots, els quals són en general més eficaços enfront a les nombroses, però "habituals", contingències d'un medi ampli i variat (sense suposar adaptació d'homozigots o d'heterozigots específics a parts concretes del medi). Això explicaria l'existència d'un grau superior de polimorfisme a nivell de loci individuals i a nivell d'ordenacions cromosòmiques produïdes per inversions.

Això darrer es pot explicar de dues formes complementàries, com associat a un nombre superior d'heterozigots al·lèlics "capturats" als heterozigots estructurals, en la línia de les explicacions primerenques de Dobzhansky, o com a mecanisme preventiu de l'alt cost selectiu, en arrossegar molt llast genètic, que hi hauria associat en un alt grau de recombinació i per tant a la producció de molts genotips mal coadaptats, en la línia d'explicacions posteriors de Dobzhansky i col·laboradors (vegeu l'apartat 2). Aquest segon mecanisme, que implica heterosi a nivell cromosòmic sense necessàriament presuposar-la a nivell de gens, és el que sembla que manté Carson. No solament explicaria el manteniment de polimorfismes cromosòmics sinó també el de tot altre mecanisme reductor de la recombinació productora de llast genètic. La teoria d'aquests mecanismes ha estat repassada a l'apartat 1, i pel cas concret de les inversions a l'apartat 2.

b) Les poblacions de les zones marginals estan sotmeses a un ambient allunyat de l'òptim de la zona central de l'espècie, això implica una forta selecció direccional a costa de la variabilitat potencial i per tant una caiguda del polimorfisme cromosòmic. Això estarà amplificat pels possibles "colls de botella" fundacionals o associats a reduccions dràstiques de la grandària poblacional a causa de l'ambient estressant.

Aquest procés a les poblacions marginals pot tenir diverses conseqüències. Una d'elles és l'aparició de nous genotips que eventualment poden passar a la zona central i competir amb els ja existents o ocupar parts del nínxol encara no explotades. Una altra és la possible formació de noves espècies a causa de la divergència genètica experimentada en aquestes poblacions (Carson (1959, 1965)).

El descobriment d'alts graus de variació al·lèlica a loci enzimàtics detectats per electroforesi ha estimulat l'aparició de nous models explicatius ja que el model heteròtic clàssic sembla massa limitat. La polèmica fonamental es troba en la contraposició del punt de vista seleccionista (del qual el model de superioritat dels heterozigots i el model de variació del nínxol en formen part) amb el punt de vista neutralista.

El model neutralista (Kimura (1968), Kimura i Ohta (1971)) suposa que les diferents variants al·lèliques no tenen cap significat adaptatiu. Mitjançant tècniques matemàtiques bastant refinades es demostra que el grau de polimorfisme (per exemple expressat com el nombre d'al·lels mantinguts a la població o com la proporció de loci heterozigòtics) depèn positivament de la grandària efectiva de la població i de la taxa de mutació. Per exemple la proporció d'heterozigots H es pot expressar com $H = 4 N_e \mu / (4 N_e \mu + 1)$ on N_e és la grandària efectiva i μ la probabilitat de mutació.

Malgrat que la seva elegància matemàtica la fa força atractiu, la teoria neutralista no explica un gran nombre de polimorfismes observats a les poblacions. Per exemple, per grandàries poblacionals grans, de l'ordre de 10^4 o més suposant una taxa de mutació de 10^{-7} ò 10^{-8} , els graus d'heterozigosi, teòricament, haurien de superar en molt als habitualment observats. De tota manera, com és difícil tenir estimacions fiables d'aquests paràmetres, suposant valors adequats nombroses dades encaixen amb el model, per exemple al repàs de Fuerst, Chakraborty i Nei (1977).

Ohta (1976) ha combinat el model neutralista amb la suposició que existeix un tipus enzimàtic òptim i totes les altres variants al·lèliques són lleugerament (i en el mateix grau) deletèries, ha obtingut una teoria que s'ajusta millor a les dades experimentals.

Dins del camp seleccionista també hem esmentat en aquesta memòria els mecanismes de selecció dependent de les freqüències (Petit (1966), pel cas d'ordenacions cromosòmiques: Ehrman (1966), per un repàs de dades sobre l'existència d'aquest mecanisme a molts nivells de variació: Ehrman i Prober (1978)). Com hem dit al principi de la secció 3, alguns casos de selecció dependent de les freqüències es poden reinterpretar en termes de variació del nínxol. Hi ha altres casos on aquesta interpretació no és tan clara. Ehrman i Prober (1978) han repassat

els problemes teòrics associats a la selecció dependent de les freqüències com a explicació general dels nombrosos polimorfismes observats.

Hi ha repassos de les dades sobre polimorfisme, com el treball de Spieth i Heed (1972) sobre polimorfisme cromosòmic a diferents espècies de *Drosophila* on es ressalta la importància d'un altre factor: la durada o antiguitat de les poblacions i el temps passat en condicions suposadament estables. Aquesta dimensió temporal és essencial en les idees de Soulé i de Prevosti.

M. Soulé ha postulat la importància del temps des del darrer "coll de botella". A Soulé (1973) es proposa un model general per explicar els patrons de dades de polimorfisme com ara els trobats per Ayala i col. (1972), amb un polimorfisme cromosòmic superior a les poblacions centrals que a les marginals i gairebé el mateix grau de polimorfisme enzimàtic a ambdòs tipus de poblacions. Es basa en part en les idees de Carson.

Els punts fonamentals del model de Soulé (1973) són:

a) Si el patró geogràfic del polimorfisme cromosòmic fos explicable segons el model de variació del nínxol, s'haurien de trobar associacions entre llocs concrets d'oviposició, de menjar, etc. i cariotips específics, dades que no s'han trobat.

b) És més important l'ADN regulador que les diferències al·lèliques a l'ADN estructural, que segurament porten associades mínimes diferències funcionals la major part d'elles. L'heterosi en algunes components de l'eficàcia, realment existent, no és gaire important respecte a les fines interaccions epistàtiques entre gens reguladors i estructurals necessàries per adaptar-se a l'òptim de cada ambient. Com a conseqüència la selecció serà molt més intensa (i la resposta més ràpida) a nivell de cromosomes que a nivell dels al·lels dels gens individuals.

c) Les poblacions ecològicament marginals estan sotmeses a una forta selecció direccional a nivell cromosòmic que implica una forta caiguda del seu polimorfisme cromosòmic. Si, posteriorment, el medi es manté estable durant un període llarg de temps serà possible l'aparició de noves ordenacions cromosòmiques adaptades al nou medi. En canvi el polimorfisme als gens estructurals es mantindria a causa de l'heterosi sempre present, llevat de possibles efectes fundadors o de deriva per grandària poblacional petita que es poden recuperar per mutació recurrent posterior.

d) Les poblacions centrals presenten un grau superior de polimorfisme a causa de la seva estabilitat durant períodes llargs de temps que ha permès l'aparició de formes cromosòmiques ben adaptades.

Soulé ressalta més l'estabilitat i la durada de les poblacions que cap altre factor, tot i acceptant diferències selectives a nivell d'al·lels i d'ordenacions cromosòmiques.

A Soulé (1976) es discuteix la relació entre la variació al·loenzimàtica i la durada, sense analitzar el paper del polimorfisme cromosòmic. Segons la teoria neutralista, la proporció de loci heterozigòtics depèn, a més de la grandària poblacional i de la taxa de mutació, del temps passat, incrementant més de pressa però fins a un límit menor a les poblacions petites. Emprant dades bastant precises sobre poblacions d'illes del llargandaix *Anolis luciae*, de les quals es tenen bones estimacions del temps des de la introducció a l'illa, i del grau de polimorfisme a les poblacions continentals, antigues, s'obté una correlació positiva entre el grau d'heterozigosi i el temps des del coll de botella de variabilitat que suposà la colonització, però la taxa d'increment d'heterozigosi és molt menor que la prevista per la teoria neutralista, de l'ordre de només un 5 per cent en 10^6 generacions.

Sembla que hi ha una correlació negativa entre la taxa d'increment d'heterozigosi i el canvi fenotípic experimentat pels individus de les poblacions de les illes, de manera que la intensitat del canvi fenotípic necessari per adaptar-se al nou medi, que implicaria una selecció direccional més o menys intensa, porta associada una erosió proporcional de la variabili-

tat al·loenzimàtica, no necessàriament per selecció directa sobre els al·lels dels loci al·loenzimàtics, sinó sobre loci reguladors lligats als primers.

La diferència en polimorfisme observada a moltes poblacions d'invertebrats enfront a poblacions de vertebrats, a favor de les primeres, podria explicar-se, segons Soulé, pel temps de generació superior dels vertebrats que implicaria una antiguitat efectiva menor de les poblacions, sense necessitat de recórrer a arguments sobre la major estabilitat o canalització individual dels vertebrats que faria innecessària l'heterozigosi.

L'autor no considera que l'heterozigosi porti associada necessàriament una major estabilitat enfront a les contingències del medi. Malgrat tot hi ha una lenta però contínua progressió de l'heterozigosi que cal explicar d'alguna manera. Es suposa que l'heterozigosi implica una superior vitalitat la qual es basa en la variació dins dels organismes, del medi intern, per exemple a nivell de diferents fases del cicle vital o dels diferents teixits. Aquesta teoria sembla encara més difícil de posar a prova que la de l'heterosi a nivell de variació del medi extern.

Al treball d'en Prevosti i col·laboradors sobre el polimorfisme cromosòmic a *Drosophila subobscura*, (Prevosti (1971,

1972, 1974a), Prevosti, Ocaña i Alonso (1975) i Alonso (1975)), deixa de banda el polimorfisme al·loenzimàtic que probablement requereix un altre tipus d'interpretació i aporta una explicació on també es té en compte la dimensió temporal però en un sentit diferent al de Soulé.

