

О РОЛИ АССОРТАТИВНОГО СКРЕЩИВАНИЯ В ПРОЦЕССЕ СИМПАТРИЧЕСКОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ. I. АНАЛИТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ

А.С.Кондрашов, А.М.Молчанов

Научно-исследовательский вычислительный
центр АН СССР, Пушкино

Введение

Целью предлагаемой читателю работы является изучение активной роли ассортативного скрещивания в процессе симпатрического видообразования. В этой статье мы рассмотрим ряд аналитических моделей. В другой /5/ сходные модели исследуются с помощью ЭВМ. Не обсуждая в данной работе вопрос о возможности симпатрического видообразования, который, как известно, остается спорным, мы ограничимся рассмотрением возможных интерпретаций изучаемых моделей.

Исследователи симпатрического видообразования обычно главной его причиной считают дизруптивный отбор. Такой отбор может создавать в популяции полиморфизм с преобладанием крайних, по некоторому признаку, особей /18/. Процесс видообразования завершится, если различные крайние формы не будут скрещиваться между собой – ассортативность скрещивания должна закрепить действие отбора. Поэтому предсуществование в популяции системы ассортативного скрещивания – необходимое условие симпатрического видообразования. Кроме того, по мнению некоторых авторов, роль ассортативного скрещивания в процессе видообразования может быть более активной. Так, Бриз /8/ пишет, что "ассортативное скрещивание само по себе может быть толчком к дивергенции и видообразованию". Еще раньше Райт /26/ показал, что ассортативное скрещивание увеличивает генотипическую дисперсию популяции, что также может быть шагом по пути к видообразованию. Однако подробного исследования активной роли ассортативного скрещивания в процессе видообразования не проводилось.

Говоря о симпатрическом видообразовании, обычно имеют в виду "видообразование в пределах территории расселения одного дема" /6/. Эта формулировка является недостаточно определенной. Действительно, рассмотрим систему двух демов, связанных потоком мигрантов, интенсивность которого равна: а) 20%, б) 2% и в) 0,2%. Неясно, что считать об-

ластью расселения особей, родившихся в одном из демонов в каждом из этих случаев.

Мы предлагаем более однозначное определение. Симпатрическое видообразование – процесс, при котором две или несколько репродуктивно изолированных групп особей образуются из одной популяции, в которой вероятность скрещивания между любой парой разнополых особей одного возраста зависит только от их генотипов, то есть от генетически определенных экологических, этологических и иных свойств, но не от мест их рождения. Противоположная ситуация, когда на некоторой стадии будущие виды полностью разобщены географически, называется аллопатрическим видообразованием. Промежуточные случаи, когда видообразование идет внутри непрерывного, но географически структурированного генофонда, удобно объединять термином "парапатрическое видообразование" /9/. Надо отметить, что, согласно нашей терминологии, многие работы о симпатрическом видообразовании следует отнести к парапатрическому видообразованию, например /10, 14/ и многие другие.

Вслед за Левонтином, Кирком и Кроу мы будем называть ассортативным такое непанмиктичное скрещивание, удовлетворяющее нашему определению симпатрии, в процессе которого частоты генотипов среди размножающихся особей и в популяции в целом равны, вследствие чего частоты аллелей не меняются со временем. Если это не так, мы будем говорить не об ассортативном, а о селективном скрещивании. Многие модели "ассортативного" скрещивания описывают, в этой терминологии, именно селективное скрещивание, что приводит к несохранению частот аллелей.

В настоящей работе найдены условия, при которых популяция распадается на репродуктивно изолированные группы особей за счет действия только ассортативного скрещивания. Кроме того, изучается поведение популяции при условиях, близких к вызывающим такой распад.

Модели

Модели, которые мы рассмотрим, обладают несколькими общими свойствами. Отбор во всех моделях отсутствует, и единственным фактором, действующим на популяцию, является ассортативное скрещивание. Мы изучали простейший случай, в котором каждая особь участвует в размножении ровно один раз. Поколения будут считаться неперекрывающимися. Эффекты конечной численности, мутации, сцепление и прост-

ранственная структура популяций учитываться не будут.

Ситуацию, в которой популяция распадается на нескрещивающиеся между собой группы особей, мы будем условно называть видообразованием. Если популяция близка к видообразованию, мы будем говорить о предвидообразовании. Во всех случаях предполагается, что между особями некоторых генотипов имеет место полная репродуктивная изоляция, так как иначе распад популяции на виды невозможен.

Отметим, что простое соображение, принадлежащее Фишеру /11/, позволяет полностью изучить поведение любой однолокусной модели асортативного скрещивания, допускающей распад популяции на виды. Применительно к нашей задаче рассуждение Фишера выглядит следующим образом.

Рассмотрим однолокусную популяцию с аллелями A_0 и A_1 . В качестве необходимого условия видообразования предположим, что скрещивание $A_0A_0 \times A_1A_1$ невозможно. Тогда в нашей популяции гетерозиготные особи могут возникать в следующих трех скрещиваниях: $A_0A_0 \times A_0A_1$, $A_0A_1 \times A_1A_1$ и $A_0A_1 \times A_0A_1$. При этом доля гетерозиготных особей в потомстве от первого и второго скрещиваний равна 50% и совпадает с долей гетерозигот среди особей, вступающих в эти скрещивания. В результате третьего скрещивания также возникает 50% гетерозигот, так что доля их среди потомства вдвое меньше, чем среди родителей. Таким образом, в любом поколении доля гетерозиготных особей в нашей популяции меньше, чем в предыдущем, на число, равное половине частоты скрещивания $A_0A_1 \times A_0A_1$. Поэтому, если исключить ситуацию, в которой такое скрещивание невозможно, репродуктивная изоляция между различными гомозиготами приводит, при отсутствии отбора и селективного скрещивания, к видообразованию.

Отметим, что в работах /13, 16, 19, 22/ был сформулирован ряд однолокусных моделей асортативного скрещивания*, из анализа которых следует, что доля гетерозиготных особей в популяции стремится к нулю, если и только если скрещивание между различными гомозиготами невозможно.

*В работе /22/ принятому нами определению асортативности удовлетворяют модели I, III и V, а в работе /16/ — I и модель, представленная в табл. 6. При анализе последней модели авторы допустили ошибку, утверждая, что частоты аллелей меняются от поколения к поколению, хотя в действительности они постоянны.

Таким образом, в однолокусном случае необходимое и достаточное условия видообразования совпадают. Нетрудно доказать, что если между различными гетерозиготами имеет место не полная, а только приближающаяся к полной репродуктивная изоляция, то конечным состоянием популяции будет предвидообразование.

