

KONRAD R. FIAŁKOWSKI

Wien, Austria

Członek Komitetu Biologii Ewolucyjnej i Teoretycznej PAN

BIOLOGICZNY PROCES, CZY ABSTRAKCYJNY MODEL ? TEORIA POWSTAWANIA GATUNKÓW SYMPATRYCZNYCH

Na postawione w tytule pytanie nie ma jednoznacznej odpowiedzi. Weryfikacją każdej teorii jest eksperyment i zgodność przewidywań teorii z jego wynikiem. Dotychczasowe potwierdzenia eksperymentalne teorii zostaną przytoczone w tym artykule. Przyjęte przy tworzeniu tej teorii podejście: poszukiwanie abstrakcyjnego, ogólnego schematu specjacji sympatrycznej z pominięciem możliwie wielu szczegółów, właśnie dla uzyskania ogólności opisu, a następnie weryfikacja tego opisu przez eksperyment jest podejściem typowym w naukach fizycznych i prawie niespotykanym w biologii.

Motywacją takiego podejścia było przekonanie, że powstawanie gatunków bez izolacji geograficznej jest pewną prawidłowością obowiązującą dla wszystkich gatunków. W przypadku specjacji sympatrycznej panujący pogląd raczej wskazywałby na specjacje jako wynik za każdym razem unikalnych warunków środowiskowych i genotypowych; że jest to raczej efemeryczne zjawisko różne od przypadku do przypadku. Ogólnej teorii sympatrycznej specjacji nikt nie próbował dotąd przedstawić.

WYNIKI TEORETYCZNE I KOMPUTEROWE

Ponieważ propozycja tej teorii jest rezultatem rozwiązania szeregu problemów i kolejnych wyników uzyskanych na przestrzeni lat przedstawię tutaj tę teorię tak jak ona powstawała, a nie jako gotowy, pojawiający się nagle produkt.

Początki tej teorii sięgają drugiej połowy lat sześćdziesiątych i związane są, jak cała teoria, z eksperymentami komputerowymi. Poszukiwania, z tego czasu, ogólnych schematów w procesach ewolucyjnych przedstawione zostały w dwu pracach (Fiałkowski 1969, 1971), a potem podsumowane w wydawnictwie krajowym (Fiałkowski 1974). Eksperyment komputerowy w modelowaniu ewolucji ma jedną zasadniczą zaletę i szereg niedostatków. Zaletą tą jest możliwość obserwacji współdziałania rekombinacji, selekcji i migracji na przestrzeni dzie-

siątek albo setek tysięcy pokoleń, obserwacji niemożliwych w eksperymencie biologicznym ograniczonym choćby długością życia eksperymentatora. Poważną trudnością w eksperymencie komputerowym, przy tak złożonym procesie jak ewolucja, jest to, że w odróżnieniu od eksperymentatora tradycyjnego, przeprowadzającego eksperymenty na obiektach istniejących, takich jak *Drosophila*, w eksperymencie komputerowym również obiekty eksperymentu są tworzone przez eksperymentatora. Komputerowemu eksperymentatorowi towarzyszy często obawa, że nie zdołał odzwierciedlić cech obiektów rzeczywistych, jak to zamierzał, a co więcej, że nieświadomie wprowadził cechy czy relacje nieistniejące w rzeczywistości i modeluje jedynie rzeczywistość przez niego wymyśloną. Dlatego weryfikacja modeli komputerowych jest sprawą tak zasadniczą.

Wspomniane modele z lat sześćdziesiątych zostały zrealizowane na ówczynie dużych maszynach w uniwersytetach amerykańskich. Po powrocie do Kraju takie moce obliczeniowe nie były dostępne dla dość abstrakcyjnych eksperymentów i dalsze prace zostały podjęte w latach osiemdziesiątych, gdy moce obliczeniowe komputerów personalnych zaczęły dorównywać tamtym.

Podstawą dla nowych eksperymentów były prace Dobzhansky'ego (1951) i Mayra (1970). Korzystając ze wskazówki zawartej w pracy Dobzhansky'ego (1951, str. 211) opracowałem model rekombinacyjny dla jednej populacji przebiegający w wielu pulach genetycznych, a następnie mutacji sterującej wybiórczo krzyżowaniem.