Les característiques bàsiques del ric polimorfisme cromosòmic de *Drosophila subobscura* són:

a) L'aplicació de mètodes estadístics com la distància genètica (Prevosti (1974 b), Prevosti, Ocaña i Alonso (1975)) o l'anàlisi factorial de correspondències (Alonso (1975)) permet definir uns agrupaments bastant clars de poblacions: zona nord-africana, zona nord-Europea i, potser, zona israelí (marginals geogràficament i ecològica), illes Canàries i Madeira (marginals geogràficament, no ecològicament) i mediterrànies (centrals) i zona continental mediterrània (central).

b) En principi és aproximadament vàlid el principi que hi ha més polimorfisme a les poblacions centrals que a les marginals, de manera que aparentment es podrien acceptar explicacions com les de Carson o Soulé, però cal tenir en compte les matisacions següents:

c) Prevosti (1972) definí "l'index de divergència evolutiva" U.D.E.:

$$\bar{d} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \frac{\sum_{i \neq j} d_{ij} p_{ik} p_{jk}}{\sum_{i \neq j} p_{ik} p_{jk}}, \quad i, j = 1, \dots, m_k$$

on n és el nombre de cromosomes de l'especie, m_k el nombre d'ordenacions del cromosoma k , d_{ij} és el nombre de inversions segons les quals difereixen les ordenacions i i j , i p_{ik} , p_{jk} són les freqüències de les ordenacions i i j del cromosoma k . També es pot calcular \bar{d}_k l'I.D.E. per cada cromosoma per separat:

$$\bar{d}_k = \frac{\sum_{i \neq j} d_{ij} p_{ik} p_{jk}}{\sum_{i \neq j} p_{ik} p_{jk}}$$

En principi l'I.D.E. de les poblacions centrals sembla que ha de superar el de les marginals, si les primeres són més antigues i diversificades. Això no és completament cert ja que l'I.D.E. de les poblacions nord-africanes, sobretot pels cromosomes A i E, és comparable (o superior) a l'I.D.E. de les mediterrànies continentals i superior al de les illes.

d) Carson (1955 b) definí l'index de lliure recombinació (I.F.R.) que expressa la proporció de genoma que pot recombinar lliurement. Es basa en estimacions de la part dels bivalents no bloquejada per l'heterozigosi estructural. Aquest index, teòricament segons Carson, ha de ser superior a les poblacions marginals. La situació real a *D. subobscura* és que l'I.F.R. és anormalment baix a la zona nord-africana respecte d'allò esperable en una

zona marginal (i igual passa a la zona israelí), baix a la zona mediterrània i alt a la zona nord-europea, com és d'esperar en una zona marginal.

e) L'anàlisi factorial de correspondències i la distància genètica permeten diferenciar a les poblacions de les illes com un grup apart, però, curiosament malgrat la distància geogràfica, hi ha una forta semblança entre les illes mediterrànies i les atlàntiques. Les illes Canàries i Madeira s'assemblen molt entre si i estan clarament diferenciades de les poblacions marroquís, la qual cosa sembla un argument contra la hipòtesi d'un efecte fundacional.

f) Les ordenacions típiques de les illes són a tota l'àrea de dispersió de l'espècie. Això, tal vegada, podria interpretar-se com que són les més antigues. Aquesta hipòtesi és reforçada per la posició central d'aquestes ordenacions als arbres filogenètics.

Tots aquests punts, es poden integrar en una explicació que inclogui, conjuntament, consideracions sobre el valor adaptatiu del polimorfisme cromosòmic i consideracions històriques. Aquesta explicació es pot fonamentar sobre els següents punts:

1) Les inversions són mutacions no recurrents. Això fa que, amb gran probabilitat, només pugui aparèixer una mateixa inversió

a un sol lloc i un sol cop. La probabilitat de formació de noves inversions en una zona depèn positivament de la grandària de la població que hi habita. Una ordenació cromosòmica observada en una població és molt més probable que hi hagi arribat per migració que no que hagi estat produïda per inversió in situ.

2) Les inversions tenen un valor adaptatiu. Poden englobar i preservar blocs de gens especialment ben coadaptats. La caiguda en eficàcia observada en creuar dues poblacions de diferent procedència geogràfica (recordem l'apartat 2.2 en tractar el treball de Dobzhansky a *D. pseudoobscura*, també Prevosti (1957) a *D. subobscura*, entre altres), fa pensar que ultra les dificultats per a l'establiment d'una ordenació en una població originades pel caràcter no recurrent de les inversions, hi ha barreres de tipus adaptatiu. Això implicaria que els processos de canvi del polimorfisme cromosòmic són extremadament lents.

3) Tornant al cas específic de *D. subobscura*, hi ha dues contingències importants: les glaciacions, que afectaren les zones nord-europees i no les nord-africanes, i la regressió dels gels des de la darrera glaciació juntament amb el progressiu avenç del desert del Sàhara sobre la zona nord-africana. Com a conseqüència cal considerar a la zona nord-africana com una antiga zona central en regressió, a la zona mediterrània com la nova zona central i a la nord-europea com una zona marginal nova, creada per la possibilitat d'ocupar nous nínxols en retirar-se els gels, mentre que les poblacions de les illes, tant atlàn-

tiques com mediterrànies s'han mantingut bàsicament al marge d'aquestes contingències, pel que les característiques del seu polimorfisme és possible que siguin les d'una relíquia. La versemblança d'això darrer augmenta si es consideren les condicions de relatiu aïllament de les poblacions de les illes i la menor grandària total d'aquestes poblacions, que fa difícil l'aparició de noves variants cromosòmiques.

Els fets esmentats de a) a f) encaixen dins d'aquest esquema. Les poblacions nord-africanes estan en una fase d'adaptació lenta a les noves condicions "marginals", amb pèrdua de polimorfisme cromosòmic, selecció direccional, etc... Alguna cosa semblant podria passar a la zona marginal israelí. Això explicaria l'alt I.D.E. i el baix I.F.R. d'aquestes poblacions donada la lentitud dels canvis associats amb el polimorfisme cromosòmic. Les poblacions nord-europees estan en fase d'expansió i ocupació de nous nínxols, d'adaptació de part del patrimoni genètic de la zona central europea a les noves condicions d'aquestes zones.

Les poblacions de les illes grans s'han mantingut bastant al marge d'aquestes influències, possiblement a causa de la relativa estabilitat del medi juntament amb l'aïllament respecte de les poblacions continentals. Això implicaria que el seu polimorfisme és una relíquia del més primitiu polimorfisme de l'espècie. Cal fer notar que l'aïllament possiblement sigui causat tant per barreres físiques i ecològiques com per problemes de

coadaptació de les ordenacions migrants, és remarcable el fet que les illes petites no manifesten la mateixa independència polimòrfica, respecte del continent, de les grans, potser que per manca d'una dinàmica evolutiva pròpia.

Com hem dit, més que ser radicalment oposades, les explicacions dels patrons de polimorfisme discutides abans ressalten aspectes diferents, la qual cosa en part pot ser una conseqüència lògica de factors com el tipus de material més familiar als autors. Un cas típic són les característiques dels polimorfismes cromosòmics a *D. pseudoobscura* i *D. subobscura*, qualificats respectivament de "flexible" i "rigid". Pensem en l'associació de tipus cromosòmics i factors climàtics tot sovint trobada a la primera espècie i la freqüent manca d'associació a la segona espècie, per exemple la descrita per Krimbas (1967), o en els canvis estacionals, també presents i absents -o febles- respectivament). És lògic que a *D. pseudoobscura* es pensi en mecanismes d'adaptació a les contingències espai-temporals i a *D. subobscura* en adaptacions generals en blocs de gens especialment ben integrats i que és favorable preservar de la recombinació. De tota manera, dades com les presentades per de Frutos (1975) fan pensar en la relativitat de la classificació anterior.

Els models de Carson, Soulé i Prevosti remarquen la importància dels factors geogràfics i històrics a gran escala. Models com el neutralista, el de selecció dependent de les freqüències,

el de variació del nínxol o l'heteròtic consideren més aviat factors locals, a nivell d'unitats panmítiques. Evidentment cal integrar els segons dins d'una interpretació més global com la proposada pels primers. Possiblement les característiques concretes dels polimorfismes observats a les poblacions (ordenacions o al·lels presents, freqüències, etc...) no poden ser previsibles segons el models locals sols. Però això no treu validesa a la pregunta de per què apareixen i es mantenen polimorfismes a nivell local. Sembla vàlid estudiar quines són les situacions sota les quals és més versemblant l'increment en freqüència d'una inversió apareguda de nou o la coexistència de diverses ordenacions cromosòmiques en freqüències altes, admetent veritablement que això només ens indicarà quines són les tendències a nivell local i que caldrà integra-ho en un model més general.

3.4.4. Anàlisi del model de variació del nínxol mitjançant tècniques matemàtiques i de simulació.

Hí ha una quantitat creixent de treball teòric, en la línia del model de variació del nínxol, per explicar el polimorfisme observat a les poblacions naturals. Són interessants els repassos i discussions generals de Felsenstein (1976), Hedrick, Ginevan i Ewing (1976), Emlen (1975) i Ewens (1979) a nivell de variació global del nínxol i de Christiansen i Feldman (1975) per la variació espacial.

Per repassar els coneixements teòrics sobre el model de variació del nínxol, farem primerament un curt repàs dels estudis sobre variació temporal, per passar a descriure més detalladament el model de Levene (1953) i la seva generalització, que considerarem com a punt de referència a l'estudi dels models amb variació espacial microgeogràfica. Seguidament repassarem els estudis on es consideren la variació espacial i temporal conjuntament. Acabarem aquesta secció amb una discussió del treball existent sobre la relació entre el model de variació del nínxol i els modificadors de la recombinació (en particular les inversions).

Un primer estudi teòric de la relació existent entre variació temporal i polimorfisme es troba al model determinista i additiu de Kimura (1954) en condicions que, segons la nomenclatura emprada en treballs posteriors (Hartl i Cook (1973)), s'haurien de denominar de "quasi neutralitat" ja que els coeficients de selecció, sense ser necessàriament nuls a una generació concreta, són un procés estocàstic amb mitjana nul·la. Els resultats són negatius de cara al manteniment del polimorfisme: al contrari d'allò que passa en condicions de neutralitat absoluta (i aparellament a l'atzar, població infinita), la tendència és vers a la "quasi fixació" o "quasi pèrdua", amb freqüències asimptòticament la unitat o nul·les, amb una taxa de canvi igual a un vuitè de la variància del coeficient de selecció.

