

Untersuchungen zur Wechselwirkung von Selektion und Selbstungsrate auf das genetische Gleichgewicht unter besonderer Berücksichtigung tetraploider Populationen. I.

KLAUS WÖHRMANN

Institut für Biologie, Lehrstuhl für Genetik, Tübingen (BRD)

Investigations on the Interaction of Selection and Selfing on Genetical Equilibrium, Especially in Tetraploid Populations. I.

Summary. In the first part of this paper the interaction of selfing, double reduction, and selection has been investigated with regard to the genetic variability in equilibrium populations. Out of the theoretically infinite number of combinations of factors some typical combinations have been chosen and the effect on these of individual factors or factors acting jointly have been described. The essential results are the following:

1. Under the influence of selection, random mating and chromosome segregation the equilibrium of populations is, according to the selection pattern, characterized by a central point ($p = 0.5$), a side point ($p = 0.25$ or $p = 0.75$) or an end point ($p = 0$ or $p = 1$). Both double reduction and selfing ($S < 1.0$) affect the proportions of gametes so as to cause a diminution of the heterozygotes, without changing the relation of $p:q$. The effect of inbreeding and double reduction that reduces the frequencies of heterozygotes decreases with increasing selection pressure. Hereby, in spite of high selfing rate including absolute selfing, the maintenance of heterozygotes in a population is possible.

2. Selfing and double reduction, furthermore, may cause populations to become fixed in an end point instead of reaching a non-trivial equilibrium, or, instead of fixation, reach a stable non-trivial equilibrium. Fitness relations of $w_2 = w_4 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_3$ lead to equilibrium positions deviating from the standard.

3. In the absence of selection, selfing and double reduction are antagonistic factors, as selfing reduces the rate of approach to the equilibrium and double reduction increases it. In the selection models considered here this antagonism is removed by the effect of selection. Both factors now work in the same direction, and, depending on the model of selection, either both accelerate or both delay the approach to the equilibrium.

4. In all selection models the population fitness is reduced by inbreeding as well as by double reduction with the exception of the conditions: $w_3 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_2 = w_4$.

Einleitung

1. Zielsetzung der Arbeit

Nach Schätzungen von Stebbins (1938) sind 30 bis 35% der Angiospermen-Arten polyploid. Grant (1963) gibt deren Anteil an den Blütenpflanzen sogar mit 47% an. Seit der Einführung der Colchizinmethode zur Herstellung von künstlichen Polyploiden durch Blakeslee und Avery (1937) bemüht sich die angewandte Genetik, die Vorteile polyploider Pflanzen zu nutzen.

Im Verhältnis zur starken Verbreitung natürlicher und der Bedeutung künstlicher Polyploider ist die Anzahl populationsgenetischer Untersuchungen an Polyploiden im Vergleich zu denen an Diploiden gering. Dieses mag u. a. seine Begründung dadurch finden, daß Polyploide im Hinblick auf ihre Genetik kompliziertere Organismen darstellen als Diploide. Bei Tetraploiden sind bereits bei Annahme von zwei Allelen je Locus 5 Genotypen möglich, deren Zahl sich schon unter Berücksichtigung von 4 Allelen je Locus auf 35 erhöht. 2 Loci mit je 4 Allelen führen zu 1225 möglichen Genotypen. Einführung von weiteren Parametern wie z. B. Fitness, Inzucht und Kop-

pelung zweier Loci sowie Berücksichtigung von deren Wechselwirkungen führen zu komplizierten genetischen Systemen, deren mathematische Bearbeitung mit der Zahl der Parameter zunehmend erschwert wird.

Darüber hinaus wirkt sich bei Polyploiden die doppelte Reduktion auf die Zusammensetzung der Folgegeneration aus. Unter doppelter Reduktion wird die Prae- und Postreduktion von Abschnitten des gleichen Chromosoms verstanden. Sie sind die Folge eines „crossing over“ zwischen Zentromer und Locus. Für Tetraploide ergibt sich hieraus die Konsequenz, daß z. B. unter den Selbstungsnachkommen eines Triplextyps (A^3a) auch Nulliplextypen (a^4) möglich sind.

Bei der Komplexität des Verhaltens von Populationen ist es verständlich, wenn sich theoretische Untersuchungen zunächst mit der Wirkung einzelner Faktoren beschäftigen, um diese später Schritt für Schritt zu einem Gesamtbild zu integrieren. Aufbauend auf den bisher in der Literatur erschienenen Arbeiten, soll vorliegende Untersuchung die Kenntnisse über das Verhalten tetraploider Populationen erweitern.

Im ersten Teil wird daher der Einfluß partieller Selbstbefruchtung in Wechselwirkung mit genotypisch bedingter Selektion auf das Gleichgewicht in tetraploiden Populationen untersucht werden. Kenntnisse über die Lage des genetischen Gleichgewichts bzw. über den Weg zum Gleichgewicht geben Aufschluß über die genetische Variabilität und somit Plastizität einer Population. Derartige Kenntnisse sind für die Beurteilung der Evolution sowohl in natürlichen als auch in künstlichen Populationen von Bedeutung.

In der Literatur liegt eine Reihe von Hinweisen darauf vor, daß die Selbstungsrate in partiell selbstbefruchtenden Populationen genetisch kontrolliert wird. Im zweiten Teil dieser Arbeit wird diese Beobachtung zunächst in einem Modell für diploide Populationen berücksichtigt und die Interaktion von genotypisch bedingter Selbstungsrate und genotypischer Fitness untersucht. Im dritten Teil erfährt das Modell eine Erweiterung auf die besonderen Bedingungen tetraploider Populationen.

2. Literaturübersicht

Untersuchungen an panmiktischen Populationen. In einer grundlegenden Arbeit untersuchte Haldane (1930) als erster das Verhalten polyploider Populationen unter der Annahme zufälliger Paarung, Ausschluß von Mutation, Migration und Selektion sowie doppelter Reduktion. Weitere Bedingungen waren nicht überlappende Generationen und große Individuenzahlen, die genetische Drift unwirksam werden lassen.

Wenn unter diesen Bedingungen u das Verhältnis der Häufigkeiten zweier Allele ($A : a$) eines Locus ist, dann ergibt sich die Häufigkeit der möglichen Gameten (AA, Aa, aa) im Stadium des Gleichgewichts aus der Auflösung des Binoms

$$(uA + 1a)^m \quad (1)$$

und die Häufigkeit der Genotypen aus

$$(uA + 1a)^{2m}. \quad (2)$$

In diesen Formeln steht m für die Anzahl der Genome in den Gameten. Durch die Einführung des Exponenten m erhalten diese Ausdrücke allgemeine Gültigkeit, d. h. sie gelten auch für alle orthoploiden Organismen.

Werden unter den gleichen Annahmen 2 ungekoppelte Loci berücksichtigt, so ergeben sich die Anteile der Genotypen im Gleichgewicht aus

$$(uA + 1a)^{2m} (vB + 1b)^{2m}, \quad (3)$$

wobei v analog zu u der Relation von $B : b$ entspricht.

Aus den Gleichungen (2) bzw. (3) kann daher die Häufigkeit der Genotypen im Stadium des Gleichgewichts bei gegebenen Genfrequenzen direkt ermittelt werden.

Während das Gleichgewicht in diploiden Populationen bereits unmittelbar nach einer Generation eingestellt wird, findet bei tetraploiden ein Näherungsvorgang statt, der sich über mehrere Generationen erstreckt. Wird die Häufigkeit der Gameten AA, Aa, aa entsprechend mit $x, 2y$ und z ($x + 2y + z = 1$) bezeichnet, so ergibt sich als charakteristische Kenngröße

$$d = y^2 - xz. \quad (4)$$

d wird als Gametendeterminante bezeichnet, sie nimmt unter Gleichgewichtsbedingungen den Wert 0 an. Für Ungleichgewichte ist $d \neq 0$. Die Quantität d ist daher als Maß für die Abweichung einer Population von ihrem Gleichgewicht geeignet. Nach Haldane (1930) vermindert sich der Abstand einer Population vom Equilibrium in jeder Generation um $1/3$.

$$d^{n+1} = \frac{1}{3} d^n \quad (5)$$

In hexaploiden Populationen vollzieht sich die Annäherung noch langsamer, der Faktor beträgt hier $2/5$.

