



Das darwinistische Selektionsprinzip

Evolution beginnt etwa eine Standardabweichung oberhalb der Norm. Was Charles Darwin ebenfalls noch nicht wußte ist, daß mit jedem Vererbungsschritt eine sogenannte Phänotypenselektion einhergeht, was zwar nicht mit der Hardy-Weinberg-Theorie im Einklang steht, wohl aber mit dem Zweiten Hauptsatz der Thermodynamik. Wir nähern uns dieser Erkenntnis schrittweise. So steigt etwa im Falle eines Gens mit zwei Allelen (so nennt man Merkmale in der Genetik) auch ganz ohne darwinistische Selektion der Anteil der Homozygoten mit jeder Generation an, während der der Heterozygoten von Generation zu Generation abnimmt. Nach nur 4 Generationen ist bei der intermediären Vererbung der stationäre Grenzwert der Grundgesamtheit praktisch erreicht, bei der dominant-rezessiven braucht es einige Generationen mehr. Die Entropie nimmt also durch die Mendelsche Vererbung zu, da ein weniger geordnetes System entsteht, bei dem Kreuzprodukte mit jeder Folgegeneration seltener auftreten, bis eine Gleichverteilung erreicht ist. Erst durch die eigentliche darwinistische Selektion, die stets zu Lasten der heterozygoten Phänotypen geht, wird einer der beiden Homozygoten unabhängig davon, welches Allel gerade den Selektionsvorteil besitzt, immer bevorzugt, was dann aber mit einem Entropieverlust einhergeht. Der Bastard ist also, anders als man es von einer Normalverteilung erwarten würde, keineswegs der am besten Angepaßte. Daß dies nicht im Widerspruch zu den Naturgesetzen steht, wonach die Entropie stets zunehmen muß, hat wiederum nichts mit unserer verklärten Vorstellung von einer idealen Welt zu tun. Unsere Welt ist nämlich keineswegs die beste aller möglichen, wie der Philosoph Immanuel Kant einmal gemeint hat, sondern eine ziemlich unvollkommene, die nichts mit Gott zu tun hat, jedenfalls nicht, wenn wir uns zu Gemüte führen, was die Naturgesetze auf dem Wege der Vererbung anrichten.

Im folgenden betrachten wir den dominant-rezessiven Erbgang mit einem dominanten und einem rezessiven Allel, wobei im Falle vorliegender Selektion das dominante zugleich den Selektionsvorteil besitzen soll (was nicht immer und nicht notwendigerweise der Fall sein muß). Normalerweise, d.h. wenn keine Selektion vorliegt, ändern sich die Allelfrequenzen nicht, so sagt es jedenfalls das Hardy-Weinberg-Gesetz. Zwischen den Frequenzen p und q und den zugehörigen Phänotypenhäufigkeiten x , y und z gilt demnach die Relation

$$p = x + \frac{1}{2}y \quad \text{und} \quad q = z + \frac{1}{2}y,$$

wobei x der dominant-reinerbige Phänotyp ist, y der mischerbige und z der rezessiv-reinerbige. Das Hardy-Weinberg-Gesetz besagt nun, daß p_n und q_n für jede Generation n unabhängige Konstanten sind, woraus für alle $n \geq 0$ sofort folgt:

ANTHROPOLOGIE



$$\begin{aligned}x_n &= p_0^2, \\y_n &= 2p_0q_0, \\z_n &= q_0^2,\end{aligned}$$

d.h. auch die Phänotypenhäufigkeiten ändern sich ohne Selektion nicht. Allerdings gilt das Hardy-Weinberg-Gesetz in kleinen Populationen für die paar ersten Generationen, d.h. solange sich noch keine stabilen Verhältnisse eingestellt haben, nur näherungsweise. Im Falle von Selektion ändern sich die Allelfrequenzen, und zwar gilt zwischen vorausgehender und nachfolgender Generation der Zusammenhang

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

wobei w_x , w_y und w_z die relativen Wahrscheinlichkeiten sind, mit denen sich die Phänotypfrequenzen ändern. Nehmen wir nun an, daß das Allel p dominant und vorteilhaft sei. Dann gilt für die relativen Wahrscheinlichkeiten