Haldane i Jayakar (1962) presentaren un model amb variació temporal, determinista, amb dominància completa i per a població diploïde on en canvi es dona un polimorfisme estable.

Pel cas haploïde, Gillespie (1972, 1973 a) demostrà que la tendència general és vers la quasi fixació, pel cas d'un ambient aleatori segons un procés estocàstic gaussià i en estat estacionari. Aquesta caiguda del polimorfisme va acompanyada d'una caiguda de l'eficàcia mitjana, en contraposició al teorema fonamental de la selecció natural, (vegeu també Ewens (1979), capítol, 1), el qual, certament, està definit en condicions diferents. En canvi Gillespie (1973 b) demostrà que pel cas diploïde i en condicions similars, es pot mantenir un polimorfisme estable si la mitjana geomètrica de l'eficàcia, estesa a tots els instants de temps, dels heterozigots és superior a la d'ambdós homozigots. Aquesta condició, que generalitza la de Haldane i Jayakar (1962), és independent de l'autocorrelació ambiental. També es demostra que la tendència fonamental no és necessàriament la maximització de l'eficàcia mitjana, en contraposició al teorema fonamental de Fisher i a la validesa dels criteris d'optimització d'aquest paràmetre, que s'han fet servir tot sovint a discussions teòriques, (per exemple Levins (1964, 1965) pels cas de variació temporal, Bryant (1973) per variació espai/temporal i elecció de medi).

Hartl i Cook (1973) demostraren que en condicions de quasi neutralitat per la fertilitat, quan aquesta és funció lineal

d'una variable aleatòria que fluctua aleatòriament al temps, el genotip amb menys variància és l'afavorit. En particular si la variància de nombre de descendents produïts pels heterozigots és menor a la dels homozigots es mantindrà un polimorfisme estable. Aquest model es generalitzà a Hartl i Cook (1974,1976) pel cas d'existència d'autocorrelació ambiental. L'autocorrelació positiva implica un increment de la variància en eficàcia i una disminució de la versemblança del polimorfisme.

Karlin i Liberman (1974) per temps discret i Levikson i Karlin (1975) pel cas continu, demostraren que els models anteriors es poden reduir a condicions de superioritat dels heterozigots, però respecte a la mitjana geomètrica de l'eficàcia. També al model de selecció cíclica d'Hoekstra (1975) es comprova que la condició per al polimorfisme és del tipus de superioritat dels heterozigots. A més, es comprova que l'eficàcia mitjana no es maximitzarà en general.

Tota la discussió anterior es refereix a models deterministes, considerant la grandària poblacional infinita. Pel cas de població finita, Jensen (1973) al cas haploïde, Hedrick (1974) pel cas diploïde trobaren que les probabilitats de fixació són superiors amb variació temporal que quan hi ha estabilitat. S'interpreta com que la variació temporal augmenta l'aleatorietat del procés i, per tant, els efectes de la deriva.

Al treball anterior els models deterministes s'adapten al cas finit definint una matriu de transició markoviana a partir de les probabilitats donades pel primers. A Karlin i Levikson (1974), a base d'aproximar un procés markovià mitjançant un procés de difusió es demostra, en canvi, que també en una població finita és més versemblant el polimorfisme quan hi ha fluctuació temporal. Així mateix passa a Avery (1977), on es demostra que el resultat de Kimura (1954) no és correcte.

Es considera que Levene (1953) definí el primer model matemàtic de població subdividida espacialment, pel cas determinista, un locus i dos al·lels (A,a) i amb aparellament a l'atzar. Com s'acostuma a prendre com a punt de referència a les discussions d'altres models, cal descriure'l amb una mica de deteniment.

Sigui una població que a una generació determinada presenta l'al·lel A amb probabilitat (freqüència gènica) p abans d'experimentar viabilitat diferencial. El medi ocupat per aquesta població està subdividit en n parts o clapes disjunctes, les eficàcies dels genotips AA, Aa i aa, són v_i , l i w_i respectivament, a la clapa i , amb $i=1, \dots, n$. Com es suposa aparellament a l'atzar, els tres genotips es presentaran amb probabilitats (freqüències genotípiques) p^2 , $2pq$ i q^2 respectivament, abans de la selecció. Els individus es distribueixen a l'atzar a les n clapes i allí experimenten selecció. Com que la dispersió és aleatòria les freqüències gèniques i genotípiques segueixen essent les mateixes. Segons el model usual de selecció per un lo-

cus autosòmic, la freqüència gènica de A a la generació següent i a la clapa i serà:

$$p_i = \frac{v_i p^2 + pq}{m_{w_i}} \quad (3.4.4.0)$$

on $m_{w_i} = v_i p^2 + pq + w_i q^2$ és l'eficàcia mitjana a la clapa i p_i és la probabilitat de trobar un al·lel A procedent de la clapa i, és a dir, la probabilitat condicionada $P(A/i)$. En suposar que la clapa i contribueix amb una proporció $c_i = P(i)$ constant de genotips a la constitució de la generació següent ($\sum_{i=1}^n c_i = 1$), per la fórmula de les probabilitats totals s'obté directament:

$$p' = P(A) = \sum_{i=1}^n P(i)P(A/i) = \sum_{i=1}^n c_i p_i = \sum_{i=1}^n (c_i (v_i p^2 + pq) / m_{w_i}) \quad (3.4.4.1)$$

p' és la freqüència de l'al·lel A a la generació següent.

Segons aquest model, i al contrari del cas de variació temporal, el paràmetre més important per a l'existència de polimorfisme és la mitjana harmònica de l'eficàcia (i no la geomètrica). Efectivament, es pot demostrar que si

$$\bar{w} = \frac{1}{\sum_{i=1}^n c_i / w_i} = \left(\sum_{i=1}^n c_i w_i^{-1} \right)^{-1} < 1 \quad (3.4.4.2)$$

l'al·lel A està "protegit" en el sentit que, segons l'equació 3.4.4.1 augmentarà en freqüència quan sigui rar. Existeix una

condició de protecció similar per a a:

$$\bar{v} = \left(\sum_{i=1}^n c_i v_i^{-1} \right)^{-1} < 1 \quad (3.4.4.3)$$

quan (3.4.4.2) i (3.4.4.3) es donen conjuntament queda assegurada l'existència de polimorfisme (o la no estabilitat dels estats de fixació $p=1$, $q=0$ o $p=0$, $q=1$) encara que la natura d'aquest polimorfisme no queda definida (existència d'equilibris estables, freqüències gèniques associades, etc.). Aquesta qüestió ha estat tractada molt més tard, per Karlin (1977a) analitzant el model de Levene sota diferents règims selectius. La conclusió del treball de Karlin, en part inesperada, és que el nombre d'equilibris polimòrfics és limitat, un pel cas de selecció direccional de signe canviant a cada clapa o de superioritat dels heterozigots també canviant i dos pel cas de graus canvians d'inferioritat dels heterozigots o de superioritat i inferioritat dels heterozigots combinades. El nombre de possibles equilibris polimòrfics és el mateix per a qualsevol $n \geq 2$, és a dir, no depèn del grau de subdivisió del nínxol, encara que sí en depèn la configuració de freqüències.

Les condicions de polimorfisme de Levene no impliquen la necessitat d'heterosi a cap nínxol ni d'heterosi, a nivell de mitjana aritmètica

$$\left. \begin{aligned} \bar{w} &= \sum_{i=1}^n c_i w_i < 1 \\ \bar{v} &= \sum_{i=1}^n c_i v_i < 1 \end{aligned} \right\} \quad (3.4.4.4)$$

i en canvi sí a la inversa, ja que sempre $\bar{w} > \tilde{w}$ i $\bar{v} > \tilde{v}$ (Christiansen i Feldman (1975)).

Maynard Smith (1962, 1966) analitzà el model de Levene pel cas $n=2$, i obtingué que la condició de polimorfisme és, pel cas de dominància de A

$$\tilde{w} < 1 < \bar{w} \quad (3.4.4.5).$$

Condició trobada igualment per Prout (1968) per n clapes. Al treball de Maynard Smith es constata la importància d'una suposició realitzada per Levene: la regulació de la grandària poblacional és realitza separadament a cada clapa. La importància d'aquesta suposició ja havia estat copsada per Dempster (1955) qui l'anomenà "nombre constant d'adults fèrtils" Dempster proposà com a alternativa ("nombre constant de zigots") el model segons el qual cada clapa rep una proporció c_i ($\sum c_i = 1$) de zigots però contribueix a la següent generació segons una proporció d'adults

$$c_i^* = \frac{c_i m_{wi}}{\sum_{j=1}^n c_j m_{wj}}, \quad \sum_{i=1}^n c_i^* = 1 \quad (3.4.4.6)$$

proporcional a l'eficàcia mitjana m_{wi} dels zigots a la clapa i , és a dir que

$$P' = \sum_{i=1}^n c_i^* p_i \quad (3.4.4.7)$$

Es demostra fàcilment (a l'apartat 6.3 ho comproven per un cas més general) que el model de Dempster és equivalent a un model sense heterogeneïtat ambiental amb eficàcies \bar{v} , 1 i \bar{w} pels tres genotips AA, Aa i aa, i, per tant, la condició pel polimorfisme és (3.4.4.4), la superioritat en mitjana aritmètica dels heterozigots, de manera que és més difícil el polimorfisme sota el model de Dempster (i sota homogeneïtat) que en les condicions de Levene.

Christiansen (1975) i Christiansen i Feldman (1975), impròpiament segons els aclariments de Wallace (1975) (vegeu l'apartat 3.2), anomenaren "selecció tova" al patró de selecció del model de Levene i "selecció dura" al de Dempster. Segons demostrarem a l'apartat 6.3, el primer implicaria unes eficàcies dependents de les freqüències, però no de la densitat, i el segon unes eficàcies independents alhora de la freqüència i de la densitat (veritable selecció dura). Exemples de selecció tova són alguns models de simulació finita, com el proposat en aquesta memòria. És més adequada la nomenclatura de Maynard Smith o la de Dempster.