Jeśli proces rekombinacji przebiega niezależnie w N pulach rekombinacyjnych; ($j = 1, 2, \dots, N$), i jest numerem generacji, oraz $k = 1, 2, 3$ odpowiednio dla genotypów AA , Aa , aa , to prawdopodobieństwa poszczególnych genotypów w j -tych pulach są:

$$p_{1,j,i+1} = \frac{(p_{1,j,i} + \frac{1}{2} p_{2,j,i})^2}{\sum_{k=1}^3 p_{k,j,i}}$$

$$p_{2,j,i+1} = \frac{(p_{1,j,i} p_{2,j,i} + \frac{1}{2} p_{2,j,i}^2 + 2 p_{1,j,i} p_{3,j,i} + p_{2,j,i} p_{3,j,i})}{\sum_{k=1}^3 p_{k,j,i}}$$

$$p_{3,j,i+1} = \frac{(p_{3,j,i} + \frac{1}{2} p_{2,j,i})^2}{\sum_{k=1}^3 p_{k,j,i}}$$

$$\sum_{k=1}^3 \sum_{j=1}^N p_{k,j,i} \equiv 1$$

Jest to uogólnione prawo Hardy-Weinberga i dla $N=1$ sprowadza się do tego prawa. Poza teorią specjacji uogólnienie to może być przydatne przy modelowaniu populacji o dużym zasięgu geograficznym, której skład genetyczny jest nieco różny w różnych regionach zasięgu.

Kolejnym nowym elementem było wprowadzenie dominującej mutacji R, wywołującej wybiórcze krzyżowanie bez określania *a priori* wartości selekcyjnej tej mutacji. Jej eliminacja, bądź — przeciwnie — narastanie jej częstości w populacji zależało wyłącznie od tego, czy fenotypy ją zawierające (a więc krzyżujące się wybiórczo) były eliminowane, czy zwiększały swój procentowy udział w populacji. Rozwiązania takiego nie spotkałem w literaturze. Takie podejście pozwalało, między innymi, rozwiązać, niejako automatycznie, problem kosztów krzyżowania wybiórczego poruszany wielokrotnie w literaturze: Moore (1979, str.184), Tauber i Tauber M. J. (1989, str. 316). Ostatecznie w modelu reprezentowanych było dziewięć różnych genotypów: AArr, Aarr, aarr (trzy genotypy populacji wyjściowej) oraz AARr, AaRr, aaRr, AARR, AaRR, aaRR.

Wymienione dwa nowe elementy, to znaczy rekombinacja w wielu pulach i mutacja sterująca krzyżowaniem wybiórczym, weszły do modelu typu SMR (selekcja–migracja–rekombinacja; Felsenstein 1981) opracowanego dla dwu nisz. Założenia modelu przyjmowały losowy rozkład i mieszanie fenotypów z obu nisz, przy czym polimorfy przeżywały w obu niszach, jedynie ich fitness¹ była różna w zależności od nisz.

Wyniki eksperymentowania z tym modelem zostały opublikowane w roku 1988; (Fiałkowski 1988). Określały one warunki konieczne dla procesu specjacji, gdy mutacja R zawsze (z efektywnością 100%) wywoływała wybiórcze krzyżowanie. Ze względu na złożoność i specyfikę warunków koniecznych rezultaty te wskazywały na niewielkie prawdopodobieństwo zajścia specjacji sympatrycznej.

Wśród owych warunków koniecznych znalazł się zaskakujący rezultat wynikający z eksperymentu (komputerowego), którego nie potrafiłem wówczas uzasadnić. Mianowicie według rezultatów symulacji warunkiem koniecznym dla zaistnienia specjacji był stabilny polimorfizm, ale jedynie taki, w którym fitness heterozygoty była mniejsza od średniej arytmetycznej fitness obu homozygot (Fiałkowski 1988). Poniżej tej granicy mutacja powodująca wybiórczość krzyżowania rozprzestrzeniała się w populacji; powyżej była eliminowana uniemożliwiając specjację. Ten fakt wymagał wyjaśnienia teoretycznego (tzn. matematycznego, niezależnego od modelu komputerowego).

Zarys uzasadnienia (również dla przypadku nie zawsze efektywnej mutacji R) jest następujący (uzasadnienie w: Fiałkowski 1992a, wraz z wszystkimi szczegółami w: Fiałkowski 1992b):

Zakładając współistnienie w populacji genotypów: AA, Aa, aa z prawdopodobieństwami odpowiednio p_1 , p_2 , p_3 i współczynnikami selekcji s_1 , s_2 , s_3 różnica

¹ Termin „fitness” odpowiada terminowi „dostosowanie”

wartości oczekiwanej fitness homozygoty aa przy n potomkach między krzyżowaniem wybiórczym o efektywności e i krzyżowaniem losowym wynosi:

$$DF = n[es_3 + (1-e)(s_2(p_1 + \frac{p_2}{2}) + s_3(\frac{p_2}{2} + p_3)) - (s_2(p_1 + \frac{p_2}{2}) + (s_3(\frac{p_2}{2} + p_3)))]$$

gdzie e , $0 < e \leq 1$, określa część homozygot każdego typu zawierających allel powodujący wybiórcze krzyżowanie i ta część homozygot krzyżuje się wyłącznie z takimi samymi jak one homozygotami, podczas gdy $(1-e)$ tych homozygot krzyżuje się losowo.