Теперь мы рассмотрим четыре конкретные модели ассортативного скрещивания. Первые две из них однолокусные и их свойства полностью вытекают из приведенного выше рассуждения. Модели 3-я и 4-я являются двухлокусными аналогами 1-й и 2-й, соответственно. Именно анализ 3-й и 4-й моделей представляет самостоятельный интерес. 1-я и 2-я модели приводятся здесь, чтобы облегчить рассмотрение их двухлокусных аналогов. Механизм ассортативности, действующий в 1-й и 3-й моделях мы будем условно называть экологическим, а во 2-й и 4-й - этологическим.

1-я модель

Предположим, что в однолокусной диаллельной популяции различные гомозиготы размножаются в разных местах или в разное время, образуя две субпопуляции. Субпопуляцию, содержащую особей A_0A_0 мы будем называть первой, а особей A_1A_1 - второй. Для простоты будем считать, что в каждой субпопуляции размножается половина гетерозигот. Обе субпопуляции панмиктичны. Номер субпопуляции, в которой размножается особь, зависит только от генотипа этой особи, но не от того, в какой субпопуляции она родилась. Поэтому наша модель соответствует условиям симпатрии и не предполагает наличия пространственной структуры. Сходная ситуация описана в книге Завадского /4/.

Рассмотрим некоторое (n -е) поколение. Обозначим частоты генотипов A_0A_0 , A_0A_1 и A_1A_1 через x , y и z . Тогда $x + y + z = 1$. Частоты генотипов в следующем ($n+1$)-м поколении, как и всюду в дальнейшем, мы будем обозначать заглавными буквами. Особи с генотипом A_0A_0 возникают в первой субпопуляции в скрещиваниях $A_0A_0 \times A_0A_0$ (с вероятностью 1), $A_0A_0 \times A_0A_1$ (с вероятностью 0,5) и $A_0A_1 \times A_0A_1$ (с вероятностью 0,25), и во второй субпопуляции - в скрещивании $A_0A_1 \times A_0A_1$. Частота скрещивания $A_0A_0 \times A_0A_0$ внутри первой субпопуляции равна $x^2(x + \frac{1}{2}y)^{-2}$, что составляет $x^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1}$ относительно всей популяции. Частоты трех других скрещиваний относительно всей популяции

равны соответственно $xy(x + \frac{1}{2}y)^{-1}$, $\frac{1}{4}y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1}$, $\frac{1}{4}y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1}$. Проводя аналогичные рассуждения для генотипов A_0A_1 и A_1A_1 мы получаем систему:

$$\begin{cases} X = (x^2 + \frac{1}{2}xy + \frac{1}{16}y^2)(x + \frac{1}{2}y)^{-1} + \frac{1}{16}y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1} \\ Y = (\frac{1}{2}xy + \frac{1}{8}y^2)(x + \frac{1}{2}y)^{-1} + (\frac{1}{2}xy + \frac{1}{8}y^2)(x + \frac{1}{2}y)^{-1} \\ Z = \frac{1}{16}y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1} + (x^2 + \frac{1}{2}xy + \frac{1}{16}y^2)(x + \frac{1}{2}y)^{-1} \end{cases} \quad (1)$$

Легко видеть, что

$$X + Y + Z = x + y + x = 1 \quad (2)$$

$$X - Z = x - x \quad (3)$$

$$X + Z = x + x + \frac{1}{8} [y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1} + y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1}] \quad (4)$$

Смысл соотношения (2) очевиден. (3) означает сохранение частот аллелей. (4) показывает, что частота гетерозигот, как этого и следовало ожидать, убывает до нуля при любом исходном состоянии популяции. Легко показать, что свойства рассматриваемой модели не изменяются качественно при любых предположениях относительно распределения гетерозиготных особей по субпопуляциям.

2-я модель

Рассмотрим однолокусную диаллельную популяцию, в которой особи всех генотипов размножаются в одном месте и в одно время и поколения не перекрываются. В каждом поколении процесс самовоспроизведения этой популяции состоит из циклов, следующих друг за другом. Каждый цикл можно разделить на два этапа: 1. Все особи, не принявшие в предыдущих циклах участия в скрещивании (в частности, вся популяция перед первым циклом), случайным образом объединяются в пары. 2. Некоторые особи, образовавшие пары, скрещиваются между собой, а остальные пары распадаются. Если особи, образовавшие пару, имеют одинаковый генотип, скрещивание происходит всегда; если одна из них гомозиготна, а другая гетерозиготна, скрещивание происходит с вероятностью α ; если встретились различные гомозиготы, скрещивание невозможно. Особи, входившие в состав распавшихся пар, ищут себе партнеров в последующих циклах. Процесс продолжается неограниченно, так что рано или поздно каждая особь вступает в скрещивание. Потомство от скрещиваний, имевших место во всех циклах внутри поколения, снова образует единую популяцию — следующее поколение. Такого рода

система скрещивания может, вероятно, иметь место в популяциях с высокой плотностью, в которой действуют прекопулятивные изолирующие механизмы*.

Предположение о неограниченном числе циклов необходимо для того, чтобы наша модель описывала ассортативное, а не селективное скрещивание. Поскольку число "непроевзаимодействовавших" особей быстро убывает от цикла к циклу, это предположение не кажется нам противоестественным.

Сохранив прежние обозначения для частот генотипов во всей популяции, обозначим долю n -го поколения, которую составляют особи с генотипами A_0A_0 , A_0A_1 и A_1A_1 не вступившие в скрещивание до i -го цикла, через x_i , y_i и z_i , соответственно. Очевидно, что $x_1 = x$, $y_1 = y$ и $z_1 = z$.