Els mateixos autors citats al principi del paràgraf anterior identifiquen els models de Levene i Dempster amb sengles models amb granulació "gruixuda" i "fina" respectivament (vegeu també 3.2, Vandermeer (1972) i Gillespie (1974 a)), identificació vàlida solament en part. Per exemple si hi ha $i=1,2,\dots,n$ preses possibles, amb freqüència c_i i l'habilitat per capturar-les és v_i , 1 i w_i pels genotips AA, Aa i aa, i l'eficàcia

és proporcional a l'habilitat per procurar-se aliment, si els individus o les preses són prou mòbils (però aleatòriament) per trobar-les en la mateixa proporció en què es presenten, l'eficàcia de AA serà $\bar{v} = \sum_{i=1}^n c_i v_i$, per aplicació directa de la fórmula de les probabilitats totals, i igualment pels altres genotips, tenint unes eficàcies formalment anàlogues a les de Dempster per un cas d'ambient granulats finament. Aleshores, la condició pel polimorfisme es redueix a superioritat dels heterozigots (Strobeck (1975)). Però si els individus i les preses fossin poc mòbils, per exemple larves de *Drosophila* i llevats, i l'ambient estigués dividit en clapes amb diferent llevat, ($i=1, \dots, n$ llevats), en una situació de granulació gruixuda com aquesta es tindria selecció del tipus de Levene o de Dempster segons que la proporció d'adults a la generació següent depengués de l'eficàcia mitjana m_{w_i} dels individus de la clapa i .

Li (1955) i Levins i Mac Arthur (1966) han establert el teorema fonamental de la selecció natural. Pel cas del model de Levene, si es pren com a viabilitat mitjana a la mitjana geomètrica de les viabilitats mitjanes dins de cada clapa:

$$w_G = \prod_{i=1}^n (m_{w_i})^{c_i} \quad (3.4.4.8)$$

aquesta quantitat complirà sempre $w_G \geq 0$. El teorema fonamental per poblacions del tipus de Levene ha estat generalitzat per a 2 clapes i $m \geq 2$ als lels per Cannings (1971) i per a $n \geq 2$ i $m \geq 2$ per Cannings (1973).

Al treball de Levene (1953) es donen exemples (poliquets marins per exemple) de poblacions que podrien satisfer aquest model (aparellament a l'atzar, repartició a l'atzar dels zigots en les clapes d'un medi granulats grollerament on s'experimenta la selecció, nova generació d'adults). A insectes, amb adults mòbils i estats preadults poc mòbils, aquesta podria ser una situació freqüent. Gilbert i Singer (1973) estudiaren una població de papallones que podria ser un cas típic. Però a la secció anterior s'han comentat nombrosos efectes, d'existència real versemblant, que fan pensar que aquest model és una simplificació excessiva.

Les ampliacions naturals del model de Levene poden anar per diversos camins. Un és la consideració de més al·lels i més loci, un altre és la relaxació de la condició d'aparellament a l'atzar i una tercera és la introducció de variació temporal combinada amb l'espacial, a més, caldria fer totes les combinacions possibles entre elles.

Gillespie i Langley (1976) han estudiat el model de Levene pel cas de $n \geq 2$ loci i amb eficàcies dels genotips totalment additives. Es considera un nínxol constituït per M cel·les, amb $M \rightarrow \infty$, on les eficàcies de cada cel·la segueixen una distribució de probabilitats fixa en el temps. El model s'aproxima mitjançant un sistema d'equacions diferencials i se n'estudien les propietats d'equilibri, que són: 1) el desequilibri al lligament

és nul. 2) les correlacions en eficàcia entre al·lels de diferents loci són els principals determinants de les interaccions dinàmiques entre loci: l'equilibri a cada locus és diferent de l'esperat pèr estudis separats de cada un d'ells (a diferència d'allò que passa al cas totalment additiu i ambient homogeni). Malgrat que no hi ha epistàsia hi ha una forta interacció entre loci a causa de les correlacions en eficàcia entre al·lels d'un locus i l'altre, calculades sobre totes les cel·les en què està dividit l'ambient. Si l'eficàcia associada a cada locus k ($k=1, 2, \dots, n$) i al·lel i ($i=1, 2$) s'indica w_{ik} , si per exemple la temperatura fos l'únic paràmetre ambiental important i els al·lels del tipus 1 fossin afavorits per les temperatures altes i els de tipus 2 per les baixes, les eficàcies w_{ik} , w_{j1} correlacionarien positivament si $i=j$ i negativament si $i \neq j$. Aleshores s'establirien dos grups de correlació d'al·lels:

$$\{A_k\}_{k=1, \dots, n} \quad i \quad \{a_k\}_{k=1, \dots, n}$$

amb correlació positiva entre els membres de cada grup i negativa entre els de diferent grup, situació favorable al manteniment de polimorfisme ja que dos al·lels a loci diferents i amb eficàcies correlacionades negativament tenen una eficàcia global superior a causa de la reducció en variància de l'eficàcia associada a aquesta correlació negativa (Gillespie i Langley (1974), Gillespie (1974b) -vegeu més endavant, on es discuteixen els estudis sobre variació temporal i/o espacial combinades-. El lliga-

ment és irrellevant quant a l'estat final d'equilibri, no quant a l'apropament a aquest equilibri. Felsenstein (1976) comentà que els avantatges associats a les correlacions negatives en eficàcia entre al·lels ha d'afavorir les fases en repulsió i que la manca de desequilibri al lligament observat és causada per la barreja de genotips associada a la migració a l'atzar del model. Feu la conjectura que un patró d'intercanvi restringit entre clapes de l'ambient afavoriria l'aparició de desequilibris d'aquesta mena i que aleshores el lligament tindria un paper important pel manteniment dels polimorfismes.

El paper del lligament ha estat tractat més profundament als treballs on s'analitzen models per a dos loci i dos al·lels per locus. Christiansen (1974) i Christiansen i Feldman (1975) donaren condicions suficients pel manteniment del polimorfisme a un i als dos loci. Però la seva anàlisi es refereix a models de migració, que seran tractats més endavant en aquest apartat, encara que són més aviat de tipus "macrogeogràfic" i com a tals han estat introduïts a l'apartat 3.3. La idea fonamental és que la disminució de la migració entre poblacions afavoreix el polimorfisme tant a un com als dos loci, i que l'increment del lligament afavoreix el polimorfisme a un locus lligat a un altre en equilibri polimòrfic. Al final d'aquesta secció discutirem alguns treballs on s'analitza el paper del lligament i en particular dels seus modificadors (com ara inversions) per mètodes no tan rigurosos matemàticament com l'anàlisi de les equacions deterministes que descrivim ací.

Strobeck (1974) ha analitzat les conseqüències de la relaxació de la condició d'aparellament a l'atzar, al seu model, a més de les n clapes on es produeix la viabilitat diferencial hi ha m grups d'aparellament, dins dels quals l'aparellament és aleatori, i que la proporció d'individus de la clapa i que s'aparellen al grup j ($i=1, \dots, n$; $j=1, \dots, m$) és a_{ij} . Es comprova que si la dispersió dels zigots és a l'atzar, les condicions de polimorfisme (3.4.4.2) i (3.4.4.3) són igualment vàlides, és a dir, que com a mínim mantenint la dispersió aleatòria i dins d'aquest esquema d'allunyament de l'aparellament aleatori (independent, per exemple, del genotip), la condició d'aparellament aleatori no és essencial.

Un pas més enllà a la progressiva complicació dels models amb ambient no homogeni es troba als anomenats models de migració, als quals els grups d'aparellament del treball comentat al paràgraf anterior s'identifiquen amb les clapes dels models de Levene, on es produeix la selecció. La dispersió, a diferència del cas comentat anteriorment, no és aleatòria sinó que s'expressa mitjançant paràmetres que indiquen el grau d'intercanvi genètic o migració entre grups d'aparellament i selecció, anomenats freqüentment subpoblacions. La base de formació d'aquests grups no està usualment en cap caràcter genètic ni en cap fenomen d'aprenentatge o cultural sino que es sobreentén que té una base geogràfica, d'aïllament per distància o per barreres.

Els models de migració ja han estat tractats en parlar de la variació macrogeogràfica, ara només citarem alguns treballs que donen condicions explícites pel polimorfisme, comparables amb les dels models microgeogràfics repassats abans i que són els que realment estudiem al treball descrit en aquesta memòria.

Deakin (1966) definí un model de migració amb una matriu de dispersió progressiva definida com

$$m_{ii} = (1-d) + d c_i \quad (3.4.4.9)$$

$$m_{ij} = d c_j, \text{ per } i, j=1, \dots, n \text{ subpoblacions}$$

amb $\sum_{i=1}^n c_i = 1$ i $c_i \geq 0$, $1 \geq d \geq 0$. El paràmetre d té el sentit de proporció d'individus que es "dispersen" o individus "mòbils", c_j és la proporció d'individus mòbils que van a parar a la subpoblació j , c_i són els que, malgrat ser mòbils, van a parar a la seva subpoblació d'origen (i). Hi ha una proporció $1-d$ d'individus sedentaris.

La condició de protecció (Christiansen (1974)) per l'al·lel A , amb eficàcies, a la subpoblació i , v_i , 1 , w_i pels genotips AA , Aa i aa respectivament, és que existeixi alguna subpoblació i tal que

$$1 - \frac{1-w_i}{d} \leq 0 \quad (3.4.4.10)$$

o bé, si mai no és cert (3.4.4.10), que sigui certa la condició

$$\frac{1}{\sum_{i=1}^n \frac{c_i}{1 - \frac{1-w_i}{d}}} < 1 \quad (3.4.4.11)$$

Com podem apreciar, per $d=1$, és a dir, quan tots els individus són mòbils, la condició (3.4.4.10) no es dóna ja que especifica $w_i \leq 0$ i la condició (3.4.11) es redueix a

$$\frac{1}{\sum_{i=1}^n \frac{c_i}{1 - \frac{1-w_i}{d}}} = \frac{1}{\sum_{i=1}^n \frac{c_i}{w_i}}$$

que no és res més que la condició (3.4.4.2) de polimorfisme al model microgeogràfic de Levene. Per tant, en aquest aspecte, el model de Levene es pot considerar un cas particular del de Deakin, quan la mobilitat és total. Per valors progressivament petits de d tindrem graus progressivament menors d'intercanvi entre subpoblacions i un allunyament corresponent del cas de població subdividida a nivell microgeogràfic, associat a total panmíxia.