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

wobei der Parameter s , auch Selektionskoeffizient genannt, mit $0 \leq s \leq 1$ die Stärke der Selektion des Allels p angibt. Dabei spielt es wegen der Dominanzeigenschaft von p keine Rolle, ob das Allel nur einmal oder wie z.B. beim homozygoten Phänotyp gleich zweimal vorhanden ist. Mit den obigen Definitionen erhalten wir die Fisher-Haldane-Wright-Gleichungen

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

Um den Startwert der Rekursion zu berechnen, benötigen wir lediglich die Ausgangsfrequenzen p_0 und q_0 , womit

$$p_1 = p_0 + s p_0 q_0 \frac{q_0}{1 + s(p_0^2 + 2p_0 q_0)} \quad \text{und} \quad q_1 = 1 - p_1.$$

Die normierten Phänotypfrequenzen erhalten wir daraus wie gehabt:

$$\begin{aligned}x_n &= p_n^2, \\y_n &= 2p_n q_n, \\z_n &= q_n^2.\end{aligned}$$

Den Zusammenhang zwischen den absoluten und den relativen Häufigkeiten wollen wir am Beispiel $p_n = 1/4$ kurz demonstrieren, und zwar gilt



$$N_x = Nx_n = Np_n^2 = \frac{N}{16},$$

$$N_y = Ny_n = 2Np_nq_n = \frac{6N}{16},$$

$$N_z = Nz_n = Nq_n^2 = \frac{9N}{16}.$$

Die Formel zur Berechnung der Mischungsentropie der n ten Generation lautet wegen des dominant-rezessiven Erbgangs:

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

wobei k_B die Boltzmannkonstante ist.

Nehmen wir als Beispiel zwei Merkmale, ein weißes und ein schwarzes. Tritt bei jedem Elternteil eines dieser Merkmale ausschließlich auf, so nennen wir seinen Phänotyp homozygot. Besitzt ein Elternteil von jeder Sorte je ein Merkmal, so ist er heterozygot. Nun müssen wir den beiden Allelen noch ein Gegensatzpaar zuordnen, z.B., um nur einige zu nennen, groß-klein, stark-schwach, klug-dumm, schön-häßlich, gesund-krank. Bei zwei reinerbigen Eltern unterschiedlicher Ausprägung (siehe Abbildung 1) vererben sich diese Merkmale statistisch so, daß sämtliche Nachkommen der Kind-Generation mischerbig sind, d.h. heterozygot.

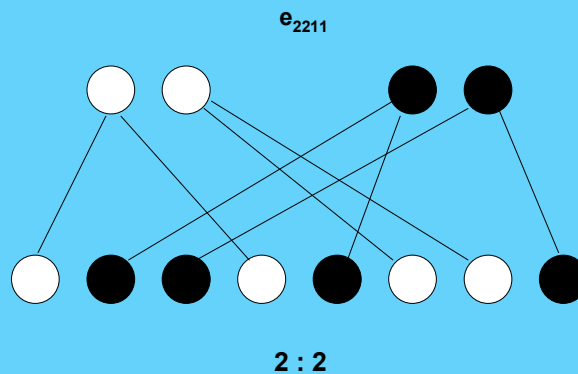


Abbildung 1. Eltern-Kind-Generation bei zwei unterschiedlich reinerbigen Elternteilen

Gemäß Tabelle 1 nimmt der Anteil der Homozygoten (von der Elterngeneration abgesehen) immer mehr zu, der der Heterozygoten dagegen ab. Die Größen x_n , y_n und z_n sind die relativen Häufigkeiten in der Generation n , wenn über die absoluten Häufigkeiten N_x , N_y und N_z summiert und auf N normiert wird. Man erkennt, daß bis zur 4. Generation mehr Unordnung im System entsteht, und daß die endgültigen stationären Werte für dieses Elementarereignis fast erreicht sind. Diese Angaben haben natürlich nichts mit der tatsächlichen Fortpflanzungsrate zu tun, sondern sollen lediglich zeigen, daß das Hardy-Weinberg-Gesetz nur für große Populationen gilt.