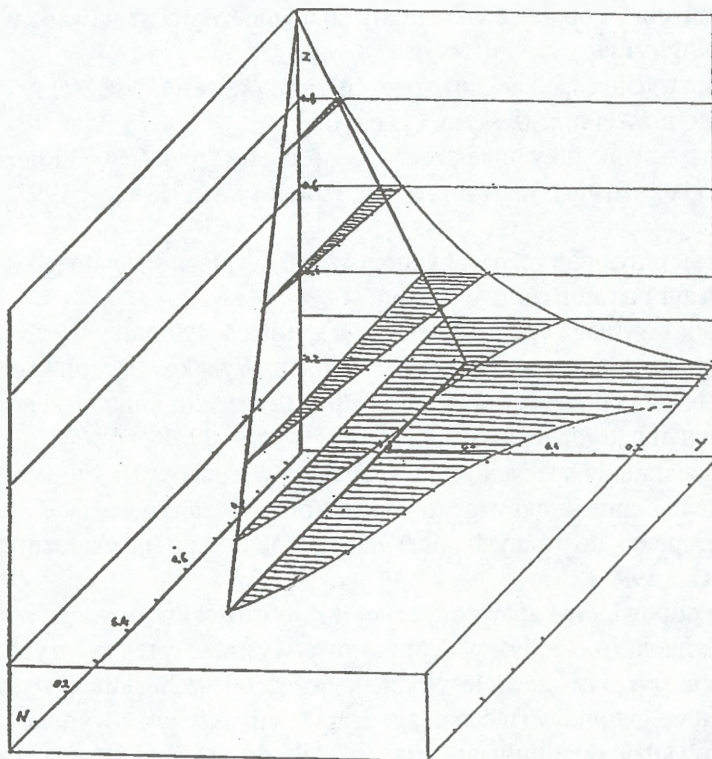
Po przekształceniu wynika, że DF jest dodatnie, gdy $s_3 > s_2$; w pozostałych przypadkach — niedodatnie. Innymi słowy, krzyżowanie wybiórcze przynosi zysk na fitness dla aa wtedy i tylko wtedy, gdy $s_3 > s_2$. Zgodnie z zasadą maksymalizacji fitness mutacja powodująca wybiórczość krzyżowania powinna narastać w populacji przy spełnieniu tego warunku, zaś być eliminowana przy spełnieniu warunku przeciwnego. I tak się dokładnie dzieje, przynajmniej w eksperymencie komputerowym, bowiem poniżej wspomnianej wcześniej średniej arytmetycznej (będącej odzwierciedleniem tej samej prawidłowości w przypadku dwu nisz; Fiałkowski 1992a), maksymalna fitness jest uzyskiwana przy krzyżowaniu wybiórczym, powyżej zaś — przy losowym. Oczywiście specjacja sympatryczna może zajść jedynie przy krzyżowaniu wybiórczym i dlatego wspomniana średnia stanowi granicę wyznaczając warunek konieczny dla specjacji sympatrycznej. W ten sposób uzyskałem uzasadnienie teoretyczne dla eksperymentalnego (komputerowego) wyniku. Jest to zarazem odpowiedź na pytanie, dlaczego sympatryczna specjacja w ogóle zachodzi. Jest to wynik sposobu maksymalizowania fitness osobników przy zaistnieniu swoistej i mało prawdopodobnej sytuacji: heterozygota Aa ma mniejszą fitness niż średnia arytmetyczna fitness obu homozygot, a co więcej, układ taki musi pozostawać stabilnym w czasie życia kilkuset pokoleń (lub dłużej).

Dopiero od momentu uzyskania tego wyniku można w ogóle mówić o teorii, bowiem wynik ten stanowi teleomacyjne „dlaczego”, a wraz z mechanistycznym „jak” modelu i jego potwierdzeniami biologicznymi (o czym dalej) tworzy dwa elementy przyczynowej hierarchii koniecznej w każdej teorii.

Wspomniany warunek ogranicza zakres stabilnego polimorfizmu, przy którym może zajść specjacja sympatryczna. Na rysunku 1 (zaczernione z: Fiałkowski 1992a) zakres tego polimorfizmu jest przedstawiony jako podprzestrzeń pewnej przestrzeni zdarzeń. Widać wyraźnie, jak niewielką część przestrzeni zdarzeń stanowi owa podprzestrzeń, a zatem jak mało prawdopodobna jest specjacja sympatryczna.

