
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

FRANCO SPIRITO

Riduzione del flusso genico determinata da un meccanismo di isolamento riproduttivo prezigotico a base ereditaria uni-fattoriale

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 78 (1985), n.3, p. 93–102.*
Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1985_8_78_3_93_0>

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

Genetica. — *Riduzione del flusso genico determinata da un meccanismo di isolamento riproduttivo prezigotico a base ereditaria unifattoriale.* Nota di FRANCO SPIRITO (*), presentata (**), dal Socio G. MONTALENTI.

SUMMARY. — We studied, in a deterministic model, the gene flow between two morphs characterized by the alternative forms of a prezygotic reproductive isolating mechanism with monogenic inheritance. Incomplete reproductive isolation is due to the fact that the different genotypes mate in partially different sites or periods. The model is constituted by two populations which initially are monomorphic for the two alleles of the locus which causes reproductive isolation and for the two alleles of a neutral unlinked gene. After the contact, there is a constant symmetrical migration rate between the two populations.

We have observed that the reduction of gene flow for the neutral gene, for a given intrinsic structure of mechanism (value of z parameter), is a function of the migration rate: at high migration rates, there is a detectable reduction (which is strong only for very high z values); at low migration rates, the effect is insignificant for all the z values tested.

INTRODUZIONE

Negli ultimi anni è stata raccolta una notevole mole di dati sperimentali sugli aspetti genetici, ecologici ed etologici del processo di speciazione negli animali (vedi White, 1978).

Si è sviluppata invece soltanto in maniera molto limitata la ricerca teorica basata sulla elaborazione e lo studio di modelli matematici pertinenti alle questioni che si pongono nel campo della genetica della speciazione. In particolare, ci sembra essere quasi del tutto assente nella letteratura sull'argomento un approccio di tipo « fondamentale », e cioè un approccio volto alla ricerca di risposte di carattere qualitativo in modelli semplici e biologicamente significativi.

È nostra intenzione contribuire, secondo un tale tipo di approccio, alla formalizzazione della genetica dei meccanismi di isolamento riproduttivo, al fine di trarre dallo studio di modelli teorici di popolazioni, indicazioni utili alla chiarificazione dei tre aspetti principali del problema genetico della speciazione: 1) Condizioni nelle quali è possibile l'instaurarsi di meccanismi di isolamento

(*) Dipartimento di Genetica e Biologia Molecolare Università di Roma.

(**) Nella seduta del 9 marzo 1985.

riproduttivo; 2) Condizioni che consentono l'accumulo di più meccanismi di isolamento riproduttivo; 3) Efficacia dei meccanismi di isolamento riproduttivo.

In particolare, ci siamo proposti nel presente lavoro di quantificare la riduzione del flusso genico - per un gene neutrale e non linked al locus che controlla il meccanismo - determinata da un ipotetico meccanismo di isolamento prezigotico a base ereditaria unifattoriale, in un modello a due popolazioni.

Il meccanismo di isolamento riproduttivo prezigotico oggetto della nostra indagine è un meccanismo che consiste nella utilizzazione, da parte dei differenti genotipi che sono alla base del meccanismo, di differenti « mating area ». La « mating area » (area di attività riproduttiva) di un particolare genotipo è definita come l'« area » complessiva spazio-temporale nella quale avvengono le unioni che coinvolgono gli individui con il genotipo suddetto.

Un meccanismo di isolamento prezigotico basato sulla diversità delle « mating area » dei differenti genotipi può consistere nella utilizzazione per l'attività riproduttiva da parte dei diversi genotipi di differenti siti nell'area occupata dalla popolazione, oppure degli stessi siti in periodi temporali diversi. Questa classe di meccanismi comprende parte dei meccanismi di isolamento temporale e dei meccanismi di isolamento ecologico, secondo la definizione di Dobzhansky (1970).