| F_n | N_x | N_y | N_z | N | x_n | y_n | z_n | ΔS_n |
|-------|--------|---------|--------|---------|-------|-------|-------|--------------|
| F_0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0,5 | 0 | 0,5 | 0,693 |
| F_1 | 0 | 4 | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| F_2 | 6 | 12 | 6 | 24 | 0,25 | 0,5 | 0,25 | 1,040 |
| F_3 | 270 | 564 | 270 | 1104 | 0,245 | 0,511 | 0,245 | 1,032 |
| F_4 | 608586 | 1218252 | 608586 | 2435424 | 0,25 | 0,5 | 0,25 | 1,040 |

Tabelle 1. Die ersten fünf Generationen bei zwei unterschiedlich reinerbigen Elternteilen

Nach den Mendelschen Regeln gibt es beispielsweise beim Gegensatzpaar groß-klein in einer Gründerpopulation statistisch doppelt so viele Mittelgröße als Große oder Kleine, was auch ganz der alltäglichen Erfahrung entspricht, denn im Mittel gibt es eben mehr Mittelgröße als Große und Kleine. Die Größenverteilung gehorcht (wie übrigens auch alle anderen genannten Eigenschaften) einer Gaußschen Normalverteilung mit Mittelwert und Standardabweichung. Der Grund, warum es zu dieser Verteilung kommt, liegt darin, daß die Zahl der Heterozygoten im Verhältnis zur Zahl der Homozygoten immer weiter abnimmt und gegen einen Grenzwert strebt, der in eine Gleichverteilung mündet, aus der die Bastarde deutlich als die Verlierer hervorgehen. Keiner der Phänotypen stirbt allerdings ohne Selektion völlig aus, sondern die Verteilung wird stationär, wobei es am Ende in der Summe auf beiden Seiten mehr Reinerbige gibt als Mischerbige, die Entropie dabei aber insgesamt zugenommen hat. Bereits die gewöhnliche Vererbung nach den Mendelschen Regeln reicht also aus, um die Zahl der Heterozygoten zu reduzieren.

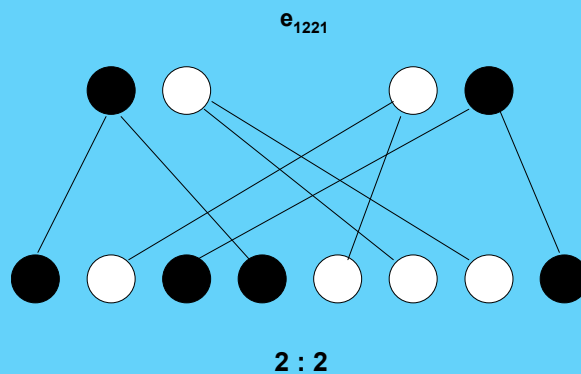


Abbildung 2. Eltern-Kind-Generation bei zwei mischerbigen Elternteilen

Falls zusätzlich darwinistische Selektion ins Spiel kommt, bei der die am besten Angepaßten überleben, sterben die Bastarde vollständig aus. Um diese Selektion zu modellieren, nehmen wir an, daß Größe ein Selektionsvorteil sei, und daß 50 % ($s = 0,5$) derer, die dieses Allel besitzen, einen Fortpflanzungsvorteil haben. Unter dieser Voraussetzung ergibt sich ein Genotypverlauf wie in Abbildung 3 für zwei Mischerbige dargestellt. Sämtliche Phänotypen streben einem Grenzwert zu, der homozygote mit dem bevorzugten Allel strebt gegen Eins, die beiden anderen gegen Null.



Dasselbe Verhalten beobachten wir auch unter anderen Ausgangsbedingungen, etwa bei der Elternkonstellation in Abbildung 2. Die Kinder zweier mischerbiger Elternteile sind im Verhältnis 1:2:1 homozygot dominant, heterozygot und homozygot rezessiv.