Aby specjacja taka zaszła, populacja nie musi znajdować się w tej podprzestrzeni przez cały czas, musi tylko znajdować się w niej przez większość czasu; to znaczy może „opuszczać” podprzestrzeń i do niej „wracać”, ale większość czasu musi pozostawać w tej podprzestrzeni. Jak zwrócono mi uwagę (Kunicki-Goldfinger 1990) dopuszczenie takiej fluktuacji parametrów jest niezbędne, jeśli teoria odzwierciedlać ma procesy w rzeczywistej populacji.

Następnym elementem na jaki zwrócono mi uwagę (Jaenike 1988) była konieczność potwierdzenia poprawności wniosków w przypadku wybiórczego krzyżowania z efektywnością mniejszą od jedności (bowiem, jak już zaznaczyłem, wcześniejsze wyniki, Fiałkowski 1988, uzyskano przy efektywności $e = 1$).



Rys. 1. Przestrzeń zdarzeń: $y \times z \times N$, gdzie y oraz z reprezentują odpowiednio względną fitness heterozygot i homozygot, a N względną wielkość niszy (szczegółowy opis w pracach z 1992 r., podanych w spisie publikacji). Określona w komputerowych eksperymentach podprzestrzeń (zacięta dla określonych wartości z) wyznacza część przestrzeni, w której może zajść specjacja sympatryczna. Z porównania wielkości całej przestrzeni i podprzestrzeni wynika stosunkowo niewielkie prawdopodobieństwo zajścia sympatrycznej specjacji.

Zostało to wykonane, przy czym wprowadzenie obniżonej efektywności wybiórczego krzyżowania powoduje znaczne zwiększenie złożoności programu komputerowego. Powstała wtedy konieczność powtórnego opracowania softwaru. Korzyścią było potwierdzenie wyników uzyskanych przy poprzedniej wersji softwaru (1985) w softwarze nowo napisanym (co jest niezwykle cenne przy modelowaniu komputerowym).

Wprowadzenie elementu efektywności przyniosło dwa istotne rezultaty:

1. Populacja o narastającym wybiórczym krzyżowaniu, zanim ewentualnie ulegnie specjacji, przechodzi przez fazę tak zwanej zwiększonej homozygotycz-

ności: po zmianach częstości fenotypów powstaje jedna (nowa?) populacja o zwiększonym procencie homozygot, pozostająca w stanie stabilnego polimorfizmu². Przebieg krzyżowania w takiej populacji odbiega wyraźnie od krzyżowania losowego, opisywanego przez prawo Hardy-Weinberga. Istnienie stabilnych populacji o takim przebiegu krzyżowania jest przewidywaniem wynikającym z omawianej teorii. Populacje takie nigdy dotąd nie były poszukiwane w eksperymencie biologicznym.

2. Sympatryczna specjacja nie może zajść przy efektywności krzyżowania wybiórczego niższej niż 50% (tzn. dla $e < 0,5$).

Wyniki uzyskane przy mniejszej od jedności efektywności wybiórczego krzyżowania podane zostały w dwu pracach: Fiałkowski 1992a i 1992b. Według nich:

1. Specjacja sympatryczna, aby mogła zajść, wymaga specjalnego (opisanego wyżej) rodzaju polimorfizmu.

2. Ponadto wymaga czasu, aby mutacja sterująca wybiórczym krzyżowaniem mogła osiągnąć dostateczną częstość w populacji. Wyjątkowe warunki oraz konieczność ich trwania przez czas rzędu setek pokoleń determinują niskie prawdopodobieństwo sympatrycznej specjacji.

3. Dla zaistnienia specjacji, przy spełnieniu warunków 1 i 2, żadne zmiany środowiskowe, ani zmiany genotypowe (przekraczające różnice wynikające z różnej adaptacji do różnych nisz) nie są konieczne; (mechanizm pierwszy, Fiałkowski 1992a).

4. Przy odpowiednio zaawansowanej wybiórczości krzyżowania zmiany środowiskowe mogą (niekiedy) natychmiastowo wywołać (przyspieszyć) specjację sympatryczną. Wtedy niewiele pokoleń, licząc od tych zmian, wystarcza do powstania dwu gatunków (mechanizm drugi). Jednakże takie wymuszenie może również prowadzić do eliminacji jednego allelu niweczając nieodwracalnie możliwość specjacji. Przykład taki zawiera praca: Fiałkowski 1992a. Z pracy tej zaczerpnięto również porównanie obu mechanizmów przedstawione w tabeli 1.