Haldanes Modell wurde zunächst von Geiringer (1947) unter Berücksichtigung von doppelter Reduktion und multipler Allelie erweitert. Die Autorin entwickelte rekurrente Gleichungen, die eine Berechnung der Zusammensetzung der Populationen nach n Generationen ermöglicht. Zu inhaltlich gleichen Ergebnissen, jedoch mit einem anderen mathematischen Verfahren, kam Seyffert (1960). Er gibt für die Berechnung der Zusammensetzung der Gametenpopulation in der n . Generation folgende Gleichungen an:

$$\left. \begin{aligned} x^n &= p^2 + \left[1 - \left(\frac{1-\alpha}{3}\right)^n\right] \left(\frac{3\alpha}{2+\alpha} pq\right) + \left(\frac{1-\alpha}{3}\right)^n d_0 \\ y^n &= pq - \left[1 - \left(\frac{1-\alpha}{3}\right)^n\right] \left(\frac{3\alpha}{2+\alpha} pq\right) - \left(\frac{1-\alpha}{3}\right)^n d_0 \\ z^n &= q^2 + \left[1 - \left(\frac{1-\alpha}{3}\right)^n\right] \left(\frac{3\alpha}{2+\alpha} pq\right) + \left(\frac{1-\alpha}{3}\right)^n d_0 \end{aligned} \right\} \quad (6)$$

Hierbei sind p und q die Häufigkeiten der Allele A bzw. a in der Ausgangspopulation. α ist der Wert für die doppelte Reduktion.

Geht n gegen ∞ , so ergibt sich:

$$\left. \begin{aligned} x^\infty &= p^2 + \frac{3\alpha}{2+\alpha} pq \\ y^\infty &= pq - \frac{3\alpha}{2+\alpha} pq \\ z^\infty &= q^2 + \frac{3\alpha}{2+\alpha} pq \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

Der Abstand der Populationen vom Gleichgewicht wird unter Berücksichtigung der doppelten Reduktion um den Faktor $\left(\frac{1-\alpha}{3}\right)$ je Generation vermindert. Doppelte Reduktion beschleunigt somit die Ein-

stellung des Gleichgewichtes und beeinflußt zugleich seinen Zustand.

Bereits Haldane (1930) berücksichtigte in seinen Untersuchungen zwei nicht gekoppelte Loci. Geiringer (1949a, b, c) erweiterte ihre für einen Locus veröffentlichten Modelle auf l Loci mit r Allelen unter Einbeziehung der Kopplung und Chromatidenspaltung sowie m Genomen. Zu inhaltlich gleichen Ergebnissen kommt Elandt-Johnson (1967). Kopplung zwischen zwei Loci wurde ebenfalls von Bennett (1954) untersucht. Alle diese Untersuchungen führten zu dem Ergebnis, daß gekoppelte Faktoren im Stadium des Gleichgewichts zufällig verteilt sind.

Einfluß der Inzucht auf die Populationsstruktur.

Eine Abweichung von der bisher angenommenen zufälligen Paarung beeinflußt die Populationsstruktur in erheblichem Maß. In den Arbeiten, die verschiedene Grade der Inzucht berücksichtigen, werden lediglich monogene Modelle angenommen. Im übrigen gelten die für zufällige Paarung aufgeführten Annahmen.

Haldane (1930) berechnete den Anteil von Heterozygoten in der n . Generation bei absoluter Selbstung, wenn die Ausgangspopulation nur aus A^2a^2 -Genotypen besteht. Sind $f(A^3a)$, $f(A^2a^2)$ und $f(Aa^3)$ die Häufigkeiten der möglichen Heterozygoten, so ergibt sich deren Häufigkeit in der n . Generation aus dem Ausdruck

$$f^n(A^3a) + f^n(A^2a^2) + f^n(Aa^3) = \frac{7}{5} \left(\frac{5}{6}\right)^n - \left(\frac{1}{6}\right)^n \quad (8)$$

(s. a. Fisher, 1965). Entsprechende Formeln sind auch für hexaploide Organismen abgeleitet worden.

Zu gleichen Ergebnissen wie Haldane kommen auch Wright (1938) und Seyffert (1959). Von Wright werden unter Anwendung der Methode der Pfad-Koeffizienten verschiedene Formen der Inzucht berücksichtigt (z. B. Geschwister-Paarung).

Den Anteil der Homozygoten $f(A^4)$ in einer fixierten Population nach absoluter Selbstung errechnet Karlin (1968) aus dem Ausdruck

$$f(A^4) = \sum_{k=0}^{2m} f_0^k \frac{k}{2m}, \quad (9)$$

wobei $f_0^k = f_0(A^k a^{2m-k})$, $k = 0, 1, 2, \dots, 2m$, die Ausgangsfrequenzen der Genotypen und m die Anzahl der Genome in den Gameten sind.

Modelle für gemischte Befruchtungssysteme (partielle Inzucht) werden von Haldane (1930) und Bennett (1968) entwickelt. Da das Modell von Bennett das allgemeingültigere ist, seien die Ergebnisse dieser Untersuchungen hier aufgeführt. Für die Häufigkeiten der Genotypen im Gleichgewicht ergeben sich folgende Formeln, wenn p und q die Ausgangsfrequenzen der Allele A bzw. a und $2y$ diejenige der Aa -Gameten, sowie s der Anteil selbstbefruchtender Individuen und α der Koeffizient für die doppelte Reduktion sind:

duktion sind:

$$\left. \begin{aligned} f^\infty(A^2a^2) &= \left[2(1-s)pq + \frac{3}{2}(1-s)(2y^\infty)^2 \right. \\ &\quad \left. + \left(\frac{3}{2}s - 1 + \frac{3s\alpha^2}{4(1-\alpha)} 2y^\infty \right) \right] \left/ \left[1 - \frac{s(1-\alpha)^2}{6} \right] \right\} \\ f^\infty(Aa^3) &= -\frac{2}{3}f^\infty(A^2a^2) + 2C + D, \\ f^\infty(A^3a) &= -\frac{2}{3}f^\infty(A^2a^2) - 2C + D, \\ f^\infty(a^4) &= q + \frac{1}{6}f^\infty(A^2a^2) - C - D, \\ f^\infty(A^4) &= p + \frac{1}{6}f^\infty(A^2a^2) + C - D, \end{aligned} \right\} \quad (10)$$

wobei

$$\begin{aligned} (2y^\infty) &= 2(1-f)pq, \\ f &= (s + 6\alpha - 4s\alpha)/(4 - 3s + 2\alpha), \\ D &= (2y^\infty)/(1-\alpha), \\ C &= \frac{1}{4}[f^\infty(Aa^3) - f^\infty(A^3a)] \\ &= (1-s)(q-p)pq/(2-s+s\alpha) \end{aligned}$$

ist.

Weitere Ableitungen von Bennett führen zu Gleichungssystemen, die eine Berechnung der Frequenzen in jeder beliebigen Generation ermöglichen.

Für den Grenzfall $s = 1$ gibt Bennett (s. a. Karlin, 1968) eine Näherungsgeschwindigkeit an das Gleichgewicht (in diesem Fall Fixierung) mit

$$\frac{1}{6}(5 - 2\alpha) \text{ an.}$$

Für den allgemeinen Fall beträgt nach Bennett die Näherungsgeschwindigkeit

$$\frac{1}{6}(2 + 3s - 2\alpha).$$

Hieraus ergibt sich, daß steigende Werte von s die Annäherung verlangsamen, während doppelte Reduktion eine Beschleunigung bewirkt.

Der Einfluß von Selektion auf die Populationsstruktur. Selektion wurde in den bisher zitierten Arbeiten als wirksamer Parameter ausgeschlossen. Sie findet bei der Behandlung von tetraploiden Populationen in nur wenigen Arbeiten Berücksichtigung. 1938 untersucht Wright als erster ihren Einfluß auf die Veränderung der Genfrequenz $q(a)$ in zwei aufeinanderfolgenden Generationen unter Annahme von zufälliger Paarung und Ausschluß von doppelter Reduktion. Dabei wurden verschiedene Dominanzgrade zwischen den beiden Allelen eines Locus berücksichtigt: 1. vollständige Dominanz, 2. partielle Dominanz und 3. beliebige Interaktion zwischen den Allelen A und a .

Parsons (1957) untersucht den Einfluß der Selektion gegen einen der Homozygoten (a^4) bei Annahme absoluter Selbstung. Unter diesen Bedingungen wird die Näherungsgeschwindigkeit an die Fixierung der Population in A^4 - und a^4 -Genotypen durch die Selektion vermindert, und zwar in der Weise, daß eine Generation Selbstung einer nicht unter Selektionsdruck stehenden Population 2.618 Generationen Selbstung bei Letalität der a^4 -Typen entspricht. Durch doppelte Reduktion wird die Annäherung an die Fixierung weiter verlangsamt (Seyffert, 1959).

