

Aufgabe: Wie viele Generationen sind nötig, bis ein durch Mutation entstandenes dominantes Allel, dessen Selektionskoeffizient 2 % beträgt, sich in der Evolution vollständig durchgesetzt hat? Berechnen Sie dies am Beispiel des dominant-rezessiven Erbgangs, wenn am Ende wieder ein Gen mit nur einem Allel stehen soll. Wie viele Jahre sind dazu nötig, wenn eine Generation mit dreißig Jahren veranschlagt wird? Was schließen Sie daraus?

Lösung: Sei p die Häufigkeit des Allels A und q die Häufigkeit von Allel B , wobei

$$p + q = 1.$$

Ferner seien x , y und z die Häufigkeiten der Genotypen AA , AB und BB , für die gilt:

$$x = w_x p^2, \quad y = 2w_y pq, \quad z = w_z q^2,$$

wobei w_x , w_y und w_z die relativen selektiven Werte dieser Genotypen sind. Wegen

$$p_n = x_n + \frac{y_n}{2} \quad \text{und} \quad q_n = z_n + \frac{y_n}{2}$$

und weil es keine Unterscheide in Fruchtbarkeit und Überleben der Gameten gibt, müssen die Allele am Ende der Gametenphase der Generation $n + 1$ im selben Verhältnis sein, d.h.

$$\frac{p_{n+1}}{q_{n+1}} = \frac{x_n + \frac{y_n}{2}}{z_n + \frac{y_n}{2}}$$

bzw.

$$p_{n+1} + q_{n+1} = p_{n+1} + \frac{z_n + \frac{y_n}{2}}{x_n + \frac{y_n}{2}} p_{n+1} = \frac{x_n + y_n + z_n}{x_n + \frac{y_n}{2}} p_{n+1} = 1$$

und

$$p_{n+1} + q_{n+1} = \frac{x_n + \frac{y_n}{2}}{z_n + \frac{y_n}{2}} q_{n+1} + q_{n+1} = \frac{x_n + y_n + z_n}{z_n + \frac{y_n}{2}} q_{n+1} = 1.$$

Nach Umformung dieser Ausdrücke und Einsetzen der Genotypenhäufigkeit erhalten wir folgende Bestimmungsgleichungen:

$$p_{n+1} = \frac{(w_x p_n + w_y q_n) p_n}{w_x p_n^2 + 2w_y p_n q_n + w_z q_n^2} \quad \text{und} \quad q_{n+1} = \frac{(w_y p_n + w_z q_n) q_n}{w_x p_n^2 + 2w_y p_n q_n + w_z q_n^2}.$$

Mit Hilfe der Normierungsbedingung $p_n + q_n = 1$ erweitern wir die erste Rekursionsformel

$$p_{n+1} = p_n \frac{w_x(p_n + q_n)p_n + w_y(p_n + q_n)q_n}{w_x p_n^2 + 2w_y p_n q_n + w_z q_n^2} = p_n \frac{w_x p_n^2 + w_x p_n q_n + w_y p_n q_n + w_y q_n^2}{w_x p_n^2 + 2w_y p_n q_n + w_z q_n^2}$$

und erhalten nach entsprechender Ergänzung und Subtraktion von Gliedern

$$p_{n+1} = p_n \frac{w_x p_n^2 + 2w_y p_n q_n + w_z q_n^2 + w_x p_n q_n - w_y p_n q_n + w_y q_n^2 - w_z q_n^2}{w_x p_n^2 + 2w_y p_n q_n + w_z q_n^2}.$$

Nach weiterer Umformung führt dies auf den sehr einfachen rekursiven Ausdruck

$$p_{n+1} = p_n + p_n q_n \frac{w_x p_n - w_y p_n + w_y q_n - w_z q_n}{w_x p_n^2 + 2w_y p_n q_n + w_z q_n^2} = p_n + p_n q_n \frac{(w_x - w_y)p_n + (w_y - w_z)q_n}{w_x p_n^2 + 2w_y p_n q_n + w_z q_n^2},$$

in den wir die Wahrscheinlichkeiten

$$w_x = w_y = 1 + s \quad \text{und} \quad w_z = 1$$

einsetzen, um auf die Fisher-Haldane-Wright-Gleichung [1] [2] [3] zu kommen:

$$p_{n+1} = p_n + s p_n q_n \frac{q_n}{1 + s(p_n^2 + 2p_n q_n)},$$

die eine vollständige Beschreibung der Veränderung in den Allelhäufigkeiten liefert, welche das Ergebnis des Selektionsprozesses sind. Dabei gibt der Parameter s den Selektionskoeffizienten des Allels A an. Mit den Genotyphäufigkeiten

$$x_n = p_n^2, \quad y_n = 2p_n q_n, \quad z_n = q_n^2$$

erhalten wir auch die Mischungsentropie

$$\Delta S_n = -k_B [x_n \ln x_n + y_n \ln y_n + z_n \ln z_n]$$

Beginnend mit einem Allel unter tausend in der Elterngeneration starten wir unsere Berechnung mit den Anfangswerten

$$p_0 = 0,001 \quad \text{und} \quad q_0 = 0,999.$$

Ganze 50000 Generationen sind nötig, bis q völlig ausgestorben ist, d.h. auf ein einzelnes, nicht mehr überlebensfähiges Allel zurückgegangen ist:

$$p_{50000} = 0,999 \quad \text{und} \quad q_{50000} = 0,001.$$

Die Allelfrequenzen und die Mischungsentropie (in relativen Einheiten von k_B) sind in Abbildung 1 für einen Selektionskoeffizienten von 0,02 bis zur 2000. Generation dargestellt. Veranschlagt man eine Generation mit 30 Jahren, so ergeben diese 50000 Generationen einen Zeitraum von 1,5 Millionen Jahren. Das Alter der Menschheit wird ungefähr auf 2 Millionen Jahre geschätzt, so daß sich von den Mutationen, die sich frühestens 500000 Jahre danach ereignet haben, erst eine mit diesem Selektionskoeffizienten vollständig durchgesetzt haben kann. Da sich der Jetztmensch von seiner Frühform jedoch deutlich unterscheidet, müssen diejenigen Mutationen, die sein heutiges Aussehen bestimmen und seine jetzigen Fähigkeiten ausmachen, mit einem deutlich größeren Selektionskoeffizienten als 2 % behaftet gewesen sein.

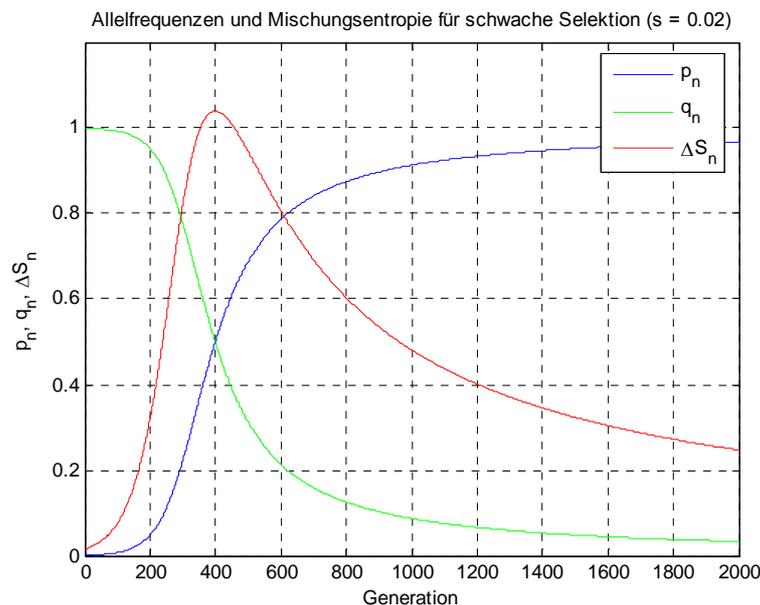


Abbildung 1. Verlauf der Allelfrequenzen p und q und der Mischungsentropie ΔS eines Gens mit zwei Allelen über der Generationenfolge

Literatur

- [1] Fisher, R.A., 1918, 'The Correlation Between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance', *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 52: 399–433.
—, 1930, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford: Clarendon Press.
- [2] Haldane, J.B.S., 1930–1932, 'A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection', *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 26–28, Parts I–IX.
—, 1932, *The Causes of Evolution*, London: Longmans Green.
- [3] Wright, S., 1931, 'Evolution in Mendelian Populations', *Genetics*, 16: 97–159.
—, 1937, 'The Distribution of Gene Frequencies in Populations', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 23: 307–20.
—, 1968–1978, *Evolution and the Genetics of Populations, Volumes 1–4*, Chicago: University of Chicago Press.