OBSERWACJE BIOLOGICZNE

Podstawą weryfikacji każdej teorii są fakty, które teoria może wyjaśnić lub przewidzieć. Interpretację dostępnych mi faktów biologicznych z tego punktu widzenia podałem poprzednio (Fiałkowski 1988 i 1992), zaś weryfikację pewnych, omówionych w dalszej części tego artykułu, przewidywań teorii w nowej pracy (Fiałkowski 1994).

Niektóre z tych interpretacji są następujące:

1. Wallace (1954) oraz Knight, Robertson i Waddington (1956) przedstawili rezultaty doświadczeń, z których wynika (cytuje za Lewontin 1974,

² Określenie polimorfizm stabilny jest używane w odróżnieniu od polimorfizmu zrównoważonego, oznaczającego selekcyjną przewagę heterozygot, co nie jest prawdziwe w tym przypadku.

str. 161, tłumaczenie własne): „Próby uzyskania w gatunku izolowanych rozrodczo populacji przy selekcji przeciw hybrydom powiodły się, lecz izolacja, która powstała podczas selekcji zanikła, gdy selekcja ustała”. Otóż w ramach tu przed-

Tabela 1

Porównanie dwu mechanizmów specjacji sympatrycznej zaczerpnięte z pracy: Fiałkowski 1992a

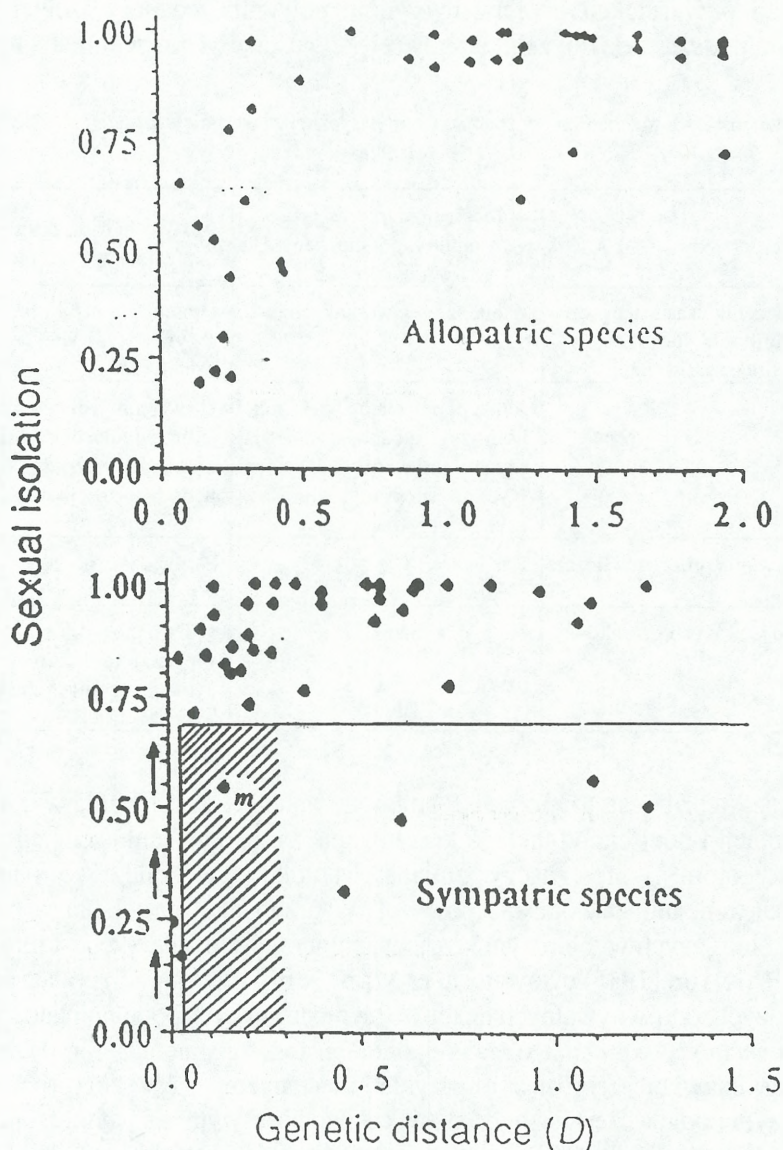
	Mechanizm pierwszy — stabilny polimorfizm z ograniczeniem	Mechanizm drugi — przejściowy polimorfizm
Ograniczenia czasu dla propagacji mutacji sterującej wybiórczym krzyżowaniem	Żadne, gdy w warunkach j.w.	Istnieją (im niższa fitness heterozygot tym większe ograniczenie czasu)
Rezultat	Jedna populacja o zwiększonej homozygotyczności dla niższych efektywności lub sympatryczna specjacja dla wyższych efektywności	Utrwalenie jednego allelu, lub jedna populacja o zwiększonej homozygotyczności lub sympatryczna specjacja
Czas trwania procesu w liczbie pokoleń	Zazwyczaj: 10 ₂ –10 ₅	Zazwyczaj: 50–200
Wielkość nowych gatunków	Na ogół zbliżona	Jeden z nowych gatunków zazwyczaj nieliczny (możliwa sytuacja zgodna z zasadą założyciela)