In einer späteren Arbeit erweitert Parsons (1959) seine Untersuchungen auf Selektion aller Zygoten und bestimmt die Gleichgewichtspunkte in zugehörigen Gametenpopulationen unter folgenden Annahmen: Monogener Erbgang, zufällige Paarung, Chromosomenspaltung, keine Mutationen und Migrationen. Werden die Selektionskoeffizienten der Genotypen A^4 , A^3a , A^2a^2 , Aa^3 , und a^4 entsprechend mit w_1 , w_2 , w_3 , w_4 und w_5 bezeichnet, so liegt symmetrische Selektion gegen die Genotypen dann vor, wenn $w_1 = w_5$ und $w_2 = w_3$ ist. Je nach Relation von $w_1 : w_2 : w_3$ stellt sich ein Gleichgewicht im „central point“ ($x = z$ und somit $p = q = 0.5$) oder im „side point“ ($x \neq z$, $xzw_1 = xz + 2y^2$) ein. Als dritte Möglichkeit ergibt sich die Fixierung im „end point“ ($x = 1$, $p = 1$, bzw. $z = 1$, $q = 1$). Außerdem wird durch die Relation der Fitnesswerte die Stabilität der jeweiligen Gleichgewichte bestimmt. Bei nicht symmetrischer Selektion (z. B. $w_1 = w_3 = w_4 = w_5$, $w_2 > w_1$) stellt sich das Gleichgewicht in einem „side point“ ein, für den $x \neq z$, $p = 0.75$ ist (Li, 1967). In allen diesen Fällen gilt nicht mehr, daß im Equilibrium $d = y^2 - xz = 0$ ist. Diese Beziehung kann somit bei Vorliegen von Selektion nicht mehr als Charakteristikum für ein Gleichgewicht verwendet werden. Gonische Letalfaktoren wurden von Seyffert (1959) in Verbindung mit absoluter Selbstung berücksichtigt.

Die Intention der bisher veröffentlichten und zitierten Arbeiten war es, die genotypische Zusammensetzung von tetraploiden Zygoten- bzw. Gametenpopulationen im Stadium des Gleichgewichtes bzw. auf dem „Weg zum Gleichgewicht“ zu beschreiben und die „Näherungsgeschwindigkeiten“ an dieses Gleichgewicht mathematisch zu erfassen. Dabei werden in den einzelnen Untersuchungen verschiedene Annahmen gemacht. Die Bedingungen keine genetische Drift, keine Mutationen, keine Migrationen und kein Überlappen der Generationen lagen allen Überlegungen gemeinsam zugrunde. Während für zufällig paarende Populationen l Loci, r Allele und m Genome sowie Koppelung berücksichtigt wurden, bezogen sich die Untersuchungen bei absoluter und partieller Selbstung lediglich auf den monogenen Fall mit 2 Allelen unter Berücksichtigung der doppelten Reduktion. Der Einfluß der Selektion wurde an Populationen mit zufälliger Paarung und bei Vorliegen von

absoluter Selbstbestäubung nur für einige Grenzfälle untersucht.

Die in den einzelnen Untersuchungen notwendigen begrenzenden Annahmen sind zum Teil dadurch bedingt, daß die mathematische Beschreibung des Problems mit Berücksichtigung einer zunehmenden Zahl von biologischen Faktoren zunehmend schwieriger, wenn nicht unmöglich wird. Es scheint daher sinnvoll, komplexere Situationen mit Hilfe eines Digital-Computers zu analysieren. Im folgenden sollen daher entsprechend der Zielsetzung dieser Arbeit weitere Wechselwirkungen zwischen den einzelnen wirksamen Faktoren in einer Population iterativ simuliert werden. Hierfür stand ein Computer CD-3300 im Rechenzentrum der Universität Tübingen zur Verfügung.

Selektion in tetraploiden Populationen mit partieller Selbstung

1. Nomenklatur

Im Verlauf der Untersuchungen werden Symbole mit folgenden Bedeutungen benutzt:

$f_i^n = f_i^n(A^{2m-i+1} a^{i-1})$: Frequenz des i . Genotyps (Adulten) in der n . Generation, $\sum f_i^n = 1.0$,

$Z_i^{n+1} = Z_i^{n+1}(A^{2m-i+1} a^{i-1})$: Zygotenhäufigkeit des i . Genotyps in der $n+1$. Generation; $i = 1, 2, \dots, 2m+1$, m = Anzahl Genome in der Gamete,

$p^n = p^n(A)$ } Frequenzen der Allele A bzw. a in
 $q^n = q^n(a)$ } der n . Generation, $p^n + q^n = 1.0$

$x^n = x^n(AA)$ } Frequenzen der Gameten in der
 $y^n = y^n(Aa)$ } n . Generation,
 $z^n = z^n(aa)$ }

w_i : Fitness des i . Genotyps (zygotische Fitness),
 $\bar{W}^n = \sum w_i f_i$: Populationsfitness in der n . Generation,

S_i : Selbstungsrate des i . Genotyps,

$T_i = (1 - S_i)$: Fremdbestäubungsrate des i . Genotyps,

R = doppelte Reduktion (Grenzwert für Chromosomenspaltung: $R = 0$, Grenzwert für Chromatidenspaltung: $R = 1/7$).

2. Das Modell

Vor Ableitung der Rekurrenzformeln für ein Modell mit zygotischer Selektion und partieller Selbstbestäubung sei das Selektionsschema anhand der Abb. 1 erläutert:

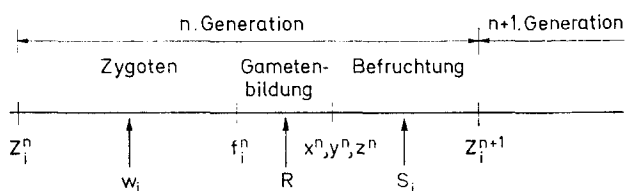


Abb. 1. Selektionsschema. Erläuterungen im Text

Ausgehend von einer Zygotenpopulation (Z_i^n) wird während des Heranwachsens zu Adulten (f_i^n) die Selektion (w_i) wirksam. In den geschlechtsreifen Adulten werden unter dem Einfluß der doppelten Reduktion (R) Gameten (x^n, y^n und z^n) gebildet, die entsprechend dem Paarungsmodus (S_i) die Zygoten der $n + 1$. Generation (Z_i^{n+1}) bilden.

Auf Grund dieses Modells ergibt sich folgende rekurrente Beziehung zweier aufeinanderfolgender Generationen:

Die Häufigkeit der Adulten nach Beendigung der Selektion ist

$$f_i^n = Z_i^n w_i / \bar{W}^n; \bar{W}^n = \sum_{i=1}^5 Z_i^n w_i. \quad (1.1)$$

Die Adulten bilden Gameten in Abhängigkeit von der Reduktionsrate R :

$$\left. \begin{aligned} x^n &= f_1^n + f_2^n \frac{1}{4} (2 + R) + f_3^n \frac{1}{6} (1 + 2R) + f_4^n \frac{1}{4} R \\ y^n &= f_2^n \frac{1}{4} (2 - 2R) + f_3^n \frac{1}{6} (4 - 4R) + f_4^n (2 - 2R) \frac{1}{4} \\ z^n &= f_2^n \frac{1}{4} R + f_3^n \frac{1}{6} (1 + 2R) + f_4^n \frac{1}{4} (2 + R) + f_5^n. \end{aligned} \right\} (1.2)$$

Über die Bedeutung der Reduktionsrate für die Gametenbildung ist von Mather (1935, 1936), Haldane (1930) gearbeitet und von Little (1945, 1958) und Seyffert (1960) zusammenfassend berichtet worden. Setzen wir

$$\left. \begin{aligned} F_1 &= \frac{1}{4} (2 + R); \quad F_2 = \frac{1}{6} (1 + 2R); \quad F_3 = \frac{1}{4} R \\ F_4 &= \frac{1}{4} (2 - 2R); \quad F_5 = \frac{1}{6} (4 - 4R), \end{aligned} \right\} (1.3)$$

so lassen sich die Formeln 1.2 vereinfachen:

$$\left. \begin{aligned} x^n &= f_1^n + f_2^n F_1 + f_3^n F_2 + f_4^n F_3 \\ y^n &= f_2^n F_4 + f_3^n F_5 + f_4^n F_4 \\ z^n &= f_2^n F_3 + f_3^n F_2 + f_4^n F_1 + f_5^n. \end{aligned} \right\} (1.4)$$