Una propietat interessant del model de Deakin és que és més fàcil el polimorfisme a mesura que la migració disminueix ($d \rightarrow 0$) és a dir a mesura que ens allunyem del cas microgeogràfic. Aquesta sembla una propietat general, també es troba al model, similar, de Maynard Smith (1966, 1970) i a les formulacions més generals de Christiansen (1974) i Gillespie (1975).

De fet un grau de migració nul implica en general un màxim polimorfisme global a base de fixació de diferents al·lels a cada subpoblació i per tant un polimorfisme local nul així com un grau d'heterozigosi també nul (a no ser que hi hagi superioritat dels heterozigots a alguna subpoblació). La maximització del grau d'heterozigosi és associada a graus de migració petits però no nuls segons indiquen les simulacions deterministes de Spieth (1979). Aquesta relació entre heterozigosi i migració petita però no nul·la es troba també en condicions de neutralitat, recordem el treball d'en Malecot, per exemple. En general, hom parla de "sistemes feblement acoblats", les propietats del quals són màximament favorables al manteniment d'alts graus d'heterozigosi. Així hom intenta establir una teoria general de les poblacions subdividides o complarimentades i de la relació d'aquesta subdivisió amb el polimorfisme.

Aquesta idea es pren com un principi explicatiu general al desenvolupament teòric de Karlin i MacGregor (1972 b). Un altre punt fonamental és que la suposició de "nombre constant d'adults fèrtils" (o "selecció tova" segons Christiansen i Feldman (1975)) és més favorable al polimorfisme que la de "nombre constant de zigots", (Maynard Smith (1970), Christiansen (1975)). A Bulmer (1972), Christiansen (1974) i Karlin (1977b) (pel cas de dominància absoluta de A sobre a) es troben condicions pel polimorfisme protegit sota el model general de migració, per una matriu de dispersió qualsevol.

La consideració conjunta de la variació temporal i espacial fou iniciada per Gillespie (1974 b) pel cas d'eficàcies additives a un sol locus amb dos al·lels, pel cas determinista. Gillespie demostrà que, inicialment pel cas de variació temporal sola, quan les eficàcies del genotips són $1 + V_t$, 1 i $1 + W_t$ per AA, Aa i aa respectivament, amb $E(V_t) = \mu_V$, $\text{var}(V_t) = \sigma_V^2$, $E(W_t) = \mu_W$ i $\text{var}(W_t) = \sigma_W^2$ $\text{corr}(V_t, W_t) = \rho$, on (V_t, W_t) és una seqüència de variables aleatòries bidimensionals estocàsticament independents en el temps però amb les components V,W correlades entre si per qualsevol instant, existeix un equilibri polimòrfic estacionari si

$$|\Delta\Gamma| = \left| \left(\mu_V - \frac{1}{2} \sigma_V^2 \right) - \left(\mu_W - \frac{1}{2} \sigma_W^2 \right) \right| < \frac{1}{4} (\sigma_V^2 + \sigma_W^2 - 2\rho\sigma_V\sigma_W) = \\ = \frac{1}{4} \sigma^2(V-W)$$

Es poden fer diverses deduccions a partir del fet que

$$\left. \begin{aligned} E(\log (1+V)) &\cong \mu_V - \frac{1}{2} \sigma_V^2 \\ E(\log (1+W)) &\cong \mu_W - \frac{1}{2} \sigma_W^2 \end{aligned} \right\} \quad (3.4.4.13)$$

i la mitjana geomètrica de l'eficàcia dels homozigots AA es defineix $e^{E(\log(1+V))}$ i igualment pels altres genotips. Una d'elles és que allò important per la condició de polimorfisme serà certa funció de diferència de les mitjanes geomètriques de les eficàcies dels homozigots, a la qual hem anomenat $|\Delta\Gamma|$. L'altra és que les correlacions negatives ($\rho < 0$), com més grans siguin en valor absolut, en incrementar el valor de $\sigma^2(V-W)$, faran més fàcil el compliment de la condició de polimorfisme.

Gillespie (1974 b) generalitzà el model de Levene, incloent variació temporal de les eficàcies dins de les subdivisions espacials del medi, però considerant també només el cas d'eficàcies additives. La condició pel polimorfisme és més complicada que (3.4.4.12) però qualitativament similar i amb la mateixa interpretació. Cal afegir que es comprova que una superior subdivisió del medi, associada a un nombre més gran de clapes i a igual importància (valor de c_n) d'elles facilitarà el polimorfisme. La relació entre correlació i polimorfisme és important a la comprensió del resultat, ja esmentat, de Gillespie i Langley (1976) estudiant el model de Levene per diferents loci.

Aquell estudi va ser completat a Gillespie (1977a) introduint variació temporal. En aquest model es comprova que pot existir un desequilibri al lligament mitjà no nul, funció de les correlacions en eficàcia dels al·lels dels loci. A Gillespie i Langley (1974) a més de donar condicions similars a (3.4.4.17) per altres models, com els de migració, s'apunta la possibilitat d'eliminar la suposició d'additivitat de les eficàcies, substituint-la per una suposició d'additivitat a l'acció dels genotips enzimàtics i de què l'eficàcia és una funció d'aquesta activitat. Per un locus que admet n al·lels A_1, A_2, \dots, A_n , si $Y_i(n,t)$ és l'activitat del genotip homozigòtic $A_i A_i$, variable aleatòria dependent del temps t i la subdivisió ambiental n , l'activitat d'un heterozigòtic $A_i A_j$ és $Y_{ij}(n,t) = \frac{1}{2}(Y_i(n,t) + Y_j(n,t))$. L'eficàcia del genotip $A_i A_i$ seria aleshores $W_i = \phi(Y_i(n,t))$ i la de $A_i A_j$ seria $W_{ij} = \phi(\frac{1}{2}(Y_i(n,t) + Y_j(n,t)))$. Gillespie (1976) estudià a fons el model resultant d'aquesta suposició, deduí condicions similars a les del cas d'eficàcia additiva. Quan la funció que dona l'eficàcia a partir de l'acció gènica és còncaua és quan s'obtenen les propietats més interessants. A Gillespie (1977 b,c) i Gillespie (1978) s'ha continuat en aquesta línia d'estudi i obtenint un cos de teoria força coherent per explicar els polimorfismes, bàsicament els enzimàtics, a partir de la variació del nínxol, indicant que com més variable sigui aquest, més fàcil serà el polimorfisme.

Curiosament, la teoria del mostratge sota el model de Gillespie (Gillespie (1977 d)) dona unes propietats idèntiques a

les del mostratge sota el model neutralista (Ewens (1972)), la qual cosa fa difíciltós el contrast d'ambdues teories.

Karlin (1976), generalizant el seu treball anterior, també ha demostrat que la variació del nínxol, espai-temporal, com a norma general està relacionada positivament amb el polimorfisme, demostrant al mateix temps que la variació espacial és més efectiva que la temporal. El treball d'Hoekstra (1978), per selecció en un medi heterogeni a l'espai, indica que la combinació d'ambdues heterogeneïtats implica unes condicions pel polimorfisme menys estrictes que quan es considera cada tipus de variació per separat. Pel cas d'una població finita, el treball de simulació de Hedrick (1978) dóna uns resultats similars.

Maynard Smith (1971), ha estudiat la relació de la recombinació (més en general, de la reproducció sexual, enfront a l'asexual) amb l'estructura no homogènia del medi, en l'espai i el temps. Els seus raonaments, en part matemàtics, en part verbals, apunten cap al fet que és essencial la "predictibilitat" de l'estructura estadística del medi. Si el medi és predictable, en el sentit que les freqüències de les diferents característiques ambientals són constants de generació en generació, quan la dispersió no és a l'atzar i bona part dels individus neix al mateix ambient que llurs pares, el sexe és un desavantatge ja que es millor que els fills s'assemblin al màxim amb el pares, cosa més probable quan hi ha reproducció asexual o aparellament diri-

git als veïns*. Quan la dispersió és aleatòria i no hi ha regulació independent (model de Dempster) l'eficàcia global d'un genotip G qualsevol es pot calcular mitjançant la fórmula de les probabilitats totals, respecte de tots els possibles ambients E_i

$$W(G) = \sum_i P(G \text{ es troba a } E_i) W(G/E_i)$$

aleshores $W(G)$ és constant en el temps, per qualsevol G , i per tant ha d'existir un G òptim, tendint la selecció a convertir la població en monomòrfica tendència que pot ésser contrarestada per l'existència de loci heteròtics. El sexe és irrelevant quant a l'estat final. Quan hi ha dependència entre les eficàcies i les freqüències, per exemple quan les subdivisions que componen el medi són de capacitat limitada, es donarà en general un polimorfisme genètic estable, com es demostra en el model de Maynard Smith (1966), vàlid per la situació discutida ací, és a dir, quan la dispersió i l'aparellament són aleatoris. En aquestes circumstàncies el sexe disminuirà l'eficàcia mitjana

* La qüestió de les conseqüències de l'elecció d'hàbitat (dependent del genotip o de l'experiència passada) a nivell microgeogràfic no ha estat gaire estudiada, malgrat que sembla freqüent segons els treballs repassats a la secció 3.4.2. Una excepció és el treball de Doyle (1975, 1976) però a un nivell fenotípic i emprant criteris d'optimalitat de les eficàcies. La consideració de dispersió dependent del tipus d'individu complica bastant les coses ja que no es pot treballar amb matrius (D, \bar{D}, A) vàlides per tot, sinó amb matrius D_G funció, per exemple, del genotip. El millor és definir una funció de dispersió $D(G, n, m)$ que segons el genotip i el lloc on és m ens doni la probabilitat d'anar al lloc n . Quelcom semblat és el que es fa als models de simulació presentats en aquesta memòria.

de les poblacions, disminuint la velocitat d'apropament a l'equilibri polimòrfic, ja que a cada generació es produiran genotips intermedis entre els dels supervivents màximament adaptats a cada nínxol.