stawionej teorii jest to przykład braku utrwalenia krzyżowania wybiórczego w populacji i odejścia od takiego krzyżowania zaraz po ustaniu selekcji przeciw heterozygotom — to znaczy zmiana warunków selekcji z $s_3 > s_2$ na $s_2 > s_3$ z konsekwencjami jak opisano powyżej. W przypadku utrwalenia w populacji genów sterujących wybiórczym krzyżowaniem odejście takie nie jest możliwe.

2. Phillips (1915) cytowany tu za Mayr 'em (1970, str. 55) podaje przykład dwu dużych, porównywalnych liczbowo, sympatrycznych populacji kaczek: *Anas platyrhynchos* i *Anas acuta*, o prawdopodobieństwie zaistnienia hybryd rzędu 10⁻⁴. Według omawianej teorii jest to przykład mechanizmu pierwszego (patrz tab.1) przy czym podana częstość hybryd Aa jest zgodna z wynikami symulacji.

3. Mayr (1970, str. 262) omawia przykład owada *Rhagoletis pomonella*, który zawieziony z Europy do Ameryki uległ specjacji w czasie nie dłuższym niż 200 pokoleń. Według omawianej teorii jest to przykład mechanizmu drugiego, z właściwą temu mechanizmowi zmianą warunków selekcji, jak i szybkością powstania gatunków.

4. Meyer i współautorzy (1990) informują o istnieniu 200 gatunków ryb *Haplochromis* w Jeziorze Victoria uzasadniając przekonywująco, że powstały one sympatrycznie w przeciągu ostatnich 200 000 lat. Omawiana teoria jest w stanie



Rys. 2. Rysunek zaczerpnięty z *Nature* z pracy Coyna (1992) przedstawia izolację płciową pomiędzy allopatrycznymi (góra) i sympatrycznymi (dół) parami gatunków *Drosophila*.

Każda para jest reprezentowana przez pojedynczy punkt wyznaczony przez genetyczny dystans między gatunkami według metody elektroforezy Neia i stopień izolacji płciowej określony w laboratoryjnych eksperymentach. Genetyczny dystans jest równy zeru, gdy oba gatunki są identyczne w każdym loci. Zakres izolacji płciowej jest zawarty pomiędzy zerem (losowe krzyżowanie między osobnikami obu gatunków) i jedynką (brak jakiegokolwiek krzyżowania między osobnikami obu gatunków).

wyjaśnić tę sytuację jako wielokrotne działanie mechanizmu drugiego wywołane zmianami wielkości nisz (Fiałkowski 1992a).

Odnosnie do przewidywań przedstawionej tu teorii ostatnio Coyne (1992) opublikował w *Nature* artykuł przeglądowy o specjacji podający między innymi relacje między stopniem izolacji rozrodczej a dystansem genetycznym niezależnie dla sympatrycznych i allopatrycznych par gatunków *Drosophila* (rys. 2 będący kopią z *Nature* z omówionymi niżej uzupełnieniami). Dane te wykorzystałem do sprawdzenia teorii, która dopuszcza specjacje jedynie powyżej wartości 50% efektywności wybiórczego krzyżowania. Efektywność tę można przeliczyć na częstotliwość krzyżowania homospecyficznego, to znaczy krzyżowania między homozygotami — miary używanej przez Coyne'a. Przeliczenia te przeprowadziłem (Fiałkowski 1994); okazało się, że efektywność $e = 0,5$ odpowiada w mierze Coyne'a wartości 0,667. Granica ta została naniesiona na rysunek 2 jako linia pozioma. Ponieważ omawiana teoria dotyczy wyłącznie powstawania gatunków sympatrycznych, zakres przewidywań został ograniczony do niewielkiego dystansu genetycznego $D < 0,3$. Okazuje się, że dla takiego dystansu aż 18 z 21 par gatunków spełnia przewidywania teorii, podczas gdy dla par allopatrycznych (jako grupy kontrolnej) tylko 1 z 9.