Für $R = 0$ (Grenzfall der Chromosomenspaltung) werden die Formeln (1.3) zu

$$F_1 = 1/2, \quad F_2 = 1/6, \quad F_3 = 0, \quad F_4 = 1/2, \quad F_5 = 2/3 \quad (1.3a)$$

und damit die Formeln (1.4) zu

$$\left. \begin{aligned} x^n &= f_1^n + \frac{1}{2} f_2^n + \frac{1}{6} f_3^n \\ y^n &= \frac{1}{2} f_2^n + \frac{2}{3} f_3^n + \frac{1}{2} f_4^n \\ z^n &= \frac{1}{6} f_3^n + \frac{1}{2} f_4^n + f_5^n. \end{aligned} \right\} (1.4a)$$

Der Anteil der Zygoten, die durch Selbstung der Elterpflanzen entstehen, ist abhängig vom Ausmaß der Selbstbefruchtung (S_i). Es soll zunächst ange-

nommen werden, daß kein Unterschied in den Selbstungsraten der einzelnen Genotypen besteht. Dann ist $S_i = S$ und die Häufigkeit der Zygoten aus Selbstbefruchtung (ZS_i^{n+1}). Da in allen Modellen die Zygotenhäufigkeit der $n + 1$. Generation aus den Adulten-Frequenzen der n . Generation berechnet wird, wird in den folgenden Ausführungen auf den Generationsindex verzichtet.

$$\left. \begin{aligned} ZS_1 &= S [f_1 + f_2 (F_1)^2 + f_3 (F_2)^2 + f_4 (F_3)^2] \\ ZS_2 &= 2S [f_2 F_1 F_4 + f_3 F_5 F_2 + f_4 F_3 F_4] \\ ZS_3 &= S [f_2 (2F_1 F_3 + (F_4)^2) + f_3 (2(F_2)^2 + (F_5)^2) \\ &\quad + f_4 (2F_3 F_1 + (F_4)^2)] \\ ZS_4 &= 2S [f_2 F_3 F_4 + f_3 F_2 F_5 + f_4 F_1 F_4] \\ ZS_5 &= S [f_2 (F_3)^2 + f_3 (F_2)^2 + f_4 (F_1)^2 + f_5]. \end{aligned} \right\} (1.5)$$

Der Anteil der Zygoten aus Fremdbefruchtung (ZT_i^{n+1}) ist:

$$\left. \begin{aligned} ZT_1 &= T (f_1 + f_2 F_1 + f_3 F_2 + f_4 F_3)^2 \\ ZT_2 &= 2T (f_1 + f_2 F_1 + f_3 F_2 + f_4 F_3) (f_2 F_4 \\ &\quad + f_3 F_5 + f_4 F_4) \\ ZT_3 &= T [(f_2 F_4 + f_3 F_5 + f_4 F_4)^2 + 2(f_1 + f_2 F_1 \\ &\quad + f_3 F_2 + f_4 F_3) (f_2 F_3 + f_3 F_2 + f_4 F_1 + f_5)] \\ ZT_4 &= 2T (f_2 F_3 + f_3 F_2 + f_4 F_1 + f_5) (f_2 F_4 \\ &\quad + f_3 F_5 + f_4 F_4) \\ ZT_5 &= T (f_2 F_3 + f_3 F_2 + f_4 F_1 + f_5)^2 \end{aligned} \right\} (1.6)$$

Setzen wir in die Formeln (1.6) die Ausdrücke für x, y, z nach Gleichungen (1.4) ein, so ergibt sich

$$\left. \begin{aligned} ZT_1 &= T x^2 \\ ZT_2 &= 2 T x y \\ ZT_3 &= T (y^2 + 2 x z) \\ ZT_4 &= 2 T y z \\ ZT_5 &= T z^2 \end{aligned} \right\} (1.7)$$

Für den Extremfall der zufälligen Paarung ($T = 1, S = 0$) werden die Gleichungen (1.5) gleich 0, und die in (1.7) aufgeführten Ausdrücke entsprechen den unter diesen Bedingungen erwarteten Frequenzen der Zygoten (Li, 1967).

Die Summe der Zygoten aus Selbstung und Fremdbestäubung ergibt die Gesamthäufigkeit der Zygoten in der $n + 1$. Generation.

$$Z_i = ZT_i + ZS_i \quad (1.8)$$

3. Durchführung und Ergebnisse der Iteration

Die Lage des Gleichgewichts wurde unter Anwendung der oben entwickelten Rekurrenzformeln mit Hilfe eines Computers bestimmt. Dabei gingen wir von Populationen willkürlicher Zusammensetzung aus, auf die innerhalb eines Generationszyklus entsprechend Abb. 1 die einzelnen Faktoren einwirkten.

Das Gleichgewicht wurde auf Grund der Definition

$$\Delta Z_i = Z_i^{n+1} - Z_i^n = 0 \quad (1.9)$$

ermittelt und als erreicht angesehen, wenn Bedingung (1.9) bei Berücksichtigung von 6 Dezimalstellen erfüllt war. In einzelnen besonderen Fällen wurden weitere Dezimalen berücksichtigt.

Die Kombinationsmöglichkeit von R -, W - und S -Werten ist unbegrenzt. Bei den Iterationen wurden daher nur besondere Fälle ausgewählt, um die Wirkungsweise der einzelnen Faktoren bzw. deren Interaktionen herauszuarbeiten. Dabei fanden für die doppelte Reduktion die Grenzwerte $R = 0$ und $R = 1/7$ Berücksichtigung. Für die Selbstungsrate S wurden in der Regel die Werte 0, 0.5, 0.75, 0.9 und 1.0 angenommen und, wenn notwendig, weitere Zwischenwerte herangezogen. Die ausgewählten Kombinationen der w_i -Werte sind in den folgenden einzelnen Abschnitten aufgeführt.

Das Zygotengleichgewicht schließt ein Gleichgewicht in der Gametenpopulation ein. Gametenpopulationen bzw. ihr „Weg zum Gleichgewicht“ lassen sich entsprechend diploiden Populationen übersichtlich in einem de Finetti-Dreieck darstellen (Abb. 2). Für tetraploide Zygotenpopulationen mit jeweils 5 Genotypen ist dieses nicht in gleicher Weise möglich. Aus diesem Grund wird bei der Darstellung der gewonnenen Resultate auf Gametenpopulationen Bezug genommen.

a) Ohne Selektion

In Abwesenheit von Selektion ($w_1 = w_2 = w_3 = w_4 = w_5 = 1.0$) ist die Zusammensetzung der

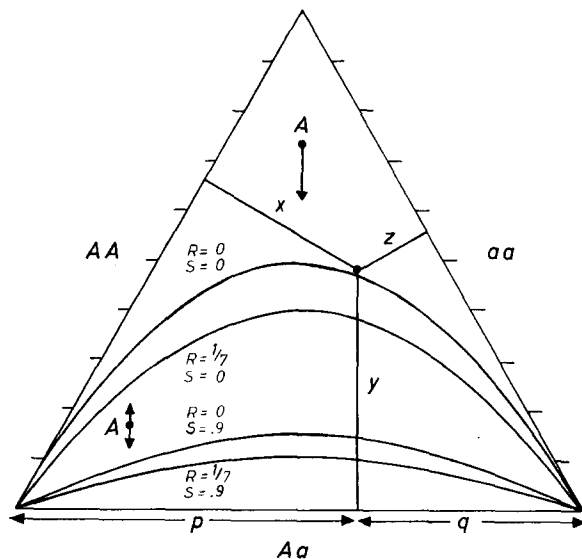


Abb. 2. In einem de Finetti-Dreieck werden die Gameten-Häufigkeiten einer tetraploiden Population durch einen Punkt dargestellt. Die Senkrechten von diesem Punkt auf die Seiten entsprechen den Gametenfrequenzen x , y , z . In Abwesenheit von Selektion liegen alle möglichen Gleichgewichtspopulationen auf einer Parabel, deren Verlauf von der Selbstungsrate (S) und der doppelten Reduktion (R) bestimmt wird

Gleichgewichtspopulation unter anderem abhängig von der Zusammensetzung der Ausgangspopulation und damit von der Genfrequenz p . Für gleiche Selbstbestäubungs- und Rekombinationswerte liegen alle möglichen Gleichgewichtspopulationen auf einer Parabel (Abb. 2). Mit zunehmender Selbstungsrate verflachen die Parabeln, der Anteil der Homozygoten nimmt auf Kosten der heterozygoten Gameten zu. Für den Grenzfall, $S = 1.0$, liegen alle Populationen auf der Grundlinie des Dreiecks.