Schließt man auch hier wieder darwinistische Selektion aus, so erfolgt nach den Mendelschen Regeln zunächst ein Entropiegewinn durch Phänotypenselektion wie im Falle der Vererbung gemischt-reinerbiger Eltern (siehe Tabelle 2). Sämtliche Phänotypen behalten aber etwa ab der 4. Generation ihre Frequenz nach dem Hardy-Weinberg-Gesetz bei.

| F_n | N_x | N_y | N_z | N | x_n | y_n | z_n | ΔS_n |
|-------|--------|---------|--------|---------|-------|-------|-------|--------------|
| F_0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| F_1 | 1 | 2 | 1 | 4 | 0,25 | 0,5 | 0,25 | 1,040 |
| F_2 | 5 | 14 | 5 | 24 | 0,208 | 0,583 | 0,208 | 0,968 |
| F_3 | 271 | 562 | 271 | 1104 | 0,245 | 0,509 | 0,245 | 1,033 |
| F_4 | 608585 | 1218254 | 608585 | 2435424 | 0,25 | 0,5 | 0,25 | 1,040 |

Tabelle 2. Die ersten fünf Generationen bei zwei mischerbigen Elternteilen

Läßt man wieder darwinistische Selektion zu, überleben nach (theoretisch) unendlich vielen Generationen nur die Homozygoten des dominanten Allels, die Bastarde und die Homozygoten des rezessiven Allels sterben aus (Abbildung 3).

| F_n | N_x | N_y | N_z | N | x_n | y_n | z_n | ΔS_n |
|-------|--------|--------|---------|---------|-------|-------|-------|--------------|
| F_0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0,5 | 0,5 | 0,693 |
| F_1 | 0 | 2 | 2 | 4 | 0 | 0,5 | 0,5 | 0,693 |
| F_2 | 1 | 10 | 13 | 24 | 0,042 | 0,417 | 0,542 | 0,829 |
| F_3 | 65 | 422 | 617 | 1104 | 0,059 | 0,382 | 0,559 | 0,860 |
| F_4 | 152011 | 913690 | 1369723 | 2435424 | 0,062 | 0,375 | 0,562 | 0,865 |

Tabelle 3. Die ersten fünf Generationen bei einem rezessiv-reinerbigen und einem mischerbigen Elternteil

Schließlich müssen wir noch den Fall diskutieren, was passiert, wenn ein Elternteil reinerbig ist, der andere hingegen mischerbig, wie in Abbildung 4 dargestellt.

Die Phänotypenselektion führt wie gehabt zum Rückgang der Heterozygoten, wobei aber das Verhältnis der beiden Homozygoten asymmetrisch ist, so daß derjenige Homozygote, welcher über weniger Allelanteile verfügt, auch langsamer zunimmt. Am Ende haben wir auch bei der asymmetrischen Verteilung einen eindeutigen Entropiegewinn zu verzeichnen (siehe Tabelle 3).