Z trzech par populacji sympatrycznych, pozostających poniżej progu minimalnej efektywności, dwie pary omawiana teoria interpretuje jako populacje o zwiększonej homozygotyczności (możliwość istnienia takich właśnie populacji to omówiony wcześniej postulat teorii). Pary takie powinny być stosunkowo nieliczne (forma przejściowa ku gatunkom) a także mieć dystans genetyczny D bliski zera, bowiem dystans ten wynika wyłącznie z niejednakowego stopnia adaptacji poszczególnych genotypów tego samego gatunku do różnych nisz. Rzeczywiście, dwie z trzech par poniżej progu efektywności spełniają ten ostatni warunek. Przy sposobie określania izolacji w sensie Coyne'a (częstotliwość krzyżowań homospecyficzych) gatunki sympatryczne z jednej strony i polimorfy gatunku o zwiększonej homozygotyczności z drugiej są nierozróżnialne, przeto stwierdza-

Opis rysunku 2 c.d. Określona według przedstawionej tu teorii dolna granica izolacji płciowej, przy której możliwa jest sympatryczna specjacja naniesiona została na rysunek jako linia pozioma (dla wartości 0,667). Według teorii i jako jej przewidywanie, częściowa izolacja płciowa możliwa jest także w wąskim obszarze bezpośrednio przyległym do osi y (pionowej). Jednakże dotyczy ona jednego gatunku z dwoma różnymi polimorfami i jest przejściowa (Coyne, stwierdziwszy różne habitaty polimorfów i wybiórcze krzyżowanie potraktował polimorfy jako dwa gatunki, bowiem dotąd możliwość istnienia jednej populacji o wybiórczym krzyżowaniu nie była rozważana). Taką populację można traktować jako gatunki *in-statu-nascenti* i wraz ze wzrostem izolacji płciowej (co przewiduje teoria i zostało zaznaczone strzałkami na rysunku) krytyczna, konieczna do rozpadu na dwa gatunki, wielkość izolacji płciowej, z czasem, przy zachowaniu niezmiennych warunków selekcji, zostaje przekroczona. Według teorii, prawdopodobieństwo genotypu AaRR dla gatunku o wybiórczym krzyżowaniu jest wysokie, podczas gdy dla dwu gatunków sympatrycznych niskie. Umożliwiałoby to rozróżnianie tych dwu przypadków.

Według teorii, na zacienionej części rysunku nie może występować para gatunków, które powstały sympatrycznie. Z 21 par gatunków (dla dystansu genetycznego mniejszego od 0,3 bowiem teoria odnosi się jedynie do powstawania gatunków, a więc dystansu genetycznego bliskiego zeru) 20 znajduje się w obszarze przewidywanym przez teorię. Dla gatunków allopatrycznych (traktowanych tutaj jako grupa kontrolna) tylko 1 z 9.

Według teorii para zaznaczona literą „m” w zabronionym, zacienionym obszarze, nie mogła powstać sympatrycznie, a jedynie allopatrycznie, a następnie przenieść się w ten sam obszar zasiedlenia.

jąc znaczną liczbę krzyżowań homospecyficznych Coyne zaliczył je do gatunków sympatrycznych. Należy jednak zwrócić uwagę, że jeden punkt (oznaczony na rys. 2 literą „m”) nie spełnia przewidywań mojej teorii (leży w strefie wg teorii „zabronionej”; na rysunku zaciemnionej). Jeśli teoria jest prawdziwa, to para gatunków reprezentowana przez ten punkt nie powstała sympatrycznie, lecz allopatrycznie, a następnie przemieściła się w ten sam obszar. Podsumowując: z 21 par aż 20 spełnia przewidywania teorii (dla grupy kontrolnej 1 z 9).

ZAKOŃCZENIE

Praca nad dalszymi aspektami przedstawionej tu teorii jest kontynuowana. Kolejny bowiem problem stanowi teoretyczne (tzn. matematyczne, niezależne od modelu komputerowego) uzasadnienie stosowalności tej teorii w przypadkach genetycznie bardziej skomplikowanych, gdy w grę wchodzi efekty współdziałania kilku *loci*. Wiele wskazuje na to, że dowód taki można przeprowadzić.

Teoria tu przedstawiona stanowi (zresztą bez takiego uprzedniego zamysłu) jednoznaczne poparcie dla poglądu Fishera (1930), który uważał, że znane procesy mikroewolucyjne, wywołane przez dobór naturalny i płciowy są, w określonych warunkach, wystarczające do unicestwiania spójności gatunku i jego rozpadu na dwa gatunki.