In gleicher Richtung wie die Selbstung wirkt die doppelte Reduktion. Dabei ist zu beachten, daß die Wirkung der doppelten Reduktion ($R = 1/7$) auf die Gametenfrequenzen in tetraploiden Populationen derjenigen einer Selbstungsrate von $S = 0.5$ entspricht. Der „Weg“ einer Population von einem beliebigen Ausgangspunkt führt senkrecht zum Gleichgewichtspunkt. Dabei bleibt das Verhältnis von $p:q = \text{konstant}$.

b) Asymmetrische Selektion

Asymmetrische Selektion liegt dann vor, wenn auf bzw. gegen die Träger eines Allels selektiert wird. In Abhängigkeit vom Ausmaß der Dominanz von A über a können folgende Selektionsmuster angenommen werden, wobei $w_1 = 1.0$ ist:

$$\begin{aligned} w_1 = w_2 = w_3 = w_4 > w_5, \\ w_1 = w_2 = w_3 > w_4 = w_5, \\ w_1 = w_2 > w_3 = w_4 = w_5, \\ w_1 > w_2 = w_3 = w_4 = w_5, \\ w_1 > w_2 > w_3 > w_4 = w_5. \end{aligned}$$

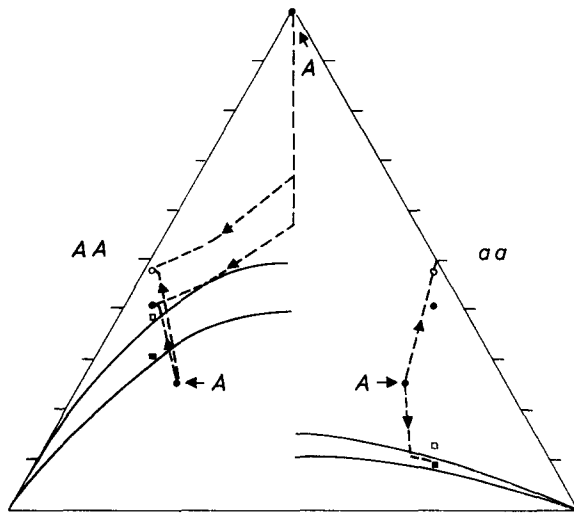
In allen diesen Fällen werden mit den Genotypen Allele (in diesem Fall a) selektioniert und die Population wird in einem Endpunkt fixiert. In diesem trivialen Gleichgewicht sind nur noch AA -Gameten und damit lediglich A^4 -Genotypen existent. Selbstungsrate ($S < 1.0$) und Chromatidenspaltung haben keinen Einfluß auf die Lage des Gleichgewichts und beeinflussen nur die Näherungsgeschwindigkeit (siehe Abschnitt f).

Asymmetrische Selektion liegt auch dann vor, wenn Triplex Typen (A^3a) oder Simplex Typen (Aa^3) einen Selektionsvorteil bzw. Selektionsnachteil haben:

$$\begin{aligned} 1.0 = w_2 > w_1 = w_3 = w_4 = w_5 \\ w_2 < w_1 = w_3 = w_4 = w_5 = 1.0. \end{aligned}$$

Bei Annahme von Selektion gegen den Triplex- oder Simplex-Typ geht die Population wie im vorangegangenen Selektionsmuster zur Fixierung in a^4 - bzw. A^4 -Genotypen.

Anders verhalten sich dagegen Populationen mit einem Selektionsvorteil der Triplex- (A^3a) bzw. Simplex-Typen (Aa^3). Unter diesen Selektionsbedingungen gelangen die Populationen zu einem stabilen Gleichgewicht („side point“), das unabhängig von der genetischen Zusammensetzung der Ausgangspopulation ist und das ein Verhältnis von $p:q = 0.75:0.25$ ($w_2 = 1.0$) bzw. $p:q = 0.25:0.75$ ($w_4 = 1.0$) kenn-



- Linke Hälfte $S = 0$
- $R = 0$ } $w_1 = w_2 = w_3 = w_5 = 0.1; w_4 = 1.0$
 - $R = 1/7$ }
 - $R = 0$ } $w_1 = w_2 = w_3 = w_5 = 0.9; w_4 = 1.0$
 - $R = 1/7$ }
- Rechte Hälfte $S = 0.9$
- $R = 0$ } $w_1 = w_3 = w_4 = w_5 = 0.1; w_2 = 1.0$
 - $R = 1/7$ }
 - $R = 0$ } $w_1 = w_3 = w_4 = w_5 = 0.9; w_2 = 1.0$
 - $R = 1/7$ }

Abb. 3. Lage der Gleichgewichte von Gametenpopulationen bei Selektionsvorteil der (A^3a) - bzw. (Aa^3) -Typen. Die gestrichelten Linien zeigen Beispiele für den „Weg“ von der Ausgangspopulation A zum Gleichgewichtspunkt. Zum Vergleich sind die Gleichgewichtsparabeln bei Abwesenheit von Selektion eingezeichnet

zeichnet. Dabei ist die Intensität der Selektion und das Ausmaß der Selbstung ($S < 1.0$) sowie der doppelten Reduktion ohne Einfluß auf die Genfrequenz. Die Gameten- und Zygotenfrequenzen werden jedoch in erheblichem Maß durch diese Faktoren beeinflusst.

In Abbildung 3 sind aus Gründen der Übersichtlichkeit nur einige der simulierten Bedingungen für Gametengleichgewichte aufgeführt. In der linken Hälfte des Dreiecks ist zufällige Paarung ($S = 0$) und in der rechten Hälfte partielle Selbstung ($S = 0.9$) berücksichtigt worden. Zum Vergleich wurden die jeweiligen Gleichgewichtsparabeln für $R = 0$ bzw. $R = 1/7$ ohne Selektion eingezeichnet. Aus der Abbildung wird deutlich, daß ein Selektionsvorteil der A^3a - bzw. Aa^3 -Typen eine Erhöhung der Frequenz heterozygoter Gameten bewirkt. Dieser Einfluß wird um so größer, je höher die Selbstbefruchtungsrate in der Population ist (vgl. rechte und linke Hälfte). Oder bei Betrachtung des Ergebnisses unter anderem Blickwinkel: je größer der Selektionsvorteil der Simplex- bzw. Triplex-Typen ist, desto geringer wird

der Einfluß der Selbstungsrate auf die genotypische Variabilität der Gameten. Doppelte Reduktion vermindert den Anteil der Aa -Gameten.

c) Symmetrische Selektion (Selektionen gegen/auf Duplex-Typen)

Folgende Selektionsmuster können hier zusammengefaßt werden:

Selektion gegen den Duplex-Typ

$$w_3 < w_1 = w_2 = w_4 = w_5 = 1.0$$

$$w_3 < w_2 = w_4 < w_1 = w_5 = 1.0$$

sowie Selektion auf den Duplex-Typ (Heterosis)

$$w_3 = 1.0 > w_1 = w_2 = w_4 = w_5$$

$$w_3 = 1.0 > w_2 = w_4 > w_1 = w_5$$

Bei Selektion gegen Duplex-Typen werden in jeder Generation A -Allele und a -Allele in gleichem Ausmaß aus der Population eliminiert. Die Population geht zur Fixierung (Abb. 4). Hier entscheidet jedoch die Genfrequenz der Ausgangspopulation, in welchem Endpunkt die Population fixiert wird. Ist $p > q$, so wird die Gleichgewichtspopulation nur aus A^4 -Typen bestehen und umgekehrt. Beide Endpunkte sind stabil. Die Intensität der Selektion, doppelte Reduktion und Selbstungsrate haben lediglich einen Einfluß auf den „Weg“ der Population zum Endpunkt und damit auf die benötigte Generationenzahl bis zur Einstellung des Equilibriums.