DESCRIZIONE DEL MODELLO

Struttura del meccanismo di isolamento riproduttivo

Il particolare meccanismo di isolamento riproduttivo prezigotico da noi studiato, è controllato da un singolo locus genico (A_1/A_2). Gli individui con i tre genotipi A_1A_1 , A_1A_2 e A_2A_2 , presenti nella stessa popolazione, differiscono tra loro per la « posizione » - nello spazio o nel tempo - delle loro « mating area ». Si ipotizza che le tre differenti « mating area » siano egualmente estese e che ciascun genotipo si distribuisca in maniera uniforme all'interno della propria « mating area ». Si assume additività degli effetti dei due alleli, e quindi è attribuita agli eterozigoti una « mating area » con posizione intermedia rispetto a quelle dei due omozigoti. Il valore del parametro z indica la frazione della « mating area » di A_1A_1 che non si sovrappone a quella di A_2A_2 . La situazione è descritta nella fig. 1.

La parziale sovrapposizione delle « mating area » dei tre genotipi, determina, quindi, la suddivisione della « mating area » complessiva di una popolazione polimorfa per il locus A_1/A_2 in cinque « sottoaree » all'interno di ciascuna delle quali si hanno matrimoni casuali tra i genotipi in esse presenti. Si assume inoltre che la numerosità della progenie prodotta dalle unioni che si verificano in ciascuna « sottoarea » sia proporzionale alla numerosità degli adulti presenti in ciascuna di esse⁽¹⁾.

(1) Questa assunzione è particolarmente importante, perché da essa deriva il fatto che gli individui presenti in ciascuna delle cinque « sottoaree » contribuiscano egualmente alle progenie e quindi i tre genotipi A_1A_1 , A_1A_2 e A_2A_2 abbiano la stessa fitness, indipen-

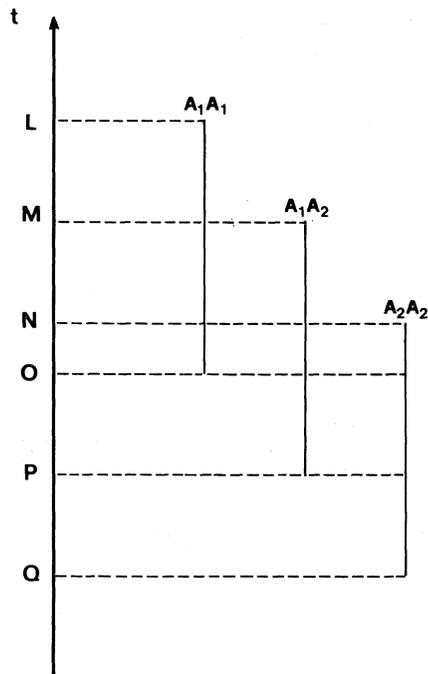


Fig. 1. — Schema di un caso particolare di meccanismo di isolamento riproduttivo prezigotico unifattoriale basato sulla diversità delle "mating area" dei tre genotipi. I tre genotipi differiscono per la "posizione" nel tempo delle loro "mating area" (barre verticali). La "mating area" complessiva della popolazione risulta così suddivisa in cinque sottoaree (corrispondenti ai periodi: LM, MN, NO, OP, PQ). z è il rapporto tra il segmento LN e il segmento LO sull'asse del tempo.

La progenie si redistribuisce poi, liberamente, a seconda del proprio genotipo, nella sua particolare « mating area ».

Struttura del sistema di popolazioni.

Il modello è costituito da due popolazioni che sono egualmente numerose e sono inizialmente monomorfe per le due diverse forme del meccanismo di isolamento riproduttivo (in altri termini, le frequenze iniziali dell'allele A_1 nelle popolazioni 1 e 2 sono, rispettivamente, 1 e 0).

Le due popolazioni sono inoltre, in partenza, monomorfe per i due diversi allelomorfi (B_1 e B_2) di un gene neutrale non linked al locus A (B_1 ha frequenza 1 nella popolazione 1, e frequenza 0 nella popolazione 2).

dentemente da quali siano le frequenze genotipiche e le frequenze alleliche. Qualora invece si ipotizzasse un effetto di densità, consistente nel fatto che gli individui presenti nelle sottoaree con minore numerosità abbiano una fitness minore, si avrebbe come conseguenza una selezione contro l'allele meno frequente nella popolazione. Il grado di validità della nostra assunzione può dipendere dalle caratteristiche del singolo meccanismo analizzato, dalla biologia della riproduzione e dalla ecologia della particolare specie.