Quan el medi és "impredictible" en el temps, en el sentit que les seves característiques corresponen a un procés estocàstic, en general també es troba que el sexe no constitueix cap avantatge, llevat del cas (corresponent a una màxima indeterminació segons l'autor, encara que seria més adequat parlar de selecció cíclica o d'autocorrelació ambiental negativa) que les característiques canvien de signe de generació en generació.

En els dos paràgrafs anteriors s'ha considerat els termes "predictible" i "impredictible" tal com els considera Maynard Smith, possiblement seria més correcte parlar de medi variable en l'espai però constant en el temps pel primer cas, i de medi variable també en el temps, pel segon. La noció de predictibilitat és molt relativa, dependent principalment de quin sigui l'observador. Maynard Smith probablement es refereix a "predictibilitat" des del punt de vista de la població, però aquesta idea és molt vaga. El fet que hi hagi una autocorrelació negativa molt forta, per exemple, no vol dir que el medi sigui màximament impredictible, vol dir que les seves característiques, d'una manera quasi determinista, canvien de signe d'interval de temps en interval de temps, situació de màxima previsibilitat per algun "observador", no per la població si no disposa de mecanismes de "memòria" (?).

Finalment Maynard Smith (1971) discuteix la possibilitat que el principal avantatge, a curt termini, del sexe es pugui trobar quan dues o més poblacions envaeixen una nova àrea a la qual cap d'elles està adaptada i ser necessària aleshores la presència d'un alt grau de variabilitat i flexibilitat genètica. No dóna cap demostració matemàtica de les seves suggerències, que per altra banda sembla que encaixin bastant bé amb el que s'observa per poblacions marginals, i amb la teoria de Karlin (1973).

Les mateixes idees que analitzà Maynard Smith (1971) han estat replantejades per Dickinson i Antonovics (1973 a) d'una manera molt més concreta, utilitzant tècniques de simulació determinista. S'estudia l'efecte d'un ambient compost de dues clapes sobre l'estructura genètica d'una població, caracteritzada per: 1 locus (cas carent d'interès en aquesta discussió, i amb resultats concordants amb els dels models matemàtics similars), i 2 o 3 loci. En les dues darreres situacions (2 i 3 loci), es veu clarament que no hi ha cap progrés dels modificadors de la recombinació tendents a incrementar el lligament (de fet, els autors només analitzen el cas extrem d'un dispositiu que produeix un lligament absolut). Cal dir que el model no inclou cap interacció entre loci. En canvi, O'Donald (1968) ha trobat que l'augment del lligament és ràpidament afavorit, en un model de simulació determinista, quan hi ha interaccions epistàtiques. D'altra banda, Dickinson i Antonovics (1973 a) han trobat que en certs casos, en estudiar l'evolució de l'aparellament direccional con-

trolat genèticament, es produeix aïllament entre dues subpoblacions màximament adaptades a cada un dels nínxols. Això sembla que indiqui que no seria absurd analitzar el polimorfisme cromosòmic en aquest sentit, com a barrera menys estricta a l'intercanvi genètic entre subpoblacions.

En un treball anterior (James (1970)) s'inicià una línia de treball en aquest sentit. Mitjançant tècniques de simulació determinista, s'estudià l'evolució de dues subpoblacions, preadaptades (per qualsevol mecanisme) a dos medis diferents i entre les quals hi ha una certa taxa d'emigració. En principi es suposa que ambdós genomes o tipus de genoma són diferents genèticament però iguals estructuralment. En cada subpoblació es considera l'aparició d'una mutació estructural diferent, a molt baixa freqüència. Quan la taxa de migració és baixa desapareix el tipus cromosòmic aparegut de nou i per tant en baixa freqüència. Sembla que no calgui cap mecanisme preservador de l'intercanvi genètic. Si la pressió de migració és balancejada per la pressió de selecció es donen situacions polimòrfiques estructurals en les que poden estar presents totes les formes cromosòmiques. Quan una subpoblació és sotmesa a una pressió de migració, procedent de l'altra, molt intensa, el tipus cromosòmic indígena inicial és substituït pel nou tipus indígena, estructuralment diferent de l'emigrant, talment com una defensa a la pèrdua de coadaptació. Quan la pressió de migració "aclapara" a la subpoblació, els cromosomes originaris són completament substituïts per l'emigrant més freqüent. L'autor afirma que això emula la situació en el marge de l'àrea de dispersió de l'espècie, on els individus apa-

reguts per recombinació i adaptats als nínxols barrera, són desplaçats per les ones emigratòries procedents del centre. Aquesta interpretació pot complementar, més que substituir, la més usual referida a l'avantatge selectiu associat amb la presència de recombinació a les poblacions marginals, de fet sembla un primer pas en la consideració de factors històrics en l'anàlisi del polimorfisme cromosòmic. És remarcable que no s'observa cap polimorfisme estructural si no hi ha hagut una coadaptació prèvia, desapareguent ràpidament els mutants estructurals.

Karlin i Kennet (1977) han donat la definició d'un model general que intenta englobar la majoria dels models citats fins ara en aquesta memòria i referits a poblacions a un ambient subdividit. A continuació proposem la definició d'un model encara més general, del qual els treballs citats, inclòs el dels darrers autors, i els models definits i estudiats a les seccions següents d'aquesta memòria, en són casos particulars.

3.4.5. Proposta d'un model general d'una població diploïde subdividida.

Consta de:

- 1) N micronínxols, clapes, subdivisions, etc. on es produeix la selecció ($n=1,2,\dots,N$).
- 2) M llocs o grups d'aparellament, dins dels quals l'aparellament és aleatori ($m = 1,2,\dots,M$).
- 3) L loci seleccionats, possiblement lligats ($l=1,\dots,L$).

4) K_1 al·lels al locus 1 ($k_1 = 1, 2, \dots, K_1$).

5) $S = \prod_{l=1}^L K_l$ gamets possibles ($s=1, 2, \dots, S$). Si es considera la possible existència de mutants estructurals, parlarem, en general, de S tipus gamètics definits pels gens i per l'estructura, també parlarem de S' genotips possibles, on en general $S'=S^2$ o bé $S'=S(S+1)/2$.

6) Una matriu P , de N files per S columnes, de freqüències gamètiques a cada clapa n , abans de la selecció, on cada fila $P_n = (p_{n1}, \dots, p_{nS})$ és el vector de freqüències de cada gamet ($1, \dots, S$) a la clapa o subpoblació n , amb $\sum_{s=1}^S p_{ns} = 1$.

7) Una matriu P^* de dimensió $N \times S'$, on cada fila $P_n^* = (p_{n1}^*, \dots, p_{nS'}^*)$ indica les freqüències dels possibles genotips a la clapa n $\sum_{s'=1}^{S'} p_{ns'}^* = 1$.

8) Una matriu Π de dimensió $M \times S'$, on cada fila $\Pi_m = (\pi_{m1}, \dots, \pi_{mS'})$ indica les freqüències dels genotips al grup d'aparellament m , amb $\sum_{s'} \pi_{ms'} = 1$.

9) Una matriu Π^* , de $M \times S$ elements, on cada fila $\Pi_m^* = (\pi_{m1}^*, \dots, \pi_{mS}^*)$ indica les freqüències gamètiques dels zigots produïts al grup d'aparellament m . $\sum_S \pi_{mS}^* = 1$.

10) Un vector C de dimensió N on cada component c_n és la contribució relativa en adults reproductors, per la propera

generació, de la clapa n . També es pot interpretar com la probabilitat que un adult procedeixi de la clapa n . $c_n = P(n)$.

$$\sum_n c_n = 1.$$

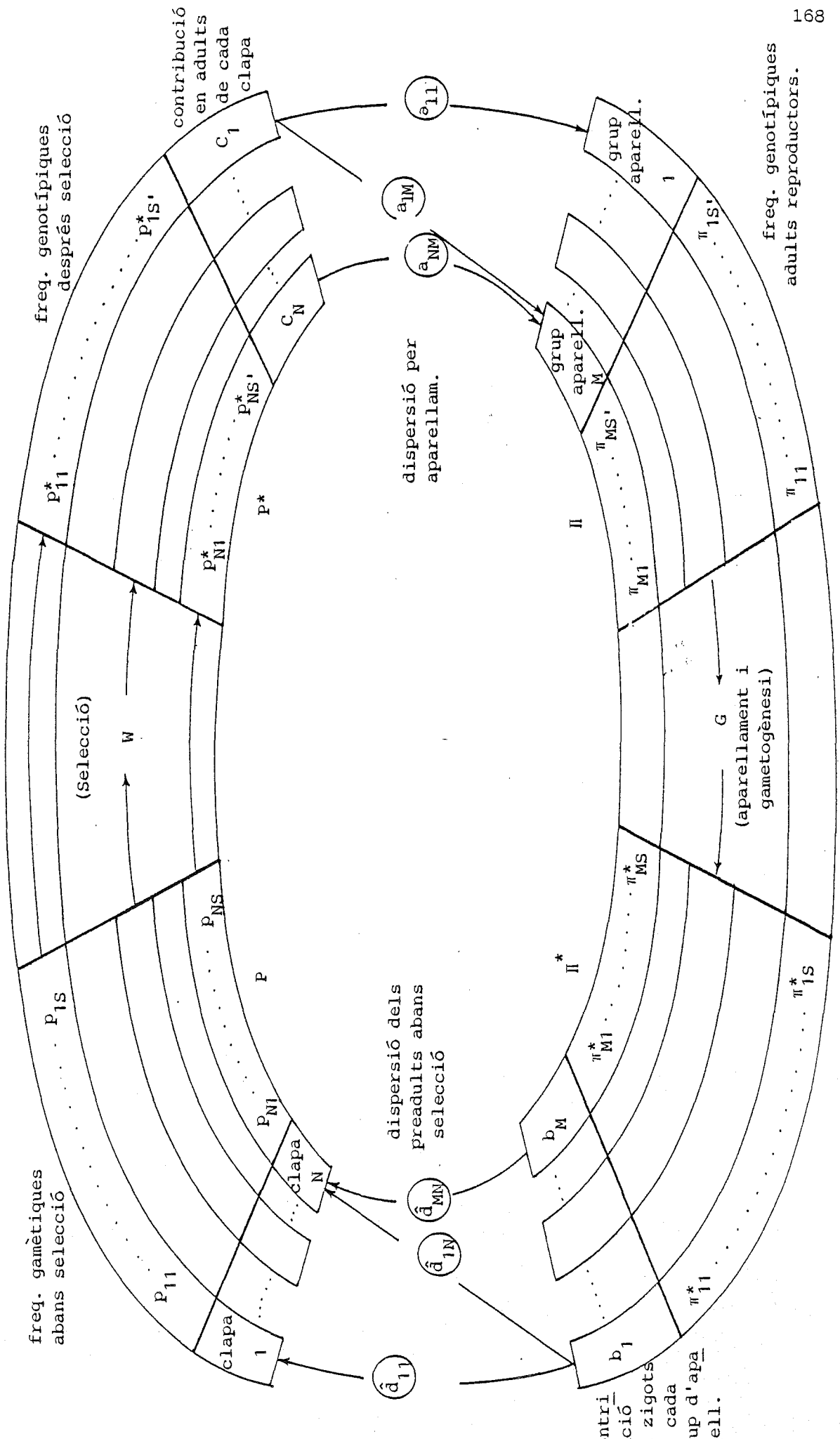
11) Un vector B on cada component b_m , amb $\sum_m b_m = 1$, és la contribució en zigots del grup d'aparellament m . També es pot interpretar, si la fecunditat es considera constant, com la probabilitat que un adult agafat a l'atzar sigui a m : $b_m = P(m)$.

