Home | Startseite | Impressum | Kontakt | Gästebuch

Aufgabe: Beweisen Sie, daß jede genetische Vermischung stets mit Nachteilen behaftet ist.

Lösung: Ohne Beschränkung der Allgemeinheit führen wir den Beweis anhand von *n* Genen mit nur 2 Allelen, einem Allel p_i für das positive Merkmal und einem Allel q_i für das negative. Die Wahrscheinlichkeit *P* über alle Genotypen muß in Summe gleich 1 sein, d.h.

$$P=\prod_{i=1}^{n}(p_i+q_i)^2=\prod_{i=1}^{n}\left(p_i^2+2p_iq_i+q_i^2\right)=1.$$

Das gilt für eine einzelne Population. Für eine Mischpopulation gilt dasselbe für die Mittelwerte:

$$\overline{P}^{(n)}=\prod_{i=1}^{n}(\overline{p}_i+\overline{q}_i)^2=\prod_{i=1}^{n}\left(\overline{p}_i^2+2\overline{p}_i\overline{q}_i+\overline{q}_i^2\right)=1,$$

wobei

$$\overline{p}_i=\frac{1}{n}\sum_{j=1}^{n}p_{ij},\quad \overline{q}_i=\frac{1}{n}\sum_{j=1}^{n}q_{ij}$$

für $j=1,\ldots,n$. Dabei steht *i* für das *i*te Gen und *j* für die *j*te Population. Wir wählen die Zahl der Gene und die der Populationen ohne Beschränkung der Allgemeinheit identisch. Daraus ergibt sich allgemein

$$\overline{P}^{(n)}=\prod_{i=1}^{n}\left(\frac{p_{i1}+\ldots+p_{ij}+\ldots+p_{in}}{n}+\frac{q_{i1}+\ldots+q_{ij}+\ldots+q_{in}}{n}\right)^2=1.$$

Speziell für $n=3$ hätten wir ein Produkt mit 9 Unbekannten durch Genotypen darzustellen:

$$\begin{aligned}\overline{P}^{(3)}&=\prod_{i=1}^{3}\left(\frac{p_{i1}+p_{i2}+p_{i3}}{3}+\frac{q_{i1}+q_{i2}+q_{i3}}{3}\right)^2=\left(\frac{p_{11}+p_{12}+p_{13}}{3}+\frac{q_{11}+q_{12}+q_{13}}{3}\right)^2\\&\times\left(\frac{p_{21}+p_{22}+p_{23}}{3}+\frac{q_{21}+q_{22}+q_{23}}{3}\right)^2\left(\frac{p_{31}+p_{32}+p_{33}}{3}+\frac{q_{31}+q_{32}+q_{33}}{3}\right)^2,\end{aligned}$$

wobei $q_{ij}=1-p_{ij}$. Nun mögen die Populationen ohne Beschränkung der Allgemeinheit disjunkte Gene haben, d.h. wenn ein Allel in einer Population vorkommt, fehlt es gleichzeitig in den beiden anderen. Konkret folgt daher aus $p_{12}=p_{13}=0$, $p_{21}=p_{23}=0$ und $p_{31}=p_{32}=0$, daß $q_{12}=q_{13}=1$, $q_{21}=q_{23}=1$ und $q_{31}=q_{32}=1$ sein müssen. Damit vereinfacht sich der obige Ausdruck zu

$$\overline{P}^{(3)}(p_{11},p_{22},p_{33})=\left(\frac{p_{11}}{3}+\frac{q_{11}+2}{3}\right)^2\left(\frac{p_{22}}{3}+\frac{q_{22}+2}{3}\right)^2\left(\frac{p_{33}}{3}+\frac{2+q_{33}}{3}\right)^2$$
$$=\left(\frac{p_{11}}{3}+\frac{3-p_{11}}{3}\right)^2\left(\frac{p_{22}}{3}+\frac{3-p_{22}}{3}\right)^2\left(\frac{p_{33}}{3}+\frac{3-p_{33}}{3}\right)^2.$$

Im folgenden sollen sich nur drei absolut gleichwertige Populationen miteinander vermischen, d.h. die Frequenzen der vorteilhaften disjunkten Allele sollen gleich sein: $p \equiv p_{11} = p_{11} = p_{33}$, sonst wäre der Vergleich nicht fair. Damit folgt die einfache Relation

$$\overline{P}^{(3)}(p)=\left(\frac{p}{3}+\frac{q+2}{3}\right)^6,$$

die wir noch nach Genotypen aufschlüsseln müssen. Das tun wir aber besser allgemein, denn für beliebiges n gilt, wie man leicht sieht, die Binomialentwicklung

$$\overline{P}^{(n)}(p)=\left(\frac{p}{n}+\frac{q+n-1}{n}\right)^{2n}=\frac{1}{n^{2n}}(p+n-p)^{2n}=\frac{1}{n^{2n}}\sum_{k=0}^{2n}\binom{2n}{k}p^{2n-k}(n-p)^k.$$