В i -м цикле пары $A_0A_0 \times A_0A_0$, $A_0A_0 \times A_0A_1$ и $A_0A_1 \times A_0A_1$ возникают с частотами $x_i^2 P_i^{-2}$, $2x_i y_i P_i^{-2}$ и $y_i^2 P_i^{-2}$, соответственно, где $P_i = x_i + y_i + z_i$. Принимая во внимание менделевские расщепления в скрещиваниях, легко видеть, что в i -м цикле потомки с генотипом A_0A_0 возникают с частотой $(x_i^2 + \alpha x_i y_i + \frac{1}{4} y_i^2) P_i^{-2}$, что составляет $(x_i^2 + \alpha x_i y_i + \frac{1}{4} y_i^2) P_i^{-1}$, относительно всей популяции. Особь с генотипом A_0A_0 , не вступившая в скрещивание до i -го цикла, не примет участия в скрещивании также и в i -м цикле с вероятностью $[(1-\alpha)y_i + z_i] P_i^{-1}$. Повторяя проведенные выше рассуждения для генотипов A_0A_1 и A_1A_1 мы получаем систему:

$$\begin{aligned} X &= \sum_{i=1}^{\infty} (x_i^2 + \alpha x_i y_i + \frac{1}{4} y_i^2) \cdot P_i^{-1} \\ Y &= \sum_{i=1}^{\infty} [\frac{1}{2} y_i^2 + \alpha y_i (x_i + z_i)] \cdot P_i^{-1} \\ Z &= \sum_{i=1}^{\infty} (z_i^2 + \alpha z_i y_i + \frac{1}{4} y_i^2) P_i^{-1} \end{aligned} \quad (5)$$

$$\begin{aligned} x_{i+1} &= [(1-\alpha)y_i + z_i] \cdot P_i^{-1} \cdot x_i \\ y_{i+1} &= [(1-\alpha)(x_i + z_i)] \cdot P_i^{-1} \cdot y_i \\ z_{i+1} &= [(1-\alpha)y_i + z_i] \cdot P_i^{-1} \cdot z_i \\ x_1 &= x, \quad y_1 = y, \quad z_1 = z. \end{aligned}$$

Можно показать, что

$$X + Y + Z = x + y + z = 1 \quad (6)$$

*Если предположить, что в каждом поколении имеет место только один "цикл", мы получим известную модель "действующих масс", описанную в табл. 4 в работе /16/. Эта модель относится к селективному скрещиванию.

$$\bar{X} - \bar{z} = x - z \quad (7)$$

$$\bar{X} + \bar{z} = x + z + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{\infty} y_i^2 p_i^{-1} \quad (8)$$

Доказательство этих соотношений дано в приложении 1. Таким образом, частоты аллелей в нашей модели сохраняются, а концентрация гетерозигот стремится к нулю. Этот процесс идет тем быстрее, чем меньше α .

3-я модель

Эта модель является двухлокусным аналогом первой модели. Популяция полиморфна по двум локусам А и В, с аллелями "0" и "1" в каждом. Частоты аллелей в локусах А и В равны. Во время размножения популяция подразделена на две панмиктические субпопуляции. В первой из них размножаются все особи генотипа $A_0 A_0 B_0 B_0$, доля α особей, имеющих три аллеля "0" в геноме, доля β , имеющих два аллеля "0", и доля γ , имеющих один аллель "0". Оставшиеся особи образуют вторую субпопуляцию. Таким образом, единственной "фенотипической" характеристикой особи является число аллелей "0" в ее геноме.

Будем считать, что

$$1 \geq \alpha \geq \beta \geq \gamma \geq 0. \quad (9)$$

Похожая ситуация была описана у златоглазок в работах Таубер и Таубера /23, 24/.

Формальное исследование модели приведено в приложении 2, здесь полученные результаты даны без доказательств.

Поскольку отбор и селективное скрещивание отсутствуют, частоты аллелей в обоих локусах остаются постоянными. Очевидно, что если в какой-то момент популяция состоит только из особей $A_0 A_0 B_0 B_0$ и $A_1 A_1 B_1 B_1$, то в дальнейшем никаких изменений не произойдет. В других случаях поведение популяции зависит от значений α , β и γ . Оказывается, что видообразование является единственно возможным конечным состоянием популяции, только когда выполнено одно из условий:

$$\alpha = 1, \beta = 1, \gamma \in [0, 1] \quad (10)$$

$$\alpha = 1, \gamma = 0, \beta \in [0, 1] \quad (11)$$

$$\beta = 0, \gamma = 0, \alpha \in [0, 1]. \quad (12)$$

Как легко видеть, эти условия означают, что существует константа K такая, что особи, имеющие число аллелей "0" мень-

ше, чем K , размножаются в одной субпопуляции, а больше, чем K , — в другой. В случае (10) $K=1$, в случае (11) $K=2$, и в случае (12) $K=3$. В дальнейшем мы будем говорить, что видообразование в этой модели происходит за счет "эффекта порога". Если значения параметров близки к заданным условиям (10), (11) или (12), то видообразование оказывается неустойчивым, и конечным состоянием популяции будет предвидообразование. При прочих значениях параметров видообразование также неустойчиво. Поведение модели при условиях, далеких от тех, которые приводят к видообразованию, изучено в другой работе /5/.

4-я модель

Рассмотрим двухлокусную диаллельную популяцию, сохранив обозначения предыдущей модели. Частоты аллелей в обоих локусах равны.

Образование пар и скрещивание происходит так же, как и во 2-й модели. При этом, если особи, образовавшие пару, имеют в своих геномах одинаковое число аллелей "0", скрещивание происходит всегда; если различие в числе аллелей "0" составляет 1, 2 и 3, скрещивание происходит с вероятностями α , β и γ , соответственно; если различие максимальное (4), скрещивание невозможно. Предполагаем, что α , β и γ удовлетворяют (9).

Математический анализ этой модели приведен в приложении 3. Как и в модели 3, частоты аллелей сохраняются, и видообразование всегда является стационарным состоянием. Популяция стремится к этому состоянию при любых условиях, если

$$\gamma = 0, \beta = 0, \alpha \in [0, 1]. \quad (13)$$

Отметим, что видообразование в многолокусных моделях с полной ассортативностью (что в нашем случае означает $\alpha = \beta = \gamma = 0$) наблюдал еще Райт. Наш результат показывает, что требование полной ассортативности не является необходимым для видообразования, по крайней мере, в двухлокусной модели. Поэтому мы будем в дальнейшем говорить о видообразовании за счет сильной ассортативности. Если $\gamma \neq 0$ и $\beta \neq 0$, то видообразования не происходит. Случай $\gamma = 0$ и $\beta \neq 0$ остался неразобранным, хотя, по-видимому, и здесь видообразование является неустойчивым состоянием популяции /5/. Как и в 3-й модели, при значениях параметров, близких к

вызывающим видообразование, популяция со временем достигает состояния предвидообразования, в котором и пребывает неограниченно долго.

Обсуждение

Создаваемые для изучения процесса симпатрического видообразования модели ассортативного скрещивания должны удовлетворять нескольким требованиям.

Во-первых, поскольку видообразование сопряжено с качественной перестройкой популяции, модели должны допускать изменение частот генотипов в широком диапазоне. Поэтому для изучения видообразования неприменима теория Фишера /11/, развитая затем Ветта и Смиттом /25/ и рядом других авторов. Эта теория основана на предположении, что признак, определяющий ассортативность скрещивания, все время распределен в популяции нормально. Естественно, в процессе видообразования это условие нарушается.