12) Una matriu A de $N \times M$ elements, on cada fila $A_n = (a_{n1}, \dots, a_{nM})$ és la probabilitat d'aparellament a $m=1, 2, \dots, M$ d'un adult que procedeix de n : $a_{nm} = P_{ap.}(m/n)$.

$$\sum_m a_{mn} = 1.$$

13) Una matriu \hat{D} , de $M \times N$ elements, de dispersió "progressiva" o "cap endavant" on cada fila $\hat{D}_m = (\hat{d}_{m1}, \dots, \hat{d}_{mN})$ és el vector de probabilitats que si un individu és al grup d'aparellament m , ovipositi (o més en general, la seva descendència vagi a parar) a la clapa n . També es pot considerar com la probabilitat que un zigot produït a m sigui sotmès a selecció a n : $\hat{d}_{mn} = P_{disp.}(n/m)$. $\sum_n \hat{d}_{mn} = 1$.

14) Una matriu D de $N \times M$ elements, de dispersió "regressiva" "enrera" o "retrospectiva" on cada fila $D_n = (d_{n1}, \dots, d_{nM})$ és la probabilitat que un zigot de n procedeixi del grup d'aparellament $m=1, \dots, M$. $d_{nm} = P_{disp.}(m/n)$, $\sum_m d_{nm} = 1$.



Només cal utilitzar \hat{D} o D ja que una es pot obtenir a partir de l'altra mitjançant $C \hat{\circ} B$ (veieu més endavant).

15) Una funció $W: R^{N \times S} \longrightarrow R^{N \times S'}$, de components $W = (w_1, \dots, \dots, w_N)$, $w_n: R^{N \times S} \longrightarrow R^{S'}$, $w_n(P) = w_n(P_n) = (p_{n1}^*, \dots, p_{ns'}^*)$ que especifiqui el règim selectiu dins de cada clapa n i, per tant, que permeti transformar les freqüències gamètiques abans de la selecció en les genotípiques després de la selecció: $P^* = W(P)$. Les freqüències gamètiques P ja són suficients ja que hem suposat que l'aparellament dins de cada grup és aleatori.

16) Una funció $G: R^{S'} \longrightarrow R^S$ que especifiqui les freqüències gamètiques després de l'aparellament a l'atzar i la gametogènesi, dels zigots de la generació següent, abans de la selecció. $G(\Pi_m) = \Pi_m^*$.

Si la selecció varia segons el temps, la funció de selecció depèn també del temps o generació t : w_t . També és possible que paràmetres com els que especifiquen la recombinació (necessaris per $L \geq 2$) depenguin del genotip. A aquest cas no cal introduir cap notació nova ja que la funció G té per domini tot el conjunt dels S' genotips possibles.

A Lewontin (1964 a,b), Ewens (1979) i en aquesta memòria, entre altres llocs, es donen definicions específiques per les funcions W i G .

Amb tots els elements definits anteriorment es poden deduir unes equacions generals pel canvi de les freqüències gamètiques a cada subpoblació o clapa n , d'una generació a la següent. Els passos a seguir són els següents:

a) Si inicialment la matriu de freqüències gamètiques a cada clapa abans de la selecció és P , mitjançant la funció W (o W_t si la selecció és variable temporalment) s'avalua la matriu P^* de genotips (supervivents, reproductors) a la clapa n :

$$P^* = W_t(P)$$

b) A partir de P^* , de la matriu A de mobilitat o migració per a l'aparellament i de la contribució c_n en adults per part de cada clapa, s'avalua la matriu Π de freqüències genotípiques als grups d'aparellament, mitjançant l'expressió:

$$\pi_{ms'} = \frac{\sum_n c_n a_{nm} p_{ns}^*}{\sum_n c_n a_{nm}}$$

efectivament, $\pi_{ms'}$ és la probabilitat condicionada de trobar un genotip s' si es mostreja aleatòriament a m : $\pi(s'/m)$. Segons la definició de probabilitat condicionada

$$\pi(s'/m) = \frac{P^*(m, s')}{P(m)}$$

però $P(m)$, segons la fórmula de les probabilitats totals, es pot expressar $P(m) = \sum_n P(n) P_{ap.}(m/n) = \sum_n c_n a_{nm}$, mentre que

$$\begin{aligned}
 P^*(m, s') &= \sum_n P(n) P^*(m, s'/n) = \sum_n P(n) P_{ap.} (m/n) P^*(s'/n) = \\
 &= \sum_n c_n a_{nm} p_{ns}' .
 \end{aligned}$$

L'expressió pel càlcul de $\pi_{ms'}$, es pot indicar en forma d'un producte matricial, com

$$\Pi = \alpha \cdot P^*$$

on α és un matriu de M files i N columnes on cada element α_{mn} està definit com:

$$\alpha_{mn} = \frac{a_{nm} c_n}{\sum_{j=1}^N a_{jm} c_j} = \frac{a_{nm} c_n}{A'_m \cdot c}$$

c) L'aparellament aleatori produirà zigots amb unes freqüències gamètiques Π^* , segons $\Pi^* = G(\Pi)$.

d) Les noves freqüències gamètiques a cada clapa n , abans de la selecció, es poden calcular mitjançant la matriu de dispersió regressiva, segons:

$$p_{sn} = \sum_m d_{nm} \pi_{sm}^*$$

ja que π_{sm}^* és la probabilitat de trobar un gamet s si es mostra aleatòriament al grup d'aparellament m : $\pi^*(s/m)$, i d_{nm} , amb $\sum_m d_{nm} = 1$, és la distribució de probabilitats d'origen dels gamets a la clapa n , de manera que novament tenim una aplicació de la fórmula de les probabilitats totals.

En forma de producte matricial podem indicar

$$P = D \cdot \Pi^*$$

En resum, l'expressió general que lliga les freqüències gamètiques de la generació t a la $t+1$ és

$$P_{t+1} = D \cdot G(\alpha \cdot W_t(P_t))$$

També es podria utilitzar la matriu de dispersió progressiva \hat{D} ja que, segons el teorema de Bayes, podem demostrar que:

$$\hat{d}_{mn} = \frac{d_{nm} c_n}{\sum_{j=1}^N d_{jm} c_j}$$

efectivament, \hat{d}_{mn} és la probabilitat condicionada de dispersió $P_{\text{disp.}}(n/m)$ o probabilitat que si un individu (o bé un gamet) procedeix de m sigui posteriorment sotmès a selecció a n , per tant

$$P_{\text{disp.}}(n/m) = \frac{P(n) P_{\text{disp.}}(m/n)}{P(m)} = \frac{d_{nm} c_n}{b_m}$$

i b_m és la proporció de zigots (o gamets) procedents de m , que es pot expressar $b_m = P(m) = \sum_n P(n)P(m/n) = \sum_n c_n d_{nm}$.

Els models anteriors són casos particulars d'aquest model:

El model de Levene (1953) correspon al cas $M=1$, és a dir, quan hi ha un sol grup d'aparellament aleatori i per tant

$a_{nm} = a_{n1} = 1$, per tota clapa o subdivisió de selecció n ($n = 1, \dots, N$). Les contribucions en gamets de cada clapa són constants en el temps i corresponen al vector $c = (c_1, \dots, c_n)$. La matriu D de dispersió està formada per l'única columna $(1, \dots, \dots, 1)'$ ja que la dispersió dels zigots, després de la fase reproductiva amb aparellament aleatori a l'única clapa de l'ambient, és totalment aleatòria. Es considera un sol locus $L=1$ amb dos al·lels $K_1=2$, pertant $S=2$ (hi ha dos gamets possibles A, a) i $S'=3$ (tres genotips AA, Aa, aa). La matriu de freqüències gamètiques P queda reduïda al vector de freqüències gèniques $(p_1, p_2) = (p, 1-p)$ global ja que no cal especificar la freqüència a cada clapa, a causa de l'aleatorietat de la dispersió dels zigots abans de la selecció. La funció W queda determinada pels valors d'eficàcia v_n i w_n dels genotips AA i aa , respectivament, a la clapa n , (assignant una eficàcia 1 a l'heterozigot Aa), concretament $W_n(p, (1-p)) = \left(\frac{v_n p^2}{m_{w_n}}, \frac{2p(1-p)}{m_{w_n}}, \frac{w_n (1-p)^2}{m_{w_n}} \right)$ on $m_{w_n} = p^2 v_n + 2p(1-p) + (1-p)^2 w_n$ és l'eficàcia mitjana a la clapa n . La matriu α queda reduïda a un vector fila α_1 de N components (ja que $M=1$, $a_{n1} = 1$) amb

$$\alpha_{1n} = \frac{a_{n1} c_n}{\sum_{j=1}^N a_{j1} c_j} = \frac{c_n}{\sum_{j=1}^N c_j} = c_n$$

de manera que coincideix amb el vector de contribucions de cada clapa. La funció G , en haver-hi un sol locus dial·lèlic és

$$G(p_{1n}, p_{2n}, p_{3n}) = \left(p_{1n} + \frac{1}{2} p_{2n}, 1 - \left(p_{1n} + \frac{1}{2} p_{2n} \right) \right)$$

on p_{1n}, p_{2n}, p_{3n} són les freqüències del genotips AA, Aa i aa, respectivament, a la clapa n .