Według omawianej teorii rozpad taki następuje przy zaistnieniu opisanego tutaj mało prawdopodobnego układu selekcji różnych polimorfów, trwającego przy tym odpowiednio długo. W takich warunkach polimorfy selekcionowane przez dobór naturalny (w tym płciowy) tworzą najpierw populację o zwiększonej homozygotyczności, a następnie (gdy warunki te utrzymują się) populacja taka rozpada się na dwa gatunki. Proces ten zachodzi pomimo braku allopatrii (braku barier geograficznych rozrywających ciągłość obszaru zasiedlenia) i nawet wtedy, gdy środowisko nie ulega żadnym zmianom. Jedyną przyczyną rozpadu populacji jest maksymalizacja fitness osobników. Maksymalizacja ta w przedstawionych, szczególnych warunkach realizuje się jednak nie tak, jak zazwyczaj, poprzez eliminację alleli, czy też zrównoważony polimorfizm, lecz poprzez rozpad populacji na dwa gatunki.

Podziękowanie: Przy opracowaniu ostatecznej wersji tej pracy wiele sugestii zostało mi przekazanych przez prof. dra hab. Tadeusza Bielickiego, za co składam mu serdeczne podziękowania.

A BIOLOGICAL PROCESS OR AN ABSTRACT MODEL? A THEORY OF SYMPATRIC SPECIATION

S u m m a r y

Research undertaken in the late Sixties and its results leading to formulation of a general theory of sympatric speciation are presented. As an intermediate step, a generalization of

the Hardy-Weinberg law has been worked out and introduced to a model simulated on computer. Assuming that the results of computer experiments with the simulated model reflect reality, a mathematical justification of the results has been found and necessary conditions for sympatric speciation determined.

Predictions of the theory were verified using data presented by J. A. Coyne in *Nature*. It was found that out of 21 pairs of sympatric species, 20 follow the predictions of the theory (whereas for a control group — the allopatric species, it was 1 out of 9). The theory states that fitness being maximized by individuals in a population, under specific environmental conditions is sufficient to split an original species into two nascent ones without the necessity of either changes in environment or drastic changes in the genotypes of any of the concerned individuals. The theory is in line with Fisher's view that micro-evolutionary processes dominated by natural and sexual selection were sufficient to unravel the genetic cohesion of the parent population.

LITERATURA

- Coyne J. A., 1992. *Genetics and speciation*. *Nature* 355, pp. 511–515.
- Dobzhansky T., 1951. *Genetics and the Origin of Species*. New York, N.Y.: Columbia University Press.
- Felsenstein J., 1981. *Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals?* *Evolution* 35, pp. 124–138.
- Fiałkowski K. R., 1969. *Cyclic Behaviour of Randomly Growing Digital Structures in Finite Random Environment. Proceedings of the First International Joint Conference on Artificial Intelligence*, S. 347–359. Washington D.C.
- Fiałkowski K. R., 1971. *The Evolutionary Process of Randomly Growing Mutated Digital Structures as a Model for Evolution of the First Living Organisms*. *Proceedings of the 2nd International Joint Conference on Artificial Intelligence*, S. 148–158. London.
- Fiałkowski K. R., 1974. *Cyfrowy Model Procesu Ewolucji*. PPWT. Warsaw PWN.
- Fiałkowski K. R., 1988. *Lottery of sympatric speciation — A computer model*. *J. Theor. Biol.* 130, 379–390.
- Fiałkowski K. R., 1992a. *Sympatric speciation: a simulation model of imperfect assortative mating*. *J. Theor. Biol.* 157, 9–30.
- Fiałkowski K. R., 1992b. *Sympatric speciation — a report on results of computer experiments*. *Bull. Acad. Pol. Sc.* 40, 109–137.
- Fiałkowski K. R., 1994. *Sympatric Speciation: Theoretical Predictions from Model (Fiałkowski, 1992) vs. Facts*. Submitted to *J. Theor. Biol.*
- Fisher R. A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Jaenike J., 1988. *Private communication*.
- Knight G. R., Robertson A., Waddington C. H., 1956. *Selection for sexual isolation within the species*. *Evolution* 10, 14.
- Kunicki-Goldfinger Wl., 1990. *Private communication*.
- Lewontin R. C., 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. New York: Columbia University Press.
- Mayr E., 1970. *Populations, Species and Evolution*. Cambridge, M.A.: Harvard University Press.
- Meyer A., Kocher T. D., Basasibwaki P., Wilson A. C., 1990. *Flocks of African fishes*. *Nature. Lond.* 347, 550–553.
- Moore W. S., 1979. *Heredity* 42, 173–186.
- Phillips J. O., 1915. *Experimental studies of hybridization among ducks and pheasants*. *J. exp. Zool.* 18, 69–143.

- Tauber C.A., Tauber M. J., 1989. *Sympatric Speciation in Insects: Perception and Perspective. Speciation and its Consequences*. Otte D., Endle J. A., (red.), 307–344. Sutherland, MA: Sinauer Associates.