Во-вторых, в модели должно предполагаться, что особи по крайней мере двух генотипов полностью репродуктивно изолированы друг от друга. Из-за этого требования к проблеме симпатрического видообразования неприменима модель О'Дональда /19/ и сходные с ней модели из работ /16, 22/. В этих моделях предполагается, что некоторая часть особей скрещивается ассортативно, а в остальной части популяции имеет место панмиксия. Предположение о существовании двух изолированных генотипов сводит эту модель к тривиальному случаю полной ассортативности. К этому же случаю сводится теория Райта /27/, основанная на предположении о постоянной корреляции между вступающими в скрещивание особями. Действительно, в простейшем случае видообразованию соответствует распад популяции на две репродуктивно изолированные группы особей, каждая из которых мономорфна. В этих условиях корреляция между вступающими в скрещивание особями равна единице. Таким образом, поскольку значение корреляции предполагается постоянным, распад на виды в модели Райта возможен только в случае полной ассортативности скрещивания.

Таким образом, мы можем сформулировать третье требование: степень ассортативности скрещивания должна зависеть от состояния популяции. По мнению Райта /27/, к которому мы присоединяемся, степень ассортативности должна возрастать с ростом генетической дисперсии популяции, то есть по

мере приближения популяции к распаду на виды. При этом желательно, чтобы зависимость степени ассортативности от генетической дисперсии возникала в модели естественным образом, а не задавалась произвольно.

Наконец, отметим, что для подробного исследования модель должна содержать достаточное количество параметров. Эффекты, обнаруженные нами в двухлокусных моделях, вряд ли могли быть найдены, если бы мы характеризовали ассортативное скрещивание одним числом.

Создавая описанные в нашей работе модели, мы пытались выполнить сформулированные выше требования. Заметим, что возможны два типа моделей. Во-первых, можно предположить, что неспособные скрещиваться между собой особи не встречаются во время размножения. Тогда, если разобщенность особей во время размножения является единственным фактором, нарушающим панмиксию, мы приходим к модели экологической изоляции. Во-вторых, с другой стороны, если экологическая изоляция отсутствует и неспособные скрещиваться особи могут встречаться во время размножения, мы приходим к модели этологической изоляции. Таким образом, любой механизм ассортативного скрещивания, способный обеспечить видообразование, можно в некотором смысле рассматривать как комбинацию двух крайних вариантов — экологического и этологического.

Разумеется, наши модели экологической и этологической изоляции — не единственно возможные. Некоторые другие варианты этих двух механизмов изоляции будут рассмотрены в другой работе /5/.

Создание моделей этологической изоляции наталкивается на определенные трудности, вызванные тем, что, хотя во время размножения встречаются особи, неспособные скрещиваться, все они должны найти себе подходящих партнеров. Предположение о бесконечном числе "актов поиска" партнера — один из вариантов преодоления этой трудности. В качестве другого варианта можно предположить, например, что в первом столкновении различные скрещивания происходят с заданными вероятностями, а оставшиеся особи скрещиваются только с партнерами своего генотипа /16/ (VI модель). С нашей точки зрения, однако, это предположение более искусственно.

По-видимому, любая избирательность при скрещивании приводит к тому, что особи некоторых фенотипов вступают в размножение с большей вероятностью, чем другие. Поэто-

му ассортативное скрещивание следует рассматривать как один из предельных вариантов селективного скрещивания. Рассмотрение этой асимптотической ситуации сильно облегчается за счет сохранения частот аллелей, что приводит к уменьшению числа уравнений в аналитических моделях.

Рассмотренные нами модели, как и любые другие модели, описывающие только ассортативное скрещивание, не могут претендовать на полное описание происходящих в природе процессов. Локусы, существенно влияющие на выбор партнера при размножении, не могут не контролироваться отбором. Полиморфизм по таким локусам выгоден, если на популяцию действует дизруптивный отбор /18/. При этом отбор должен привести к тому, что частоты аллелей в различных локусах, контролирующих ассортативность скрещивания, будут близкими, поскольку в противном случае эффективного механизма ассортативности скрещивания не возникнет /12/. Таким образом, частный случай совпадения частот аллелей во всех локусах, рассмотренный нами, представляется наиболее интересным.

Полученные нами результаты показывают, что ассортативное скрещивание может активно участвовать в процессе симпатрического видообразования. Степень этого участия зависит от генетического механизма, который определяет ассортативность скрещивания.

Если различий в одном локусе достаточно для полной (или почти полной) репродуктивной изоляции, то видообразование (или предвидообразование) является единственно возможным результатом ассортативного скрещивания.

В двухлокусных моделях видообразование наблюдалось в двух разных ситуациях.

В модели экологической изоляции распад популяции происходил за счет порогового эффекта, то есть в случае, когда особи, имеющие число аллелей "0" в геноме больше некоторого значения, репродуктивно изолированы от тех особей, у которых число аллелей "0" меньше этого значения. Легко видеть, что в таком случае, если частоты аллелей во всех локусах равны, видообразование будет наблюдаться в любой модели ассортативного скрещивания. Действительно, популяция фактически распадается на две субпопуляции – "богатую" и "бедную" аллелем "0", причем особи с малым числом аллелей "0" в геноме, выщепляющиеся в "богатой" популяции, мигрируют в "бедную" популяцию, и наоборот. Это создает поток генов между субпопуляциями, который приводит к увеличению различий в частотах аллелей между ними, пока не

возникнут два клона, состоящие из особой крайних генотипов. В многолокусных моделях конечные стадии этого процесса идут очень медленно, поскольку особи, переходящие из одной субпопуляции в другую, будут появляться редко.

В модели эволюционной изоляции распад популяции происходил в случае "сильной ассортативности", когда различие между особями, достаточное для репродуктивной изоляции, было меньше максимально возможного.

Здесь уместно отметить, что, по нашим предварительным результатам, гены, вызывающие возникновение ассортативного скрещивания по типу эффекта порога или "сильной ассортативности", получают наибольшее преимущество при действии на популяцию дизруптивного отбора. Таким образом, при условиях, делающих симпатрическое видообразование возможным естественно ожидать возникновения именно таких форм ассортативного скрещивания, которые в наибольшей степени способствуют этому процессу. Подробнее эти результаты будут изложены в отдельной работе.