Dopo il contatto si ha ad ogni generazione un tasso di migrazione costante e simmetrico tra le due popolazioni (m = frazione di individui della popolazione 1 che sono scambiati con la popolazione 2).

Definite $a_1, b_1, c_1, d_1, e_1, e_1^0, f_1, g_1, h_1, i_1$ le frequenze nella popolazione 1, rispettivamente, dei genotipi $A_1A_1B_1B_1, A_1A_1B_1B_2, A_1A_1B_2B_2, A_1A_2B_1B_1, A_1A_2B_1B_2$ (A_1B_1/A_2B_2), $A_1A_2B_1B_2$ (A_1B_2/A_2B_1), $A_1A_2B_2B_2, A_2A_2B_1B_1, A_2A_2B_1B_2, A_2A_2B_2B_2$, e definite $a_2, b_2, c_2, d_2, e_2, e_2^0, f_2, g_2, h_2, i_2$, le corrispondenti frequenze nella popolazione 2, ad una data generazione, si possono scrivere le seguenti equazioni ricorsive che consentono di calcolare le frequenze genotipiche alla generazione successiva (tali frequenze sono indicate con l'apice) in funzione dei valori precedenti e in funzione del valore dei parametri z e m :

$$\begin{aligned}
 a'_1 = i'_2 &= \frac{z(\alpha + \gamma)^2/2}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + (1-z)(\alpha + \gamma)^2 + \frac{z(\gamma)^2/2}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} \\
 b'_1 = h'_2 &= \frac{z(\alpha\beta)}{\alpha + \beta} + \frac{z(\alpha + \gamma)(\beta + \delta)}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + 2(1-z)(\alpha + \gamma)(\beta + \delta) + \\
 &+ \frac{z(\gamma\delta)}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} \\
 c'_1 = g'_2 &= \frac{z(\beta)^2/2}{\alpha + \beta} + \frac{z(\beta + \delta)^2/2}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + (1-z)(\beta + \delta)^2 + \frac{z(\delta)^2/2}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} \\
 d'_1 = f'_2 &= \frac{z(\alpha + \gamma)(\gamma)}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + 2(1-z)(\alpha + \gamma)(\gamma + \varepsilon) + \frac{z(\gamma)(\gamma + \varepsilon)}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} \\
 e'_1 = e'_2 &= \frac{z(\alpha + \gamma)(\delta)}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + 2(1-z)(\alpha + \gamma)(\delta + \zeta) + \frac{z(\gamma)(\delta + \zeta)}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} \\
 (1) \quad e^{0'}_1 = e^{0'}_2 &= \frac{z(\beta + \delta)(\gamma)}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + 2(1-z)(\beta + \delta)(\gamma + \varepsilon) + \frac{z(\delta)(\gamma + \varepsilon)}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} \\
 f'_1 = d'_2 &= \frac{z(\beta + \delta)(\delta)}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + 2(1-z)(\beta + \delta)(\delta + \zeta) + \frac{z(\delta)(\delta + \zeta)}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} \\
 g'_1 = c'_2 &= \frac{z(\gamma)^2/2}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + (1-z)(\gamma + \varepsilon)^2 + \frac{z(\gamma + \varepsilon)^2/2}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} + \frac{z(\varepsilon)^2/2}{\varepsilon + \zeta} \\
 h'_1 = b'_2 &= \frac{z(\gamma\delta)}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + 2(1-z)(\gamma + \varepsilon)(\delta + \zeta) + \\
 &+ \frac{z(\gamma + \varepsilon)(\delta + \zeta)}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} + \frac{z(\varepsilon\zeta)}{\varepsilon + \zeta} \\
 i'_1 = a'_2 &= \frac{z(\delta)^2/2}{\alpha + \beta + 2\gamma + 2\delta} + (1-z)(\delta + \zeta)^2 + \frac{z(\delta + \zeta)^2/2}{2\gamma + 2\delta + \varepsilon + \zeta} + \\
 &+ \frac{z(\zeta)^2/2}{\varepsilon + \zeta}
 \end{aligned}$$

in cui:

$$\alpha = (1 - m)(a_1 + b_1/2) + m(a_2 + b_2/2)$$

$$\beta = (1 - m)(b_1/2 + c_1) + m(b_2/2 + c_2)$$

$$\gamma = (1 - m)(d_1/2 + e_1/4 + e_1^0/4) + m(d_2/2 + e_2/4 + e_2^0/4)$$

$$\delta = (1 - m)(e_1/4 + e_1^0/4 + f_1/2) + m(e_2/4 + e_2^0/4 + f_2/2)$$

$$\varepsilon = (1 - m)(g_1 + h_1/2) + m(g_2 + h_2/2)$$

$$\zeta = (1 - m)(h_1/2 + i_1) + m(h_2/2 + i_2).$$

Sulla base del sistema di equazioni (1), si verifica agevolmente che la differenza tra la frequenza dell'allele A_1 nella popolazione 1 (p'_1) e nella popolazione 2 (p'_2), e la differenza tra la frequenza dell'allele B_1 nella popolazione 1 (P'_1) e nella popolazione 2 (P'_2), ad una data generazione sono eguali ad una frazione $(1 - 2m)$ dei valori alla generazione precedente. Ovvero:

$$(2) \quad p'_1 - p'_2 = (1 - 2m)(p_1 - p_2)$$

$$(3) \quad P'_1 - P'_2 = (1 - 2m)(P_1 - P_2).$$

Variabili genetiche utilizzate per la misurazione del flusso genico.

Per lo studio dello scambio di geni in presenza del meccanismo di isolamento riproduttivo precedentemente descritto, è necessario definire quali siano le variabili genetiche più idonee alla descrizione della distanza genetica tra i due morfi caratterizzati dalle forme alternative del meccanismo, e studiarne l'andamento nel tempo ⁽²⁾. Abbiamo a tal fine individuato e utilizzato due differenti indici di distanza genetica:

1) Il gametic disequilibrium per i loci A_1/A_2 e B_1/B_2 del sistema complessivo costituito dalla somma delle due popolazioni (D_c). Per definizione:

$$D_c = K_c N_c - L_c M_c$$

(dove K_c , L_c , M_c e N_c sono, rispettivamente, le frequenze relative dei gameti A_1B_1 , A_1B_2 , A_2B_1 e A_2B_2 che danno origine alla popolazione complessiva somma delle due popolazioni).

Questa variabile, da noi introdotta nel precedente studio sulla efficacia della sterilità parziale degli eterozigoti come barriera al flusso genico, è a nostro avviso la migliore misura intrinseca, in un modello del tipo di quello da noi proposto, della distanza genetica per il gene B_1/B_2 presente tra le due differenti configurazioni del meccanismo. D_c è, nel nostro modello, eguale ad $1/4$ della

(2) È evidente, infatti, come nel nostro caso non è di alcuna utilità lo studio del flusso genico tra le popolazioni 1 e 2, in quanto tale processo non è influenzato (vedi paragrafo precedente) dalla presenza del meccanismo.

differenza tra le frequenze dell'allele B_1 nella popolazione di gameti con costituzione A_1 e nella popolazione di gameti con costituzione A_2 che danno origine ad una generazione. I valori di D_c possono essere derivati ad ogni generazione dai valori delle frequenze genotipiche nel modo seguente:

$$D_c = (a_1 + i_1 - c_1 - g_1 + e_1 - e_1^0)/4.$$

2) La differenza tra la frequenza dell'allele B_1 negli omozigoti A_1A_1 e negli omozigoti A_2A_2 (X_c). Per definizione:

$$X_c = \frac{a_c + b_c/2}{a_c + b_c + c_c} - \frac{g_c + h_c/2}{g_c + h_c + i_c}.$$

I valori di X_c possono essere derivati ad ogni generazione dai valori delle frequenze genotipiche nel modo seguente:

$$X_c = (a_1 + i_1 - c_1 - g_1)/(a_1 + b_1 + c_1 + g_1 + h_1 + i_1)$$

RISULTATI

Sono state compiute diverse prove numeriche al calcolatore, utilizzando le equazioni ricorsive (1), per lo studio dell'andamento nel tempo delle frequenze dei genotipi A_1A_1 , A_1A_2 e A_2A_2 e per lo studio del comportamento di D_c e X_c . I valori di z e di m saggiati sono $z = 0; 0.1; 0.2; 0.3; 0.4; 0.5; 0.6; 0.7; 0.8; 0.9; 0.99$; $m = 0.5; 1/4; (1/4)^2; (1/4)^3; (1/4)^4; (1/4)^5$.