Ein besonderer Fall ergibt sich für $p = q$ in der Ausgangssituation. Diese ermöglicht labile zentrale Gleichgewichte (Abb. 4). Die Gametenfrequenzen

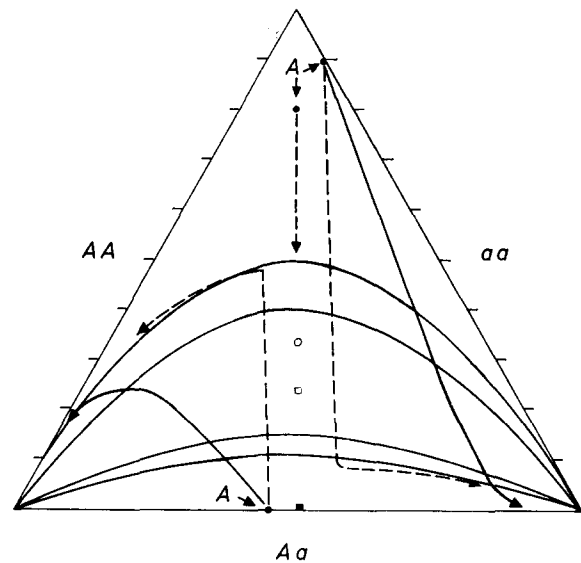


Abb. 4. Wege von Gametenpopulationen zum Gleichgewicht bei Selektionsnachteil der Duplex Typen (A^2a^2), $w_3 < w_1 = w_2 = w_4 = w_5 = 1.0$. $\cdots \rightarrow$: $w_3 = 0.9$, \rightarrow : $w_3 = 0.1$.

Linke Hälfte: $S = 0$, rechte Hälfte: $S = 0.9$, Mitte: labile Gleichgewichte für $S = 0$, $R = 0$, $w_3 = 0.1$: ○, $w_3 = 0.9$: □. Die ausgefüllten Zeichen stehen für die Bedingung: $R = 1/7$. Zum Vergleich sind die Gleichgewichtsparabeln ohne Selektion eingezeichnet

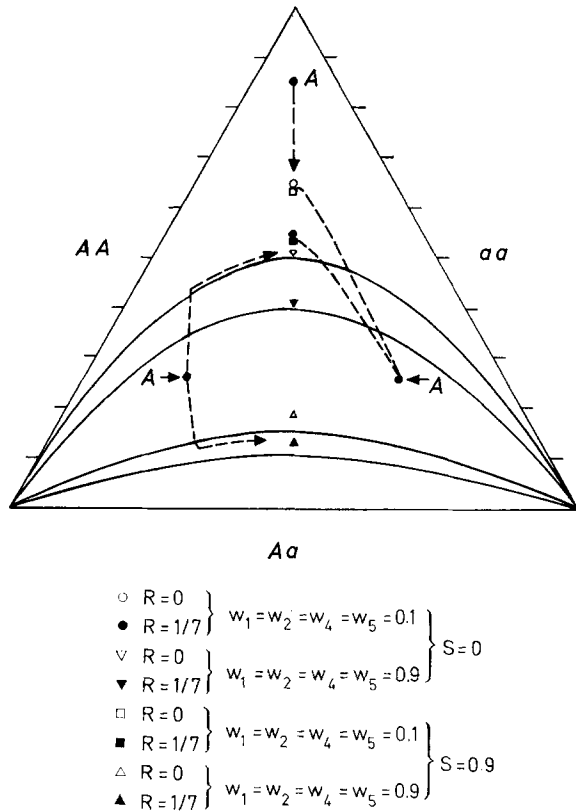


Abb. 5. Lage der Gleichgewichte von Gametenpopulationen bei Selektionsvorteil der Duplextypen (A^2a^2), $w_3 = 1.0$. Die gestrichelten Linien zeigen Beispiele für den Weg einer Population vom Ausgangspunkt (A) bis zum Gleichgewicht. Zum Vergleich sind die Gleichgewichtsparabeln ohne Selektion eingezeichnet

werden durch w , S und R bestimmt. Liegt hinsichtlich der Fitness-Werte Heterosis vor, so wird ein stabiles Gleichgewicht ermöglicht, für das $p = q$ ist. Die Häufigkeiten der Gameten werden jedoch von den Interaktionen der hier berücksichtigten Parameter bestimmt (Abb. 5). Im Prinzip gelten die gleichen Tendenzen wie bei Selektionsvorteil eines Simplex-Typs. Mit zunehmenden Differenzen zwischen den Fitness-Werten wird der Einfluß der Selbstungsrate auf die Zusammensetzung der Population geringer.

d) Symmetrische Selektion (Selektion gegen/auf Simplex- und Triplex-Typen)

Unter diesem Gesichtspunkt kann eine ganze Reihe von Selektionsmodellen zusammengefaßt werden, die große Unterschiede im Hinblick auf die Lage der Gleichgewichte zeigen. Es sei zunächst wie in Abschnitt c ein Selektionsvorteil von A^2a^2 angenommen, wobei aber die (A^3a)- und (Aa^3)-Typen eine geringere Fitness aufweisen als (A^1) und (a^4). Es sei also

$$w_3 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_2 = w_4.$$

In Abbildung 6 sind die Ergebnisse bei relativ geringen Fitnessdifferenzen zwischen den Genotypen

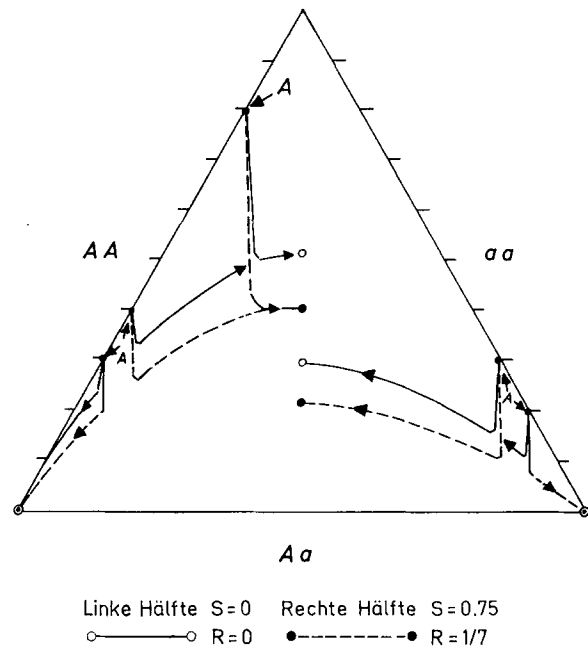


Abb. 6. Lage der Gleichgewichte von Gametenpopulationen sowie deren Weg zum Gleichgewicht bei Selektionsvorteil der Duplextypen und geringen Fitness-Differenzen zwischen A^4 und A^3a :

$$w_1 = 0.9, w_2 = 0.8, w_3 = 1.0, w_4 = 0.8, w_5 = 0.9$$

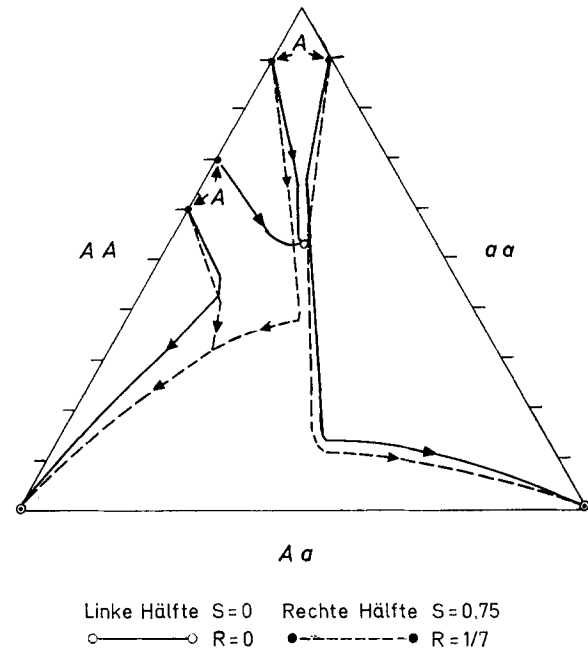


Abb. 7. Lage der Gleichgewichte von Gametenpopulationen sowie deren Weg zum Gleichgewicht bei Selektionsvorteil der Duplextypen und großen Fitness-Differenzen zwischen A^4 und A^3a :

$$w_1 = 0.9, w_2 = 0, w_3 = 1.0, w_4 = 0, w_5 = 0.9$$

($w_1 = w_5 = 0.9$, $w_2 = w_4 = 0.8$) und in Abbildung 7 bei großen Differenzen ($w_1 = w_5 = 0.9$, $w_2 = w_4 = 0$) aufgetragen. Wiederum werden die de Finetti-Dreiecke in zwei Hälften unterteilt, um den Einfluß der Inzucht ($S = 0$ gegenüber $S = 0.75$) übersichtlich darstellen zu können.