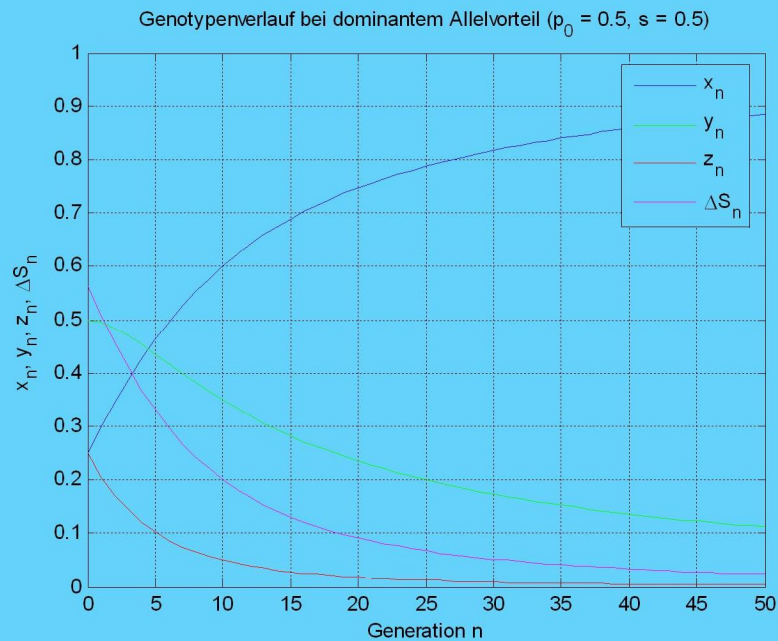


Abbildung 3. Selektionsvergleich bei zwei mischerbigen Elternteilen

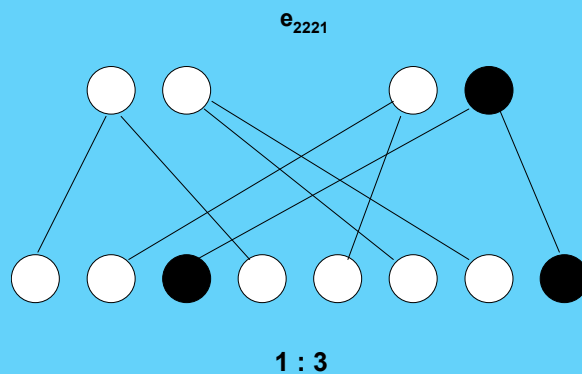


Abbildung 4. Eltern-Kind-Generation mit einem rezessiv-reinerbigen und einem mischerbigen Elternteil

Im Falle der darwinistischen Selektion des dominanten Allels (Abbildung 5) stellt sich die endgültige Verteilung als δ -Funktion mit Entropie $\Delta S_\infty = 0$ ein.

Wenn indes drei schwarze Allele und ein weißes das Elementarereignis beschreiben (Abbildung 6 und Tabelle 4) und Selektion vorherrscht, geht die Entropie noch schneller gegen Null (siehe Abbildung 7).

In Tabelle 5 ist die Phänotypenselektion nach den Mendelschen Vererbungsregeln für die Grundgesamtheit dargestellt, wobei die Entropie für den intermediären und den dominant-rezessiven Erbgang sich im Unterschied zu einzelnen Elementarereignissen aus den Mittelwerten \bar{x}_n , \bar{y}_n und \bar{z}_n berechnet:



$$\langle \Delta S_n \rangle = -k_B [\bar{x}_n \ln \bar{x}_n + \bar{y}_n \ln \bar{y}_n + \bar{z}_n \ln \bar{z}_n] \quad \text{bzw.} \quad \langle \Delta S_n^{(d-r)} \rangle = -k_B [(\bar{x}_n + \bar{y}_n) \ln(\bar{x}_n + \bar{y}_n) + \bar{z}_n \ln \bar{z}_n]$$

Bei der dominant-rezessiven Vererbung erreichen die phänotypischen Zustände allerdings niemals eine Gleichverteilung, sondern enden nach unendlich vielen Generationen wie die intermediäre, allerdings in einem anderen Verhältnis (2 : 1). Von der Eltern- zur ersten Kindgeneration ändert sich die Phänotypenverteilung erst einmal nicht und damit auch nicht die Entropie. Von der Enkel- bis zur 4. Kindgeneration nimmt die Entropie dann langsam zu, da sich die Phänotypen auch ganz ohne Selektion einer Gleichverteilung annähern. Selbst in Abwesenheit einer darwinistischen Selektion nimmt also die Entropie schon durch bloße Vererbung zu, der Endzustand geht dabei stets zu Lasten der Heterozygoten und ändert sich in bezug auf die Ausgangsverteilung von 1/2 auf 1/3. Im Grenzfall unendlich vieler Generationen nähert sich die Entropie einem der beiden Grenzwerte

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \langle \Delta S_n \rangle = k_B \ln 3 = 1,099 \quad \text{bzw.} \quad \lim_{n \rightarrow \infty} \langle \Delta S_n^{(d-r)} \rangle = k_B \left(\frac{2}{3} \ln 2 - \ln 3 \right) = 0,637,$$