Заметим, что в обоих случаях, когда в двухлокусных моделях наблюдалось видообразование, для полной изоляции между некоторыми особями было достаточно различий только в одном локусе. В наших моделях видообразование наблюдалось в "исключительных" случаях, когда на параметры были наложены условия типа равенства. Целью анализа таких экстремальных ситуаций было показать те механизмы, за счет которых ассортативное скрещивание может быть эффективным фактором видообразования. В пользу правомерности этого подхода говорит тот факт, что при условиях, близких к вызывающим видообразование, единственно возможным устойчивым состоянием популяции было предвидообразование, которое, таким образом, наблюдалось в случае общего положения.

Этот результат представляет, кроме того, самостоятельный интерес. По-видимому, сходные ситуации наблюдали Мина и Васильева /7/ на ленках в бассейне Лены, Канеширо и Вал /15/ - на гавайских дрозофилах, Раванко /21/ - на видах гравилата, а также некоторые другие исследователи. Разумеется, мы не утверждаем, что в этих случаях ассортативное скрещивание являлось единственной причиной предвидообразования.

К сожалению, о генетических основах репродуктивной изоляции между близкими видами известно мало. В ряде работ показано, что репродуктивная изоляция может возникать за счет различий в двух локусах /23, 24/ и даже в одном /1/.

В этом случае ассортативное скрещивание может быть главной причиной видообразования. Кроме того, Гроссман и Евгеньев /3/ обратили внимание на то, что в процессе симпатрического видообразования большую роль может играть изоляция за счет инверсий или групп тесно сцепленных генов. Роль групп сцепленных генов в определении признаков, способных обеспечить репродуктивную изоляцию, доказана экспериментально. По-видимому, наличие такого сцепления может значительно увеличить роль ассортативного скрещивания в видообразовании.

В большинстве случаев, однако, репродуктивная изоляция между близкими видами вызвана различиями более чем в двух локусах. Отвечающие этой ситуации многолокусные модели ассортативного скрещивания частично изучены в следующей работе /5/.

Авторы благодарны А.С.Розанову, А.Д.Базыкину, М.В.Минне и О.З.Кагановой за ценные советы при формулировке моделей и их исследовании и И.И.Ильину за постоянный интерес к работе.

Приложение 1

Докажем, например, соотношение (8).

$$\begin{aligned} X+Z &= \sum_{i=1}^{\infty} \left[x_i^2 + z_i^2 + \alpha y_i (x_i + z_i) + \frac{1}{2} y_i^2 \right] \cdot P_i^{-1} = \\ &= \sum_{i=1}^{\infty} \left[x_i \cdot (1 - x_{i+1}) + z_i \cdot (1 - z_{i+1}) + \frac{1}{2} y_i^2 \cdot P_i^{-1} \right] = x+z + \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{2} y_i^2 P_i^{-1}. \end{aligned}$$

Равенства (6) и (7) доказываются аналогично.

Приложение 2

На схеме приведены все возможные генотипы и указан порядок, в котором мы будем нумеровать их частоты в n -м поколении.

$A_0 A_0 B_0 B_0$	$A_0 A_0 B_1 B_0$	$A_0 A_0 B_1 B_1$	x_1	x_2	x_3
$A_1 A_0 B_0 B_0$	$A_1 A_0 B_1 B_0$	$A_1 A_0 B_1 B_1$	x_4	x_5	x_6
$A_1 A_1 B_0 B_0$	$A_1 A_1 B_1 B_0$	$A_1 A_1 B_1 B_1$	x_7	x_8	x_9

Частоты генотипов в $(n+1)$ -м поколении мы будем обозначать большими буквами. Для упрощения записи уравнений введем обозначения: $\alpha_1 = \alpha$, $\beta_1 = \beta$, $\gamma_1 = \gamma$, $\delta_1 = 1$, $\alpha_2 = 1 - \alpha_1$, $A_2 = 1 - \beta_1$, $\gamma_2 = 1 - \gamma_1$, $\delta_2 = 0$, $y_1^k = \delta_k \cdot x_1$, $y_2^k = \alpha_k \cdot x_2$, $y_3^k = \beta_k \cdot x_3$,

$$y_4^k = \alpha_k \cdot x_4, \quad y_5^k = \beta_k \cdot x_5, \quad y_6^k = \gamma_k \cdot x_6, \quad y_7^k = \beta_k \cdot x_7, \quad y_8^k = \delta_k \cdot x_8, \\ y_9^k = \delta_{3-k} \cdot x_9, \\ S_k = \sum_{i=1}^2 y_i^k.$$

Рассуждая так же, как и при выводе уравнений (1), и учитывая менделевские расщепления в двухлокусных скрещиваниях, мы получим систему:

$$\left\{ \begin{aligned} X_1 &= \sum_{k=1}^2 S^{-1} \left[y_1^2 + \frac{1}{4}(y_2^2 + y_4^2) + \frac{1}{16}y_5^2 + \frac{1}{4}y_5(y_2 + y_4) + \frac{1}{2}y_1y_5 + y_1(y_2 + y_4) \right] \\ X_2 &= \sum_{k=1}^2 S^{-1} \left[\frac{1}{2}y_2^2 + \frac{1}{8}y_5^2 + y_2(y_1 + y_3) + 2y_1y_3 + \frac{1}{2}y_2(y_4 + y_6) + \frac{1}{2}y_2y_5 + \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{2}y_1y_5 + y_1y_6 + \frac{1}{2}y_3y_5 + y_3y_4 + \frac{1}{2}y_5(y_4 + y_6) + \frac{1}{2}y_4y_6 \right] \\ X_3 &= \sum_{k=1}^2 S^{-1} \left[y_3^2 + \frac{1}{4}(y_2^2 + y_6^2) + \frac{1}{16}y_5^2 + \frac{1}{2}y_2y_6 + y_3(y_2 + y_6) + \frac{1}{4}y_5(y_2 + y_6) + \frac{1}{2}y_3y_5 \right] \\ X_4 &= \sum_{k=1}^2 S^{-1} \left[\frac{1}{2}y_4^2 + \frac{1}{8}y_5^2 + y_4(y_1 + y_7) + 2y_1y_7 + \frac{1}{2}y_4(y_2 + y_8) + \frac{1}{2}y_4y_5 + \frac{1}{2}y_1y_5 + \right. \\ &\quad \left. + y_1y_7 + \frac{1}{2}y_5y_7 + y_2y_7 + \frac{1}{4}y_5(y_2 + y_8) + \frac{1}{2}y_2y_8 \right] \\ X_5 &= \sum_{k=1}^2 S^{-1} \left[\frac{1}{4}y_5^2 + \frac{1}{2}y_5(y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5 + y_6 + y_7 + y_8 + y_9) + y_1(y_6 + y_8) + \right. \\ &\quad \left. + y_9(y_2 + y_4) + y_3(y_4 + y_8) + 2y_3y_7 + y_7(y_2 + y_6) + \frac{1}{2}y_2(y_4 + y_6) + y_2y_8 + \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{2}y_8(y_4 + y_6) + y_4y_6 \right] \quad (14) \\ X_6 &= \sum_{k=1}^2 S^{-1} \left[\frac{1}{2}y_6^2 + \frac{1}{8}y_5^2 + y_6(y_3 + y_9) + 2y_3y_9 + \frac{1}{2}y_6(y_2 + y_8) + \frac{1}{2}y_6y_5 + \frac{1}{2}y_3y_5 + \right. \\ &\quad \left. + y_3y_8 + \frac{1}{2}y_5y_9 + y_2y_9 + \frac{1}{4}y_5(y_2 + y_8) + \frac{1}{2}y_2y_8 \right] \\ X_7 &= \sum_{k=1}^2 S^{-1} \left[y_7^2 + \frac{1}{4}(y_4^2 + y_8^2) + \frac{1}{16}y_5^2 + \frac{1}{2}y_4y_8 + y_7(y_4 + y_8) + \frac{1}{4}y_5(y_4 + y_8) + \frac{1}{2}y_7y_5 \right] \\ X_8 &= \sum_{k=1}^2 S^{-1} \left[\frac{1}{2}y_8^2 + \frac{1}{8}y_5^2 + y_8(y_7 + y_9) + 2y_7y_9 + \frac{1}{2}y_8(y_4 + y_6) + \frac{1}{2}y_8y_5 + \frac{1}{2}y_7y_5 + \right. \\ &\quad \left. + y_7y_6 + \frac{1}{2}y_5y_9 + y_4y_9 + \frac{1}{4}y_5(y_4 + y_6) + \frac{1}{2}y_4y_6 \right] \\ X_9 &= \sum_{k=1}^2 S^{-1} \left[x_9^2 + \frac{1}{4}(y_6^2 + y_8^2) + \frac{1}{16}y_5^2 + y_9(y_6 + y_8) + \frac{1}{4}y_5(y_6 + y_8) + \frac{1}{2}y_5y_9 + \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{2}y_6y_8 \right] \end{aligned} \right.$$