Per quanto riguarda le frequenze dei genotipi A_1A_1 , A_1A_2 e A_2A_2 , esse, per un dato z , si approssimano asintoticamente ai medesimi valori d'equilibrio, per tutti i valori di m . Tali valori d'equilibrio coincidono con quelli descritti nello studio del caso di un modello costituito da una singola popolazione (Spirito, 1983).

Per potere descrivere in maniera sintetica l'andamento nel tempo delle due variabili - indici di distanza genetica - D_c e X_c , abbiamo utilizzato il parametro T.R. (Time Ratio), da noi già introdotto nello studio della riduzione del flusso genico causata dai meccanismi zigotici (Spirito *et al.*, 1983). Questo parametro consente di esprimere in termini quantitativi l'effetto di riduzione del flusso genico determinata, per un dato valore di m , da un meccanismo con un particolare valore di z . Il T.R. è il rapporto tra i tempi (numeri di generazioni) necessari perché il valore della variabile di distanza genetica considerata (D_c o X_c) si riduca ad una determinata frazione del valore iniziale nel caso di un particolare $z \neq 0$, rispetto al caso in cui $z = 0$.

Nella Tabella I sono indicati i valori dei T.R. per la riduzione ad 1/10 e ad 1/100 del valore iniziale della variabile D_c . Nella Tabella II sono indicati i

TABELLA I

*Valori dei T.R. (Time Ratio) per la variabile D_c , in funzione m e z .
Per ogni coppia di valori dei due parametri, sono indicati nell'ordine il
T.R._{.1/10} e il T.R._{.1/100}.*

	$m = 0.5$	$m = 1/4$	$m = (1/4)^2$	$m = (1/4)^3$	$m = (1/4)^4$	$m = (1/4)^5$
$z = 0.1$	1.119	1.092	1.023	1.004	1.001	1.000
	1.112	1.096	1.013	1.002	1.001	1.000
$z = 0.2$	1.259	1.203	1.052	1.009	1.002	1.001
	1.243	1.210	1.030	1.005	1.001	1.000
$z = 0.3$	1.427	1.339	1.089	1.016	1.004	1.001
	1.401	1.351	1.052	1.008	1.002	1.000
$z = 0.4$	1.635	1.511	1.136	1.024	1.005	1.001
	1.597	1.527	1.083	1.012	1.003	1.001
$z = 0.5$	1.904	1.734	1.201	1.035	1.008	1.002
	1.850	1.755	1.128	1.018	1.007	1.001
$z = 0.6$	2.269	2.042	1.293	1.050	1.011	1.003
	2.193	2.068	1.198	1.025	1.006	1.001
$z = 0.7$	2.806	2.498	1.436	1.073	1.016	1.004
	2.698	2.530	1.317	1.037	1.008	1.002
$z = 0.8$	3.714	3.272	1.692	1.115	1.024	1.006
	3.550	3.311	1.552	1.058	1.012	1.003
$z = 0.9$	5.777	5.039	2.313	1.228	1.044	1.010
	5.484	5.087	2.173	1.117	1.022	1.005
$z = 0.99$	21.155	18.231	7.359	2.368	1.227	1.045
	19.866	18.311	7.259	2.055	1.113	1.023

valori dei T.R._{.1/10} e T.R._{.1/100} per la variabile X_c . Per quanto riguarda, dunque, l'analisi dei dati della Tabella I, si può osservare che:

1) Il T.R._{.1/10} e il T.R._{.1/100} per una data coppia di valori di m e z hanno valori non molto differenti.

2) I T.R. sono – come era da attendersi – maggiori per z più elevati, a parità di m . In altri termini, la riduzione del flusso genico causata dal meccanismo, per un certo m , è funzione della forza intrinseca (si ricordi che z è la frazione della « mating area » di A_1A_1 che non si sovrappone alla « mating area » di A_2A_2) del meccanismo stesso.