Gegenüber den bisherigen Modellen wird aus beiden Abbildungen deutlich, daß die Lage des Gleichgewichtes prinzipiell nicht mehr unabhängig von der Genfrequenz der Ausgangspopulation ist. In Abhängigkeit von der Relation der Fitnesswerte geht ein Teil der Populationen zur Fixierung, der andere zu einem zentralen Gleichgewicht (vgl. Abb. 6 u. 7, $S = 0$). Beide Gleichgewichte sind unter den obigen Bedingungen stabil. Zwischen diesen ist ein instabiles Gleichgewicht (side point) möglich (vgl. L ~ 1967), das für ein Fitnessverhältnis von $w_1 : w_2 = 0.9 : 0.8$ bei einem p -Wert $0.2 > p > 0.15$ liegen muß. Mit Hilfe der Iterationen ist es kaum möglich, ein labiles Gleichgewicht genau zu bestimmen, wenn es sich nicht um den Zentralpunkt handelt (siehe Abschnitt c).

Allgemein gilt auch für dieses Selektionsmuster, daß durch Inzucht und doppelte Reduktion der Anteil heterozygoter Gameten vermindert wird. Eine besondere Bedeutung hat dagegen die Inzucht unter diesen Bedingungen für die Erhaltung eines stabilen Polymorphismus (Abb. 6). Bei zufälliger Paarung und $w_1 : w_2 = 0.9 : 0.8$, $w_3 = 1.0$ wandern die Populationen bei Chromosomen- und Chromatidenspaltung zur Fixierung, wenn in der Ausgangspopulation $0.85 < p < 0.15$ ist. Eine Selbstungsrate von z. B. 0.75 ermöglicht jedoch bei gleichen Ausgangswerten ein stabiles Gleichgewicht in einem der auf der Mittelsenkrechten gelegenen Zentralpunkte. Dasselbe Gleichgewicht wird jetzt auch dann noch erreicht, wenn die Häufigkeit $p = 0.1$ ist. Die doppelte Reduktion wirkt als Antagonist zur Selbstung, die bei der Ausgangsfrequenz von $p = 0.9$ und $S = 0.75$ kein Zentralgleichgewicht mehr zuläßt, sondern die Population zur Fixierung drängt.

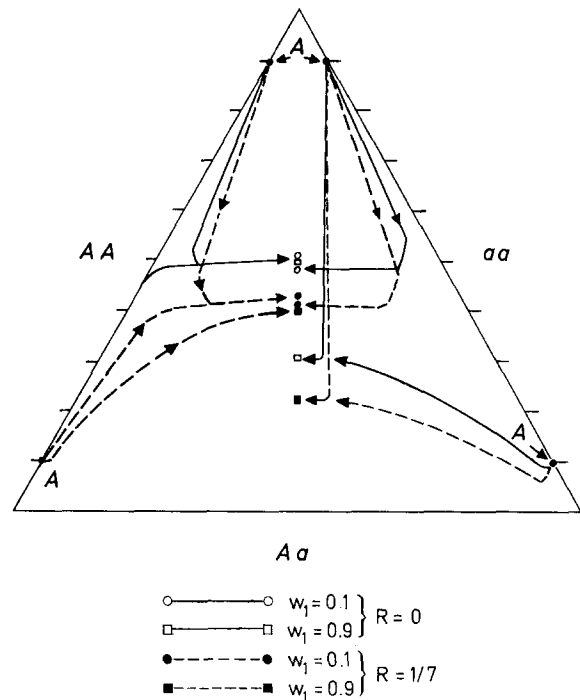
Mit zunehmender Selektionsintensität gegen (A^3a) und (Aa^3) verändert sich das Bild (Abb. 7).

Ist z. B. die Fitness $w_2 = w_4 = 0$, so kann sogar von Populationen mit einem Ausgangswert von $p \sim 0.5$ und zufälliger Paarung nur dann ein zentrales Gleichgewicht erreicht werden, wenn Chromosomen-spaltung vorliegt (Abb. 7, links). In Wechselwirkung mit starker Selektion kann hier auch Inzucht ($S = 0.75$) keinen Polymorphismus in der Population mehr erhalten (Abb. 7, rechts).

Bei Selektionsvorteil der Simplex- und Triplex-Typen nach dem Modell

$$w_2 = w_4 = 1.0 > w_1 = w_5 = w_3$$

stellt sich stets ein zentrales stabiles Gleichgewicht ein. Als Beispiel ist in Abbildung 8 $w_1 = w_5 = w_3 = 0.1$ bzw. 0.9 gewählt worden. In der Tendenz ergeben sich die gleichen Ergebnisse wie bei Annahme



Linke Hälfte $S=0$ Rechte Hälfte $S=0.75$

Abb. 8. Lage des Gametengleichgewichts und „Weg“ vom Ausgangspunkt (A) zum Gleichgewicht bei Selektionsvorteil der A^3a - und Aa^3 -Typen:
 $w_2 = w_4 = 1.0 > w_1 = w_3 = w_5$

von Heterosis ($w_3 = 1.0$). Auch hier wird Inzucht bei Vorliegen starker Selektion nur wenig wirksam. Allgemein ist jedoch die Häufigkeit der Aa -Gameten bei Selektionsvorteil der A^2a^2 -Genotypen höher als im vorliegenden Modell. Ein von den bisherigen Modellen abweichendes Gleichgewichtsmuster wird durch die Fitnessrelationen

$$w_2 = w_4 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_3$$

bedingt (Abb. 9a). Für Fitnesswerte von $w_3 = 0$ liegen alle Gleichgewichtspunkte auf der Seite des Dreiecks. Zunehmende Werte von w_3 bewirken eine Verschiebung der Gleichgewichtslage zur Mittelsenkrechten hin bei gleichzeitiger Zunahme des Anteils von Aa -Gameten, bis die Populationen für $w_1 = w_5 = w_3$ zentral gelegen sind. Bei konstantem w_1 liegen alle Gleichgewichte für Werte von w_3 von 0 bis $w_1 = w_3$ auf einer Kurve, deren Verlauf durch den Wert von w_1 bestimmt wird. Die in Abbildung 9a eingezeichneten Kurven stellen diesen Sachverhalt dar und sind nicht wie bisher der „Weg“ einer Population zum Gleichgewicht.

Doppelte Reduktion vermindert auch hier den Anteil heterozygoter Gameten. Sie bewirkt darüber hinaus mit zunehmender Selektion gegen die Homozygoten eine Verschiebung des Gleichgewichts zum Zentralpunkt. Bereits bei einem Verhältnis von $w_1 : w_3 = 0.1 : 0$ stellt sich das Gleichgewicht bei