(верхний индекс в правых частях опущен).

После тривиальных, но громоздких преобразований можно получить соотношения:

$$X_1 + X_2 + X_3 - X_7 - X_8 - X_9 = x_1 + x_2 + x_3 - x_7 - x_8 - x_9 = C_1 \quad (15)$$

$$X_1 + X_4 + X_7 - X_3 - X_6 - X_9 = x_1 + x_4 + x_7 - x_3 - x_6 - x_9 = C_2 \quad (16)$$

$$\sum_{i=1}^9 X_i = \sum_{i=1}^9 x_i = 1. \quad (17)$$

Соотношения (15) и (16) означают сохранение частот аллелей в обоих локусах. Это свойство системы (14) соответствует отсутствию отбора и селективного скрещивания. Из формул (15) и (16) видно, что если $C_1 \neq C_2$, то предположение о том, что $(x_2 + \dots + x_8 = 0, x_1 + x_9 = 1)$, приводит к противоречию, то есть популяция никогда не сможет распасться на виды $A_0 A_0 B_0 B_0$ и $A_1 A_1 B_1 B_1$ (содержательную интерпретацию этого свойства можно найти в работе Гхая /12/). Поскольку нас будет интересовать видообразование, везде в дальнейшем мы полагаем $C_1 = C_2 = C$. В этом случае любая точка отрезка $x_2 + \dots + x_8 = 0, x_1 \geq 0, x_9 \geq 0, x_1 + x_9 = 1$ является положением равновесия. В каждом конкретном случае популяция может достигнуть только одного из них, в зависимости от начального значения C , так как если $x_1 + x_9 = 1$, то $x_1 - x_9 = C$.

Наша задача - изучение устойчивых равновесий системы (14) - они соответствуют видообразованию. При этом нас интересует только поведение траекторий системы в положительном октанте. Традиционным приемом решения задач такого рода является построение функции Ляпунова. Оказывается, что при некоторых значениях параметров для системы (14) удастся построить дискретные аналоги этих функций.

Складывая соответствующие уравнения системы (14), получаем:

$$\text{если } \beta = 0, \gamma = 0, \text{ то } X_1 \geq x_1; \quad (18)$$

$$\text{если } \alpha = 1, \gamma = 0, \text{ то } X_1 + \frac{1}{2}(X_2 + X_4) \geq x_1 + \frac{1}{2}(x_2 + x_4); \quad (19)$$

$$\text{если } \alpha = 1, \beta = 1, \text{ то } X_9 \geq x_9. \quad (20)$$

Причем знак равенства имеет место только, если $x_1 + x_9 = 1$. Поэтому, учитывая (17), можно заключить, что в этих случаях видообразование является устойчивым в целом состоянии популяции.

В общем случае в системе (14) удастся построить локальную функцию Ляпунова. Сделаем замену переменных:

$$\begin{aligned} x_2 + x_4 &= \varepsilon t_1, & x_2 - x_4 &= \varepsilon t_2, & x_6 + x_8 &= \varepsilon t_3, & x_6 - x_8 &= \varepsilon t_4 \\ x_3 + x_7 &= \varepsilon u, & x_3 - x_7 &= \varepsilon v, & x_5 &= \varepsilon w. \end{aligned} \quad (21)$$

Теперь, сложив 1-е и 9-е уравнения системы и оставляя линейные по ε члены, мы получаем

$$\chi_1 + \chi_9 = x_1 + x_9 - \varepsilon \left[\left(u + \frac{1}{2} w \right) + \gamma_1 t_3 + \alpha_2 t_1 \right] + \dots \quad (22)$$

Ввиду (17) это соотношение гарантирует неустойчивость точки ($\chi_2 + \dots + \chi_8 = 0$, $\chi_1 + \chi_9 = 1$), если $\gamma_1 \neq 0$ и $\alpha_2 \neq 0$, что означает невозможность видообразования в этом случае.