TABELLA II

Valori dei T.R. (Time Ratio) per la variabile X_c , in funzione di m e z .
Per ogni coppia di valori dei due parametri, sono indicati nell'ordine il
T.R._{1/10} e il T.R._{1/100}.

	$m = 0.5$	$m = 1/4$	$m = (1/4)^2$	$m = (1/4)^3$	$m = (1/4)^4$	$m = (1/4)^5$
$z = 0.1$	1.134	1.103	1.011	0.993	0.990	0.989
	1.119	1.102	1.006	0.995	0.994	0.994
$z = 0.2$	1.289	1.226	1.026	0.985	0.979	0.978
	1.258	1.224	1.015	0.991	0.988	0.987
$z = 0.3$	1.474	1.375	1.048	0.978	0.968	0.966
	1.425	1.372	1.028	0.986	0.981	0.980
$z = 0.4$	1.701	1.561	1.080	0.971	0.956	0.953
	1.630	1.556	1.049	0.982	0.974	0.972
$z = 0.5$	1.989	1.800	1.126	0.965	0.943	0.939
	1.892	1.794	1.083	0.978	0.966	0.964
$z = 0.6$	2.376	2.125	1.198	0.961	0.930	0.923
	2.247	2.117	1.141	0.975	0.958	0.954
$z = 0.7$	2.938	2.600	1.316	0.962	0.915	0.905
	2.765	2.590	1.245	0.975	0.949	0.944
$z = 0.8$	3.876	3.397	1.533	0.974	0.899	0.885
	3.631	3.384	1.460	0.981	0.940	0.932
$z = 0.9$	5.979	5.191	2.076	1.036	0.886	0.859
	5.585	5.179	2.036	1.015	0.931	0.916
$z = 0.99$	21.425	18.387	6.490	1.922	0.983	0.839
	20.000	18.431	6.734	1.823	0.982	0.903

3) I T.R. per ogni particolare valore di z sono diversi in funzione di m . Essi risultano più elevati per valori alti di m , mentre decrescono al decrescere di m e sono molto prossimi a 1 per m molto bassi. Questa diminuzione dei valori di T.R. in funzione del decrescere di m è più lenta per i valori di z più elevati.

Per quanto riguarda l'analisi dei dati della Tabella II e cioè dei T. R._{1/10} e T.R._{1/100} per la variabile X_c , essa consente di mettere in luce forti analogie nel comportamento dei T.R. _{X_c} rispetto ai T.R. _{D_c} , ma anche alcune significative differenze. Anche i T.R. $X_{c1/10}$ e i T.R. $X_{c1/100}$ per una data coppia di m e z , differiscono tra loro in misura assai ridotta. Sia per i T.R. $X_{c1/10}$ che per i T.R.

$X_{c_{1/100}}$, si osserva inoltre parimenti un comportamento che è funzione di m : per un dato z i T.R. X_c più elevati sono osservati per $m = 0,5$ e si ha una diminuzione dei loro valori al decrescere di m .

Le due differenze importanti nel comportamento dei T.R. X_c rispetto a quello dei T.R. D_c da segnalare consistono nel fatto che alle basse migrazioni i T.R. X_c risultano minori di 1 e si ha una relazione inversa tra z e T.R. X_c (cioè z più elevati determinano T.R. più bassi).

La presenza di queste due caratteristiche peculiari dei T.R. X_c a basse migrazioni – caratteristiche ovviamente tra loro collegate – costituisce, a nostro avviso, una conferma a posteriori della maggiore validità dei T.R. D_c rispetto ai T.R. X_c per la misura della riduzione del flusso genico.

CONCLUSIONI

Dall'analisi dei risultati osservati nel nostro modello, si possono trarre alcune indicazioni utili ai fini di una migliore comprensione della efficacia dei meccanismi di isolamento riproduttivo incompleto.

