Aufgabe: Zeigen Sie anhand der semidominanten Vererbung, daß Bastarde in der Evolution aussterben, und daß dies selektionsbedingt ist. Nehmen Sie einen Selektionskoeffizienten an, bei dem 50 Prozent der vorteilhaften Allele einen Selektionsvorteil besitzen. In welcher Generation wird das Entropiemaximum erreicht? Interpretieren Sie das Ergebnis.

Lösung: Der rekursive Zusammenhang zwischen den Allelfrequenzen p und q der $n$ten und (n+1)ten Generation wird korrekt durch die Fisher-Haldane-Wright-Gleichungen beschrieben:

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

wobei die w_x, w_y und w_z die selektiven Relativwerte der entsprechenden Genotypen sind. Beide Gleichungen lassen sich nun umformen in

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

woraus mit Hilfe der Normierungsbedingung $p_n + q_n = 1$, und weil die gemischten Terme sich wegheben, sofort folgt:

$$p_{n+1} + q_{n+1} = 1.$$

Nehmen wir im Falle der semidominanten Vererbung an, daß das Allel A vorteilhaft sei, und daß jedes Allel denselben Anteil zum Selektionskoeffizienten beisteuert. Es seien also die relativen Wahrscheinlichkeiten gegeben durch

$$w_x = 1 + 2s, \quad w_y = 1 + s \quad \text{und} \quad w_z = 1,$$

wobei der Parameter s den Selektionskoeffizienten des Allels A angibt. Dann nehmen die Fisher-Haldane-Wright-Gleichungen die Form

$$p_{n+1} = p_n + s\frac{p_n q_n}{1 + 2sp_n} \quad \text{und} \quad q_{n+1} = q_n - s\frac{p_n q_n}{1 + 2sp_n}$$

an. Mit den Phänotyphäufigkeiten

$$x_n = p_n^2, \quad y_n = 2p_n(1 - p_n), \quad z_n = (1 - p_n)^2,$$

wobei x_n und z_n die Reinerbigen der beiden Allele A und B und y_n die Mischerbigen sind, erhalten wir sofort die Mischungsentropie

$$\begin{aligned} \Delta S_n &= -k_B [x_n \ln x_n + y_n \ln y_n + z_n \ln z_n] \\ &= -2k_B \{p_n^2 \ln p_n + p_n(1 - p_n)\ln[2p_n(1 - p_n)] + (1 - p_n)^2 \ln(1 - p_n)\} \end{aligned}$$

in Abhängigkeit von nur einer Variablen. Im Maximum der Entropie gilt $p_n = q_n = 1/2$ und daher $\Delta S_{\max} = (3/2)\ln 2 \approx 1{,}04$. Das ist für $s = 0{,}5$ nach genau 18 Generationen der Fall, wie man in Abbildung 1 erkennt. Dort liegt auch das Maximum der Heterozygoten (siehe Abbildung 2). Danach gewinnen die Reinerbigen mit dem vorteilhaften Allel A die Oberhand, die Mischerbigen hingegen gehen in ihrer Frequenz stark zurück, bis sie schließlich nach etwa 40 Generationen völlig aussterben. Die Reinerbigen des benachteiligten Allels B hingegen nehmen sofort ab und sind bereits nach ca. 30 Generationen so gut wie ausgestorben.

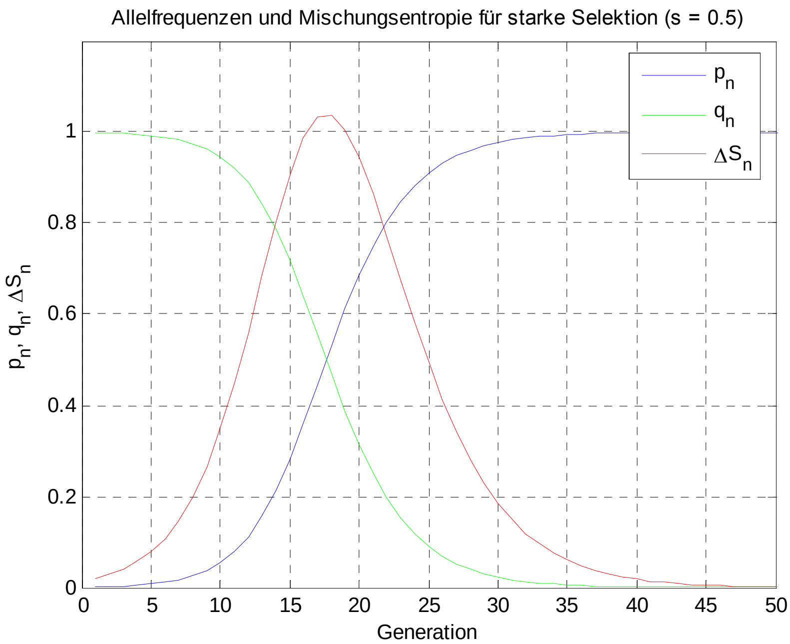

Abbildung 1. Generationenverlauf der Allelselektion eines Gens mit zwei Allelen bei semidominanter Vererbung und Mischungsentropie

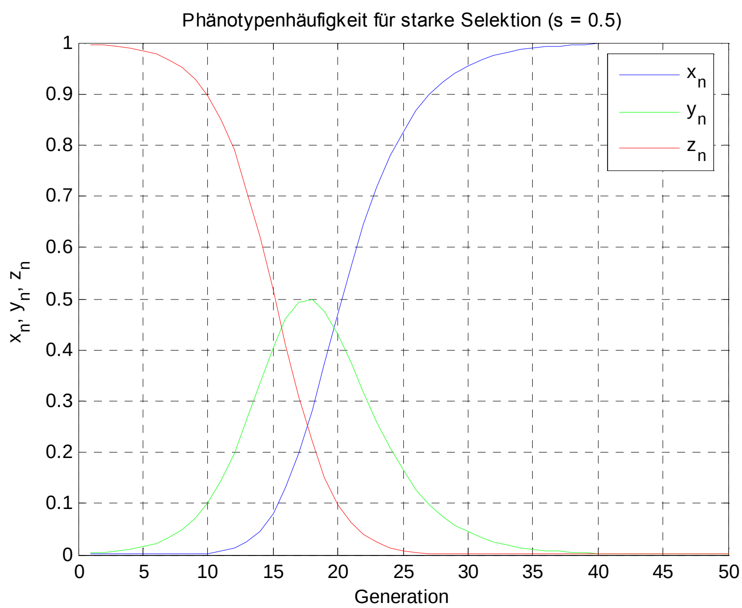

Abbildung 2. Generationenverlauf der Phänotypenselektion eines Gens mit zwei Allelen bei semidominanter Vererbung