Нам осталось изучить случаи $\alpha_1 = 1$, $\gamma_1 \neq 0$, $\beta_1 \in (0, 1)^*$ и $\alpha_1 \neq 1$, $\gamma_1 = 0$, $\beta_1 \in (0, 1)$. Ввиду симметрии задачи мы можем ограничиться рассмотрением первого случая. Разложим в ряд систему (14) в окрестности точки ($\chi_2 + \dots + \chi_8 = 0$, $\chi_1 + \chi_9 = 1$), перейдя при этом к переменным (21) и исключив за счет условий (15)–(17) переменные x_1 , x_9 и v .

$$\begin{cases} T_1 = t_1 + \beta_1 w + \gamma_1 t_3 + 2\beta_1 u + 0 + 0 + \dots \\ W = 0 + \frac{1}{2} w + \gamma_1 t_3 + 0 + 0 + 0 + \dots \\ T_3 = 0 + \beta_2 w + \gamma_2 t_3 + 2\beta_2 u + 0 + 0 + \dots \\ U = 0 + 0 + 0 + 0 + 0 + 0 + \dots \\ T_2 = 0 + 0 + 0 + 0 + (1 - \beta_1) t_2 + (\gamma_1 - \beta_1) t_4 + \dots \\ T_4 = 0 + 0 + 0 + 0 + (-\beta_2) t_2 + (\gamma_2 - \beta_2) t_4 + \dots \end{cases} \quad (23)$$

Из (17) следует, что точка ($\chi_2 + \dots + \chi_8 = 0$, $\chi_1 + \chi_9 = 1$) в системе (14) устойчива только тогда, когда в системе (23) начало координат устойчиво.

Матрица линейной части системы (23) состоит из двух "блоков". Собственные числа "блока", соответствующего 5-й и 6-й строкам, всегда меньше 1. Поэтому устойчивость определяется собственными числами другого блока. Они равны:

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_{2,3} = \frac{1}{4} \pm \sqrt{\left(\frac{1}{4} - \frac{\beta_1}{2}\right)^2 + \beta_1 - \beta_1 \gamma_1}, \quad \lambda_4 = 0.$$

Легко видеть, что при $\beta_1 > \frac{1}{2}$, $\lambda_2 > 1$ начало координат в системе (23) неустойчиво.

В случае $\beta_1 = \frac{1}{2}$ матрица линейной части системы (23) имеет кратное собственное число $\lambda_1 = \lambda_2 = 1$. После приведения ее к нормальной форме мы получаем жорданову клетку:

$$\begin{pmatrix} 1 & \frac{1}{2} (1 - \gamma_1) \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Таким образом, мы получили ситуацию общего положения. Наличие жордановой клетки в матрице системы (23) свидетельствует о неустойчивости стационарной точки.

*Здесь $\beta_1 \neq 1$, так как случай $\alpha_1 = 1$, $\beta_1 = 1$ разобран, и $\beta_1 \neq 0$, так как мы полагаем, что $\gamma_1 < \beta_1$.

При $\beta_1 < \frac{1}{2}$ система в линейном приближении нейтральная: матрица имеет одно собственное число $\lambda_1 = 1$. Для определения устойчивости необходимо рассмотреть резонансные квадратичные члены, в нашем случае – только те, которые содержат t_1^2 .

Приводим коэффициенты при этих членах в соответствующих уравнениях системы (23).

$$\vec{h} = \begin{pmatrix} -(1+c)^{-1} \\ [4 \cdot (1+c)]^{-1} \\ 0 \\ [4 \cdot (1+c)]^{-1} \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Матрица A системы (23) имеет при $\beta_1 < \frac{1}{2}$ шесть линейно независимых собственных векторов и может быть приведена к диагональной форме

$$A' = S^{-1} A S.$$

Для определения устойчивости важен знак выражения /2/:

$$\sum_j S_{i,j}^{-1} \cdot h_j,$$

которое в нашем случае равно:

$$(1+c)^{-1} \cdot [-1 \cdot (1-\beta)^{-1}] > 0.$$

Таким образом, начало координат неустойчиво при всех значениях параметров, кроме задающих пороговый эффект.

Поведение системы (14) при близких к вызывающим видообразование условиях также исследуется с помощью функций Ляпунова. Пусть, например, $\alpha_1 = 1-\varepsilon$, $\gamma_1 = \varepsilon$. Тогда, складывая 1, 2 и 4 уравнения системы (14), можно показать, что если частоты всех генотипов – величины одного порядка, то выполнено неравенство (19). Легко показать, что если фазовая точка не находится в малой окрестности точки $X_1 + X_3 = 1$, то значения всех переменных – величины одного порядка. С другой стороны, как показано выше, в этом случае точка $X_1 + X_3 = 1$ неустойчива. Поэтому конечное состояние популяции достигается при $X_1 + X_3 = 1-\varepsilon$, то есть имеет место видообразование. Аналогичные рассуждения можно провести и в двух других случаях.

П р и л о ж е н и е 3

Будем обозначать частоты генотипов также, как в предыдущем приложении. Тогда, учитывая менделевские расщепления в двухлокусных скрещиваниях и рассуждая, как при вы-

воде системы (5), мы получим :

$$\begin{cases} \chi_1 = \sum_{i=0}^{\infty} \left[x_1^2 + \frac{1}{4}(x_2 + x_4)^2 + \frac{1}{16} x_5^2 + \alpha x_1(x_2 + x_4) + \frac{1}{4} \alpha x_5(x_2 + x_4) + \frac{1}{2} \beta x_1 x_5 \right] \cdot \rho_i^{-1} \\ \chi_9 = \sum_{i=0}^{\infty} \left[x_9^2 + \frac{1}{4}(x_6 + x_8)^2 + \frac{1}{16} x_5^2 + \alpha x_9(x_6 + x_8) + \frac{1}{4} \alpha x_5(x_6 + x_8) + \frac{1}{2} \beta x_9 x_5 \right] \rho_i^{-1} \end{cases} \quad (24)$$

Здесь для краткости $x_1 = x_{1i}, \dots, x_9 = x_{9i}$. $\rho_i = x_{1i} + \dots + x_{9i}$.

Мы приводим только первое и последнее уравнения системы, остальные легко написать по аналогии с соответствующими уравнениями системы (14). Рекуррентные соотношения, связывающие частоты генотипов особей, не вступивших в скрещивание до i -го и $(i+1)$ -го циклов можно записать общей формулой :

$$\bar{x}_{i+1} = \bar{x}_i \left[(1-\alpha)g_1 + (1-\beta)g_2 + (1-\gamma)g_3 + g_4 \right] \cdot \rho_i^{-1},$$

здесь \bar{x} - любая из x_1, \dots, x_9 , g_k - суммарная частота генотипов, число "0" в которых отличается на k от числа "0" в генотипе, частота которого обозначена через \bar{x} .