Il particolare meccanismo di isolamento riproduttivo prezigotico incompleto unifattoriale basato sulla differenza delle « mating area » dei diversi genotipi, da noi studiato, determina, nel modello a due popolazioni analizzato, una riduzione del flusso genico – per i geni non associati al locus che controlla il meccanismo – che è funzione, oltretutto ovviamente della struttura intrinseca nel meccanismo (valore del parametro z), del tasso di migrazione tra le popolazioni. Ad alte migrazioni l'effetto di riduzione del flusso genico è più pronunciato, anche se è di non rilevante entità per z non molto vicini a 1, mentre a basse migrazioni l'effetto risulta essere pressoché nullo per tutti i valori di z saggiati. La sostanziale inefficacia, per valori bassi del tasso di migrazione, del meccanismo di isolamento riproduttivo prezigotico incompleto da noi studiato, costituisce il dato più interessante – e in qualche misura paradossale – che risulta dal nostro studio.

I risultati appena descritti possono essere confrontati con i risultati da noi osservati (Spirito *et al.*, 1983) nello studio – in un modello analogo – delle mutazioni cromosomiche che determinano sterilità parziale dell'eterozigote (meccanismo di isolamento riproduttivo zigotico unifattoriale).

Dal confronto emerge una sostanziale identità di effetti dei due diversi tipi di meccanismo ad alti tassi di migrazione – per valori corrispondenti di s (= tasso di sterilità dell'eterozigote) e di z –, e differenze notevoli ai bassi tassi di migrazione, ai quali si ha un incremento dell'efficacia della mutazione cromosomica e una riduzione dell'efficacia del meccanismo prezigotico. È importante sottolineare come questa diversa efficienza nel ridurre il flusso genico a basse migrazioni da parte del particolare meccanismo zigotico e del particolare meccanismo prezigotico da noi studiati, sia collegata ad una differenza importante nel comportamento dei fattori ereditari che sono alla base dei rispettivi meccanismi. Nel caso del meccanismo zigotico, le differenti alternative di esso sono

soggette a selezione diversificante (disruptive selection), e si ha quindi, a valori bassi del tasso di migrazione, un politipismo stabile e cioè, all'equilibrio, frequenze elevate di una delle configurazioni alternative del meccanismo in una popolazione e frequenze elevate dell'altra configurazione nell'altra popolazione.

Nel caso del particolare meccanismo prezigotico da noi studiato, non si ha selezione diversificante sugli alleli del locus e conseguentemente essi non sono ostacolati nel loro flusso da una popolazione all'altra; all'equilibrio si hanno eguali frequenze alleliche nelle due popolazioni. È a questa diversità di comportamento (presenza o assenza di politipismo stabile) che si deve attribuire, presumibilmente, il differente effetto di riduzione del flusso genico osservato a bassi tassi di migrazione per i due diversi meccanismi.

Assumono perciò un particolare rilievo, a nostro avviso, due questioni di cui è necessario un approfondimento per potere pervenire ad una più completa definizione della efficacia dei meccanismi di isolamento riproduttivo prezigotico. La prima questione è se e in quale grado il quadro qualitativo dei risultati osservati possa essere ritenuto valido, in una struttura di popolazioni del tipo descritto, anche per differenti modelli di meccanismi di isolamento riproduttivo non soggetti a selezione diversificante; la seconda questione è quale sia il peso relativo in natura dei meccanismi di isolamento prezigotico soggetti o non soggetti a selezione diversificante.

Riteniamo che alla soluzione della prima delle due questioni un contributo possa essere fornito dallo sviluppo della metodologia descritta in questo lavoro. Come primo immediato sviluppo ci proponiamo di studiare il comportamento – in termini di riduzione del flusso genico – dei geni strettamente linked al locus che controlla il meccanismo, in un modello analogo a quello qui analizzato.

Ringraziamenti

Si ringraziano il Prof. G. Montalenti e il Prof. M. Rizzoni per la loro lettura critica del manoscritto,

BIBLIOGRAFIA

- DOBZHANSKY T. (1970) – *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York e London.
- SPIRITO F. (1983) – *Reduction of gene flow due to a prezygotic isolation mechanism with monogenic inheritance*. «Atti A.G.I.», XXIX, 221-222.
- SPIRITO F., ROSSI C. e RIZZONI M. (1983) – *Reduction of gene flow due to the partial sterility of heterozygotes for a chromosome mutation. I. Studies on a "neutral" gene not linked to the chromosome mutation in a two population model*. «Evolution», 37, 785-797.
- WHITE M.J.D. (1978) – *Modes of speciation*. Freeman W.H. and Co., San Francisco.