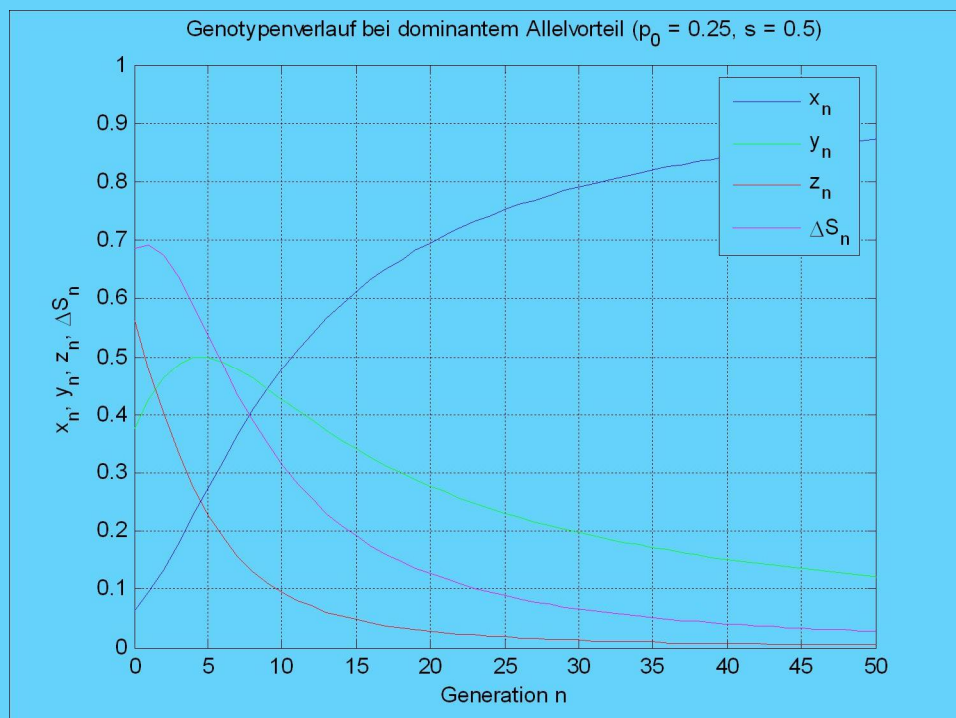


Abbildung 5. Selektionsvergleich bei einem rezessiv-reinerbigen und einem mischerbigen Elternteil

wobei die maximale Entropie der Verteilung im dominant-rezessiven Erbgang geringer ausfällt als bei der intermediären Vererbung, bei der alle drei Zustände gleichberechtigt sind.



| F_n | N_x | N_y | N_z | N | x_n | y_n | z_n | ΔS_n |
|-------|---------|--------|--------|---------|-------|-------|-------|--------------|
| F_0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0,5 | 0,5 | 0 | 0,693 |
| F_1 | 2 | 2 | 0 | 4 | 0,5 | 0,5 | 0 | 0,693 |
| F_2 | 13 | 10 | 1 | 24 | 0,542 | 0,417 | 0,042 | 0,829 |
| F_3 | 617 | 422 | 65 | 1104 | 0,559 | 0,382 | 0,059 | 0,860 |
| F_4 | 1369723 | 913690 | 152011 | 2435424 | 0,562 | 0,375 | 0,062 | 0,865 |

Tabelle 4. Die ersten fünf Generationen bei einem dominant-reinerbigen und einem mischerbigen Elternteil

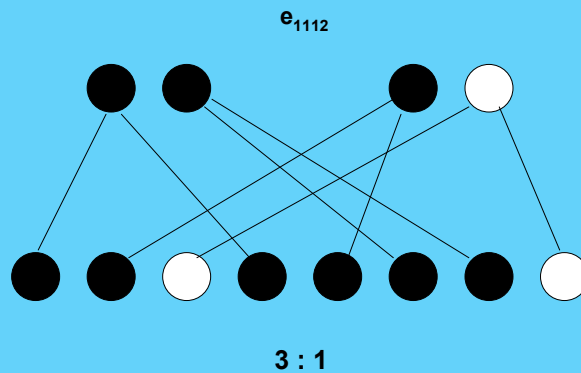


Abbildung 6. Eltern-Kind-Generation mit einem dominant-reinerbigen und einem mischerbigen Elternteil

Zusammenfassend können wir also festhalten, daß durch Evolution kein Nachteil entsteht, wenn das neu mutierte Allel in einer Gründerpopulation einen selektiven Vorteil besitzt. Das bisherige Allel wird dann in der Folge abgebaut, bis es langsam völlig verschwindet. Ohne einen selektiven Vorteil können sich neu mutierte Allele nur indirekt über ihren Phänotyp durchsetzen, wobei der reinerbige immer im Vorteil ist. Bei der statistischen Vermischung ohne selektiven Vorteil bleibt das bisherige Allelverhältnis zwar erhalten, aber die Phänotypen werden neu angeordnet, und zwar so, daß am Ende die theoretischen Grenzwerte einer Gleichverteilung bestmöglich approximiert werden, wobei sich die Zahl der Bastarde verringert. Bei der Vererbung haben also eindeutig die Reinerbigen die besseren Überlebenschancen, dadurch daß sie schon rein zahlenmäßig zum Vorteil gelangen. Dies gilt auch, falls sich die Umwelt wieder zugunsten des anderen Allels ändert, und ebenso für Gene mit mehr als nur zwei Allelen. Dieser Mechanismus wirkt für jedes Gen unabhängig. Bezieht man Polymorphie mit ein, werden nur die besten selektiven Eigenschaften aus dem Ensemble des Gen-Pools herausgefiltert, während sich bei den nicht-selektiven die Reinerbigkeit herauskristallisiert. Je kleiner eine Population, desto besser sind diese Mechanismen wirksam. Philosophisch gesprochen können wir darin ein Gottähnlichkeitsstreben in der Natur erkennen.