Можно показать, что соотношения (15)-(17) выполняются в системе (24). Складывая уравнения для χ_1 и χ_9 и применяя прием, описанный в приложении 1, можно получить, что если $t_1 = x_2 + x_4$, $t_3 = x_6 + x_8$, то

$$\chi_1 + \chi_9 = x_1 + x_9 + \sum_{i=0}^{\infty} \left[\frac{1}{4}(t_1^2 + t_3^2) + \frac{1}{8} x_5^2 + \frac{1}{4} \alpha x_5(t_1 + t_3) - \beta(x_1 + x_9) \left(\frac{1}{2} x_5 + x_3 + x_7 \right) - \gamma x_1 t_3 - \gamma x_9 t_1 \right]. \quad (25)$$

Отсюда следует, что при $\beta = \gamma = 0$, все частоты, кроме x_1 , x_3 , x_7 , x_9 стремятся к 0. Кроме того, поскольку $c_1 = c_2 = c$, если все частоты, кроме x_1 , x_3 , x_7 и x_9 равны 0, то $x_3 = x_7$. Это значит, что $x_3 = x_7 = 0$, так как в противном случае, как следует из системы (24), $x_5 \neq 0$. Таким образом, в этом случае происходит видообразование.

С другой стороны, если $\gamma \neq 0$, из (25) следует, что точка $\chi_1 + \chi_9 = 1$ неустойчива. Доказательство основано на том, что при $\chi_1 + \chi_9 = 1 - \varepsilon$ рекуррентные формулы для всех переменных "расцепляются" и каждая переменная, в главном члене, преобразуется через себя. Так, если сделать замену переменных $x_k = \varepsilon w_k$ для $k = 2, \dots, 8$, то, например, выражение для w_5 в главном члене имеет вид :

$$w_{5,i+1} = w_{5,i} \cdot [1 - \beta] + \dots,$$

это позволяет явно вычислить главный член правой части (25) как сумму геометрических прогрессий и показать, что при любых фиксированных $\beta \neq 0$ и $\gamma \neq 0$ при достаточно малом ε $\chi_1 + \chi_2 < x_1 + x_2$.

Случай $\gamma = 0$, $\beta \neq 0$ остался неразобраным. Здесь матрица линеаризации системы (24) в окрестности точки $\chi_1 + \chi_2 = 1$ имеет кратное собственное число, равное 1, которому соответствуют два линейно независимых собственных вектора. Вычисление резонансных квадратичных членов, определяющих устойчивость, наталкивается на аналитические трудности, которые авторам преодолеть не удалось.

Отметим в заключение, что наша модель эволюционной изоляции является дискретным аналогом модели из работы Корзухина и Корзухиной (см. наст. сб., с. 82). Эти модели были сформулированы независимо.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. АЛЕКСАНДРОВ Д.А., СЕРГИЕВСКИЙ С.О. Об одном варианте симпатрического видообразования у моллюсков. - В сб.: Моллюски. Основные результаты их изучения. 1979.
2. АРНОЛЬД В.И. Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. М., 1970.
3. ГРОССМАН А.И., ЕВГЕНЬЕВ М.Б. К вопросу о симпатрическом видообразовании. - Журн. общ. биол. 30 (5), 1969.
4. ЗАВАДСКИЙ К.М. Вид и видообразование. М., 1970.
5. КОНДРАШОВ А.С. О роли ассортативного скрещивания в процессе симпатрического видообразования (см. наст. сб., с. 121), 1980.
6. МАЙР Э. Популяция, вид, эволюция. М., 1974.
7. МИНА М.В., ВАСИЛЬЕВА Е.Д. Обнаружение симпатрических форм ленка в бассейне Лены. Бюл. МОИП, 1979, т. 84, вып. 5, с. 21.
8. BREESE E.L. The Genetical Consequences of Assortative Mating. - Heredity 10 (3), 1956, p. 323-343.
9. BUSH G.L. Models of Animal Speciation. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 1975, p. 339-364.
10. DICKINSON H., ANTONOVICS J. Theoretical Consideration of Sympatric Divergens. - Amer. Natur., 1973, v. 107, p. 256-274.
11. FISHER R.A. The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance

ce.-Trans. Roy. Soc. Edin., 1918, v. 52, p. 399.

12. GHAI G.L. Limiting Distribution under Assortative Mating. - Genetics, 1973, v. 75 (4).

13. GHAI G.L. Analysis of Some Nonrandom Mating Models. - Theor. Pop. Biol., 1974, v. 6, p. 76-91.

14. HURD L.E., EISENBERG R.H. Divergent Selection for Geotactic Response and Evolution of Reproductive Isolation in Sympatric and Allopatric Population of Houseflies.- Amer. Natur., 1975, v. 109, No 967.

15. KANESHIRA VAL. Natural Hybridisation between a Sympatric Pair of Hawaiian *Drosophila*. - Amer. Natur., VIII, 1977, No 981.

16. KARLIN S., SCUDO F.M. Assortative Mating Based on Phenotype II. Two Autosomal Alleles without Dominance. - Genetics., 1969, v. 63, p. 499-510.

17. LEWONTIN R., KIRK D., CROW J. Selective Mating, Assortative Mating and Inbreeding: Definitions and Implications.-Eugen. Quart., 1966, 15 (2).

18. MAYNARD SMITH J. Sympatric Speciation. - Amer. Natur., 1966, v. 100, No 637.

19. O'DONALD. Assortative Mating in Population in which Two Alleles are Segregating. - Heredity., 1960, v. 15, p. 79-85.

20. OIKARINEN A., LUMME J. Selection against Photoperiodic Reproductive Diapause in *Drosophila Littoralis*. - Hereditas., 1979, v. 90, p. 119-125.

21. RAVANKO O. Observation from Uniform Experimental Plot on Introgression between *Geum Urbanum* and *G. Rivale* in SW Finland. - Ann. Bot. Fennici., 1979, v. 16, p. 43-49.

22. SCUDO F.M., KARLIN S. Assortative Mating Based on Phenotype I. Two Alleles with Dominance.-Genetics, 1969, v. 63, p. 479-498.

23. TAUBER C.A., TAUBER M.J. Sympatric Speciation Based on Allelic Change at Three Loci: Evidence from Natural Populations in Two Habitats.-Science., 1977, v. 197, No 430, p. 1298-1300.

24. TAUBER C.A., TAUBER M.J. A genetic Model for Sympatric Speciation Through Habitat Diversification and Seasonal Isolation. - Nature, 1977, v. 268 (5622), p. 702-705.

25. VETTA A., SMITH C.A.B. Comments on Fisher's Theory of Assortative Mating. - AHG, 1974, v. 38, p. 243-248.

26. WRIGHT S. Systems of Mating III Assortative Mating Based on Somatic Resemblance Genetics, 1921, v. 6, p. 144.

27. WRIGHT S. Evolution and the Genetics of Populations, v. 2, The Theory of Gene Frequencies. 1969, p. 110.