Diese Darstellung besitzt eine ungeradzahlige Anzahl von Genotypen. Diejenigen Genotypen, die eine höhere Potenz von p aufweisen als der Durchschnitt, sind nach Definition vorteilhafter als die, die eine höhere Potenz von q aufweisen. Den Mittelterm kann man nicht eindeutig zuordnen, da er genauso viele vorteilhafte wie nachteilige Potenzen von p und q enthält. Es bleibt uns daher nichts anderes übrig, als daß wir ihn halbieren und zu gleichen Teilen sowohl den vorteilhaften wie den nachteiligen Genotypen zuordnen. Beginnen mit der unvermischten Population, deren Frequenz durch die Halbierung wie durch jede weitere n-Teilung konstant bleiben soll. Es ergeben sich folgende Wahrscheinlichkeiten für die insgesamt 3 Phänotypen:

$$P^{(1)}(p)=p^2+2p(1-p)+(1-p)^2=1$$

Die Wahrscheinlichkeit $P_+^{(1)}$ für das Auftreten der insgesamt vorteilhaften Phänotypen und die Wahrscheinlichkeit $P_-^{(1)}$ für das Auftreten der insgesamt nachteiligen ist demnach gegeben durch

$$P_+^{(1)}(p)=p^2+p(1-p),$$
$$P_-^{(1)}(p)=p(1-p)+(1-p)^2.$$

Einen aufrichtigen Vergleich können wir nur für die Mittenfrequenz $p=1/2$ durchführen. Dabei zeigt sich, daß die Wahrscheinlichkeiten gleich groß sind, denn

$$P_+^{(1)}(0{,}5)=P_-^{(1)}(0{,}5)=\frac{1}{2}.$$

Wenn nun durch die Vermischung keine Nachteile entstehen sollen, müßten diese Wahrscheinlichkeiten auch für alle weiteren Teilungen erhalten bleiben. Dem ist aber nicht so, denn bereits bei zwei disjunkten aber gleichwertigen Populationen spaltet die Phänotypenverteilung

$$\overline{P}^{(2)}=\frac{p^4}{16}+4\frac{p^3(2-p)}{16}+6\frac{p^2(2-p)^2}{16}+4\frac{p(2-p)^3}{16}+\frac{(2-p)^4}{16}$$

in folgende positive und negative Anteile auf:

$$\overline{P}_+^{(2)}=\frac{1}{16}\left(p^4+4p^3(2-p)+3p^2(2-p)^2\right),$$
$$\overline{P}_-^{(2)}=\frac{1}{16}\left(3p^2(2-p)^2+4p(2-p)^3+(2-p)^4\right).$$

Dabei zeigt es sich, daß die vorteilhaften Phänotypen eine deutlich geringere Wahrscheinlichkeit aufweisen als die nachteiligen, i.e.

$$\overline{P}_+^{(2)}(0{,}5)=\frac{1}{256}(1+12+27)=\frac{40}{256}=0{,}16,$$
$$\overline{P}_-^{(2)}(0{,}5)=\frac{1}{256}(27+108+81)=\frac{216}{256}=0{,}84.$$

Die Summe ist natürlich 1. Die nachteiligen treten demnach mehr als fünfmal häufiger auf als die vorteilhaften. Für drei Populationen mit disjunkten Genen sind die Verhältnisse noch dramatischer, und so fort. So ergibt sich etwa die Wahrscheinlichkeitsverteilung der Phänotypen bei 3 Populationen zu

$$\overline{P}^{(3)}=\frac{1}{3^6}(p+3-p)^6=\frac{1}{3^6}\sum_{k=0}^{6}\binom{6}{k}p^{6-k}(3-p)^k.$$

Ausmultipliziert erhalten wir, sortiert nach Potenzen des vorteilhaften Allels, den Ausdruck

$$\overline{P}^{(3)}=\frac{1}{3^6}\left(p^6+6p^5(3-p)+15p^4(3-p)^2+20p^3(3-p)^3\right.$$
$$\left.+15p^2(3-p)^4+6p(3-p)^5+(3-p)^6\right).$$

Die Aufteilung in vorteilhafte und nachteilige Phänotypen lautet entsprechend

$$\overline{P}_+^{(3)}=\frac{1}{3^6}\left(p^6+6p^5(3-p)+15p^4(3-p)^2+10p^3(3-p)^3\right),$$
$$\overline{P}_-^{(3)}=\frac{1}{3^6}\left(10p^3(3-p)^3+15p^2(3-p)^4+6p(3-p)^5+(3-p)^6\right).$$

An der Stelle $p=1/2$ betragen die Teilwahrscheinlichkeiten für die beiden Gruppierungen

$$\overline{P}_{+}^{(3)}(0{,}5)=\frac{1+30+375+1250}{46656}=\frac{1656}{46656}=0{,}035,$$
$$\overline{P}_{-}^{(3)}(0{,}5)=\frac{1250+9375+18750+15625}{46656}=\frac{45000}{46656}=0{,}965.$$

Wieder ist die Summe gleich eins. Nachteilige Gene treten diesmal allerdings mehr als 27mal häufiger auf als vorteilhafte. Das kann selbst durch Selektion kurzfristig nicht ausgeglichen werden. Also ist eine genetische Vermischung immer schlecht, und zwar nach unseren Annahmen für jede der 3 disjunkten Ausgangspopulationen, qed.