| F_n | \bar{x}_n | \bar{y}_n | \bar{z}_n | $\langle \Delta S_n \rangle$ | $\langle \Delta S_n^{(d-r)} \rangle$ |
|------------|-------------|-------------|-------------|------------------------------|--------------------------------------|
| F_0 | 0,25 | 0,5 | 0,25 | 1,040 | 0,562 |
| F_1 | 0,25 | 0,5 | 0,25 | 1,040 | 0,562 |
| F_2 | 0,292 | 0,416 | 0,292 | 1,084 | 0,604 |
| F_3 | 0,309 | 0,382 | 0,309 | 1,093 | 0,618 |
| F_4 | 0,3125 | 0,375 | 0,3125 | 1,095 | 0,621 |
| \vdots | \vdots | \vdots | \vdots | \vdots | \vdots |
| F_∞ | 0,333 | 0,333 | 0,333 | 1,099 | 0,637 |

Tabelle 5. Phänotypenselektion nach den Mendelschen Vererbungsregeln und Mischungsentropie der Grundgesamtheit für den intermediären und den dominant-rezessiven Erbgang

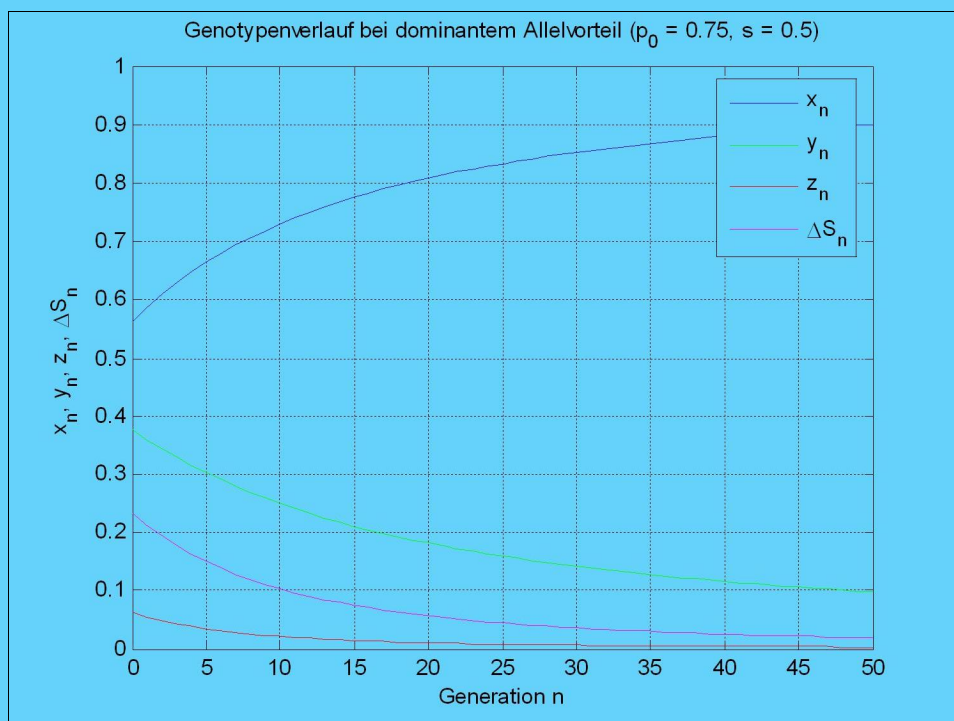


Abbildung 7. Selektionsvergleich bei einem dominant-reinerbigen und einem mischerbigen Elternteil