Per tant

$$\begin{aligned}
 D \cdot G(\alpha \cdot W(p)) &= D \cdot G\left(\alpha\left(\frac{v_n p^2}{m_{wn}}, \frac{2p(1-p)}{m_{wn}}, \frac{w_n (1-p)^2}{m_{wn}}\right)_{n=1, \dots, N}\right) = \\
 &= D \cdot G\left(\sum_n \frac{c_n v_n p^2}{m_{wn}}, \sum_n \frac{c_n 2p(1-p)}{m_{wn}}, \sum_n \frac{c_n w_n (1-p)^2}{m_{wn}}\right) = \\
 &= D \cdot \left(\sum_n \frac{c_n v_n p^2}{m_{wn}} + \frac{1}{2} \sum_n \frac{c_n 2p(1-p)}{m_{wn}}, 1 - \left(\sum_n \frac{c_n v_n p^2}{m_{wn}} + \frac{1}{2} \sum_n \frac{c_n 2p(1-p)}{m_{wn}}\right)\right) = \\
 &= \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} \left(\sum_n c_n \frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}}, 1 - \sum_n c_n \frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}}\right) \\
 &= \begin{pmatrix} \sum_n c_n \frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}}, & 1 - \sum_n c_n \frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}} \\ \vdots & \vdots \\ \sum_n c_n \frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}}, & 1 - \sum_n c_n \frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}} \end{pmatrix}
 \end{aligned}$$

I, per tant, la freqüència gènica de l'al·lel A a la generació $t+1$, donada la corresponent a la generació t , és

$$p_{t+1} = \sum_n c_n \frac{v_n p_t^2 + p_t(1-p_t)}{m_{wn}}$$

a cada clapa de selecció, abans d'aquesta, que és la fórmula deduïda per Levene mitjançant raonaments molt més simples.

L'interès del present model és la generalització de situacions més complexes.

El model de Strobeck (1974) considera la mateixa situació que el de Levene (1953) excepte que hi ha M grups d'aparellament amb una matriu de transició A d'aparellar-se a m ($m=1, \dots, M$) si es procedeix de n ($n=1, \dots, N$) i amb dispersió aleatòria des dels grups d'aparellament a les clapes de selecció, de manera que la matriu D té N files idèntiques (d_1, \dots, d_M), amb $d_m = \sum_n c_n a_{nm}$.

La matriu $\alpha = (\alpha_{nm})$ té els termes definits com $\alpha_{nm} = \frac{a_{nm} c_n}{\sum_{j=1}^N a_{jm} c_j}$.

Per tant,

$$D \cdot G(\alpha \cdot W(p)) = D \cdot G\left(\alpha \cdot \left(\frac{v_n p^2}{m_{wn}}, \frac{2p(1-p)}{m_{wn}}, \frac{w_n (1-p)^2}{m_{wn}}\right)_{n=1, \dots, N}\right) =$$

$$= D \cdot G\left(\left(\sum_n \frac{a_{nm} c_n v_n p^2}{m_{wn} \sum_n a_{nm} c_n}, \sum_n \frac{a_{nm} c_n 2p(1-p)}{m_{wn} \sum_n a_{nm} c_n}, \sum_n \frac{a_{nm} c_n w_n (1-p)^2}{m_{wn} \sum_n a_{nm} c_n}\right)_{n=1, \dots, M}\right)$$

$$= \left(\begin{array}{ccc} \sum_n a_{n1} c_n & \dots & \sum_n a_{nM} c_n \\ \dots & \dots & \dots \\ \sum_n a_{n1} c_n & \dots & \sum_n a_{nM} c_n \end{array} \right) \left(\sum_n \frac{a_{nm} c_n (v_n p^2 + p(1-p))}{\sum_n a_{nm} c_n m_{wn}}, \right.$$

$$\left. 1 - \sum_n \frac{a_{nm} c_n (v_n p^2 + p(1-p))}{\sum_n a_{nm} c_n m_{wn}} \right)_{m=1, \dots, M}$$

$$\left(\begin{array}{c} \sum_m \sum_n a_{nm} c_n \frac{(v_n p^2 + p(1-p))}{m_{wn}} , 1 - \sum_m \sum_n a_{nm} c_n \frac{(v_n p^2 + p(1-p))}{m_{wn}} \\ \vdots \\ \sum_m \sum_n a_{nm} c_n \frac{(v_n p^2 + p(1-p))}{m_{wn}} , 1 - \sum_m \sum_n a_{nm} c_n \frac{(v_n p^2 + p(1-p))}{m_{wn}} \end{array} \right)$$

Es a dir que obtenim les equacions de Strobeck.

$$p_{t+1} = \sum_m \sum_n c_n a_{nm} \frac{v_n p_t^2 + p_t(1-p_t)}{m_{wn}}$$

que qualsevol clapa de selecció, abans que es produeixi.

Als models de migració hi ha una identificació entre clapes de selecció i grups d'aparellament ($N=M$) i es parla usualment de subpoblacions. Si es suposa que primerament es produeix la migració o dispersió dels zigots i a continuació la selecció i l'aparellament dels adults supervivents dins de la subpoblació on són, la matriu A és la matriu identitat i igualment la matriu α ja que

$$\alpha_{mn} = \frac{a_{nm} c_n}{\sum_{j=1}^N a_{jm} c_j} = \begin{cases} \frac{0 \cdot c_n}{a_{mn}} = 0, & \text{si } m \neq n \\ \frac{1 \cdot c_n}{1 \cdot c_n} = 1 & \text{si } m = n \end{cases}$$

de manera que $\alpha W(p) = \left(\frac{v_n p^2}{m_{wn}}, \frac{2p(1-p)}{m_{wn}}, \frac{w_n (1-p)^2}{m_{wn}} \right)_{n=1, \dots, N}$

(Suposant $L=1$, $K=2$ un sol locus i dos al·lels)

$$G(\alpha W(p)) = \left(\frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}}, 1 - \frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}} \right)_{n=1, \dots, N}$$

i finalment les freqüències genètiques a la següent generació es calculen com

$$D.G(\alpha W(p)) = D \cdot \left(\frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}}, 1 - \frac{v_n p^2 + p(1-p)}{m_{wn}} \right)_{n=1, \dots, N}$$

en la matriu D de dispersió s'acostuma a anomenar matriu de migració (D regressiva, \hat{D} progressiva, recordem que una es pot transformar fàcilment en l'altra). Els diferents models de migració difereixen en la forma concreta de la matriu que fan servir.

Hi ha algunes extensions evidents del model general que permeten englobar situacions com les tractades per Ewing (1979) que ha estudiat un model de migració al qual es repeteix un cicle de τ generacions de total aïllament entre les N unitats panmíctiques o subpoblacions seguit d'una generació de panmixi total i canvi de les eficàcies a cada subpoblació. El model d'Ewing té la funció d'eficàcies W dependent del temps W_t segons determinat cicle i , a més, la matriu de migració o dispersió D (o \hat{D}) dependent també del temps D_t , de manera que $D_t = 1$, la matriu identitat, per $t \neq k\tau$, on $k=0,1,2,3,\dots$, és a dir per generacions que no són un múltiple del cicle, i $D_t = (d_{ij})_{i,j=1,\dots,N}$ amb $d_{ij} = 1/N$ quan $t=k\tau$, ja que aleshores hi ha un intercanvi total entre subpoblacions. Com a comentari

al marge, cal dir que al model d'Ewing (1979), que combina selecció variable al temps i a l'espai, també hi ha una relaxació de les condicions pel polimorfisme respecte als casos on s'estudia la variació temporal o espacial separatament.

En principi l'assignació dels individus als grups d'aparellament o a les clapes de selecció és independent del genotip. Si volguéssim modelitzar una dispersió dependent del genotip, en lloc d'una única matriu A o $D(\hat{D})$ tindriem S' matrius A_1, A_2, \dots, A_S , i S' matrius D_1, \dots, D_S , una per cada genotip possible. Fent-ho d'aquesta manera els models es compliquen sumament, de manera que es fa més aconsellable algun altre tipus de modelització, com ara la simulació finita.

La simulació finita també és una tècnica de construcció de models més aconsellable quan es vol abandonar la suposició de població infinita i fer intervenir la consideració de la deriva als models de poblacions. De tota manera és fàcil incorporar la deriva al model general. N'hi ha prou amb considerar que cada pas dels indicats ens dóna unes freqüències teòriques o esperades, però que si a un pas hi intervé un nombre finit d'elements (adults, zigots, gamets) les freqüències relatives reals s'obtenen a partir d'una mostra finita extreta segons aquelles freqüències esperades. Per exemple si el nombre de zigots produïts després de l'aparellament és molt gran, de manera que el podem considerar pràcticament infinit, però el nombre d'adults supervivents és comparativament menor, finit, les freqüències reals d'adults a cada clapa s'obtindran a partir d'una mostra

aleatòria simple extreta segons les probabilitats teòriques Π^* que ens dóna la funció $G(\Pi)$ (pas c)). A continuació la dispersió dels adults supervivents en grups d'aparellament (pas d)) es pot representar com una sèrie de "salts" aleatoris segons les matrius de transició D o \hat{D} , d'aparellar-se a cada grup si es procedeix de determinada clapa de selecció, etc. A la secció 5 expliquem més detalladament la tècnica emprada per simular l'efecte de la deriva als models, inicialment deterministes, definits i estudiats en aquella secció, i que són un cas particular del model general.