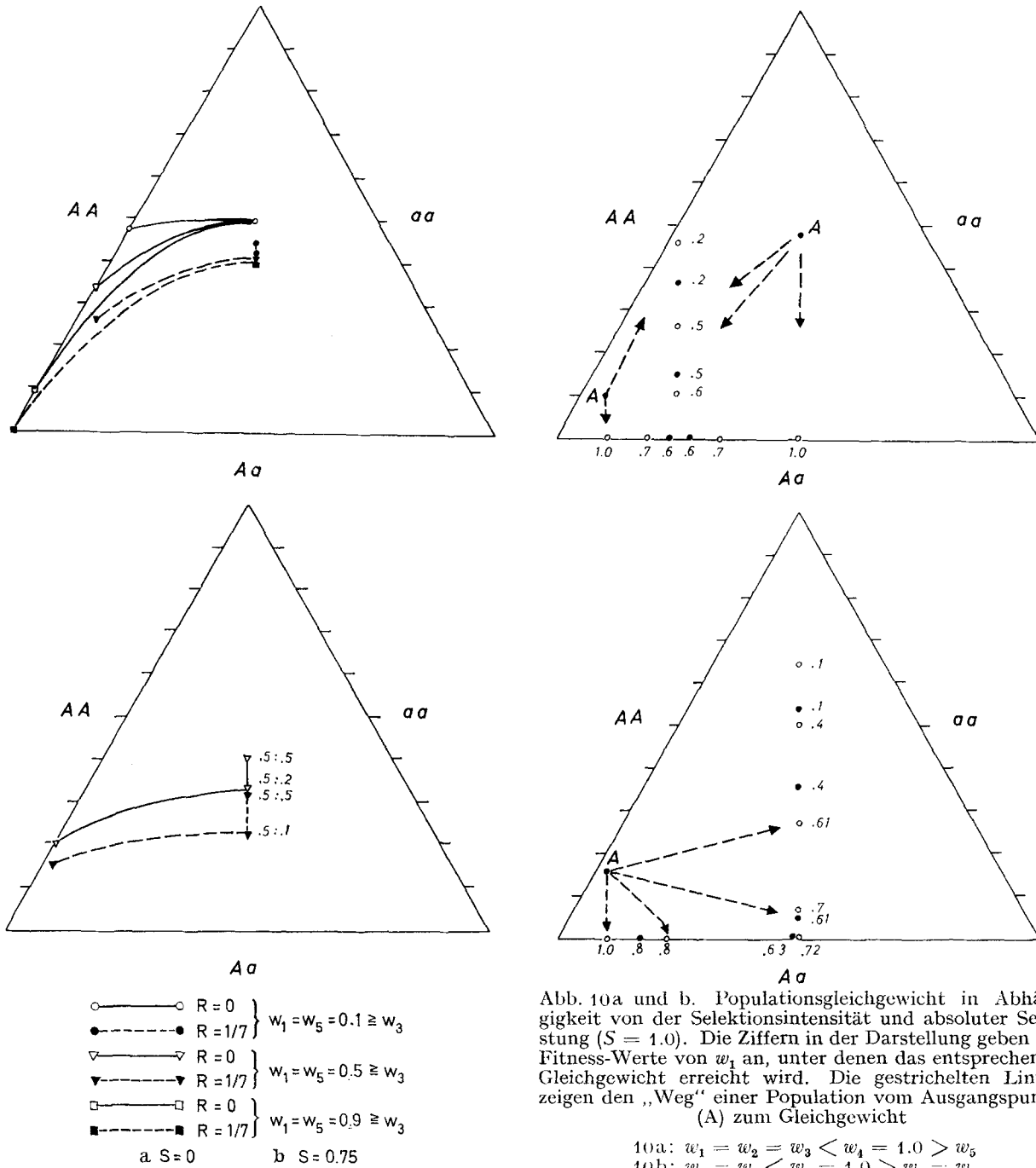


Abb. 9a und b. Bei Selektionsvorteil der A^2a - und Aa^2 -Typen ($w_2 = w_4 = 1.0$) ordnen sich die Gleichgewichte auf Kurven an, deren Verlauf von der Relation $w_1 = w_5 : w_3$ abhängig ist

$p = 0.5$ ein. Eine Verringerung der Selektion gegen w_3 erhöht dann lediglich den Anteil von Aa -Gameten, ohne das $p:q$ -Verhältnis zu ändern.

Inzucht wirkt in die gleiche Richtung wie doppelte Reduktion. In Abbildung 9b ist als Beispiel $w_1 = 0.5$ und w_3 als variabel angenommen worden. Bereits bei einem Verhältnis von $w_1 : w_3 = 0.5 : 0.1$

Abb. 10a und b. Populationsgleichgewicht in Abhängigkeit von der Selektionsintensität und absoluter Selbstung ($S = 1.0$). Die Ziffern in der Darstellung geben die Fitness-Werte von w_1 an, unter denen das entsprechende Gleichgewicht erreicht wird. Die gestrichelten Linien zeigen den „Weg“ einer Population vom Ausgangspunkt (A) zum Gleichgewicht

10a: $w_1 = w_2 = w_3 < w_4 = 1.0 > w_5$
 10b: $w_1 = w_2 < w_3 = 1.0 > w_4 = w_5$

ergeben sich Gleichgewichte mit einem p -Wert von 0.5. Die Lage der Gleichgewichte ist jetzt unabhängig von der Ausgangsfrequenz.

e) Spezialfall: $S = 1.0$

In den bisherigen Untersuchungen ist die absolute Selbstung ($S = 1.0$) als Extremfall ausgeklammert worden, um sie in diesem Abschnitt für alle Selektionsmodelle gemeinsam in Betracht ziehen zu können. Auf zwei Ergebnisse aus den vorstehenden Ab-

schnitten sei nochmals hingewiesen: 1. In Abwesenheit von Selektion findet unter dem Einfluß absoluter Selbstung jede Population ihr Gleichgewicht auf der Grundlinie des Dreiecks bei einem der Ausgangspopulation entsprechenden $p:q$ -Verhältnis. Die Gleichgewichtspopulation besteht unter diesen Bedingungen nur aus Homozygoten (A^1) und (a^1) in einem Verhältnis von $p:q$. 2. Unter allen Selektionsmodellen, die zu einem stabilen nicht trivialen Gleichgewicht führen, hat partielle Selbstung gleich welchen Ausmaßes bei Vorliegen starker Selektion nur einen geringen, mit abnehmendem Selektionsdruck aber steigenden Einfluß auf die Zusammensetzung der Population. Durch diese beiden Fakten wird die Lage des Gleichgewichts bei absoluter Selbstung in Interaktion mit der Selektion bestimmt. Die Zusammenhänge sollen an zwei Selektionsmustern erläutert werden. Wird z. B. das Gleichgewicht auf Grund der Fitnessrelationen in einem „side point“ eingestellt ($w_1 = w_2 = w_3 < w_4 = 1.0 > w_5$), so vermag selbst absolute Selbstung ($S = 1.0$) die Zusammensetzung der Gleichgewichtspopulation bei Vorliegen starker Selektion nur unwesentlich zu beeinflussen (vgl. Abb. 10 und Abb. 3). Mit abnehmendem Selektionsdruck wird der Einfluß der Inzucht stärker, was in einer zunehmenden Verringerung der Heterozygoten seinen Ausdruck findet (Abb. 10).

Bei einem bestimmten Verhältnis der Fitnesswerte zueinander sind keine Heterozygoten in der Gleichgewichtspopulation mehr möglich. Im vorliegenden Beispiel trifft das für Fitnesswerte von $w_4 = 1.0$, $w_1 = w_2 = w_3 = w_5 > 0.58$ im Falle der Chromatidenspaltung und für Werte > 0.64 bei Chromosomenpaltung zu. Bei kleineren Fitnessdifferenzen kommen alle Populationen zur Fixierung. Das Gleichgewicht ist nur dann von der Ausgangsfrequenz unabhängig, wenn es durch einen „side point“ charakterisiert ist. Liegt der Fixierungspunkt dagegen auf der Grundlinie des Dreiecks, so spielt die Ausgangsfrequenz eine entscheidende Rolle.

Entsprechende Tendenzen gelten auch für Selektionsmodelle (Abb. 10b), die z. B. zentralgelegene Gleichgewichte ermöglichen ($w_1 = w_2 < w_3 = 1.0 > w_4 = w_5$). Bei einem Selektionsvorteil von A^2a^2 und starker Selektion gegen alle anderen Genotypen wird auch hier, selbst unter absoluter Selbstung, die Erhaltung eines Polymorphismus ermöglicht. Erst mit nachlassendem Selektionsdruck nehmen die Aa -Gameten relativ ab, und die Populationen setzen sich schließlich nur noch aus den beiden homozygoten Genotypen zusammen. Für das vorliegende Selektionsmodell liegen die Grenzwerte etwa bei $w_1 = 0.72$ für die Chromosomenpaltung und $w_1 = 0.63$ für Chromatidenspaltung.

Diese Tendenzen gelten entsprechend, wenn das Gleichgewicht im Endpunkt eingestellt wird.

f) Die Näherungsgeschwindigkeit ans Gleichgewicht in Abhängigkeit von w_i , S und R

Als Maß für die „Geschwindigkeit“, mit der sich eine Population ihrem Gleichgewicht nähert, soll die Generationenzahl benutzt werden, die die Population bis zur Einstellung des Gleichgewichts benötigt. Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß in unseren Iterationen das Equilibrium dann als erreicht angesehen wurde, wenn die Veränderungen in den Genotypenfrequenzen von Generation zu Generation $< 10^{-6}$ waren. In Abwesenheit von Selektion ($w_i = 1.0$) wird mit zunehmender Selbstungsrate eine zunehmende Anzahl Generationen benötigt. Doppelte Reduktion wirkt in entgegengesetzter Richtung. Sie verringert die notwendige Generationenzahl. Dabei wird ihre relative Wirkung mit zunehmender Inzucht größer (Tab. 1). Diese Ergebnisse entsprechen denen von Bennett (1968).

Tabelle 1. Die Anzahl Generationen, die von einer Population mit der Ausgangsfrequenz $x = 0.1$, $y = 0.9$, $z = 0$ zur Einstellung des Gleichgewichts unter dem Einfluß von $w_i = 1.0$, partieller Selbstung und doppelter Reduktion (R) benötigt wird

S	$w_i = 1.0$	
	$R = 0$	$R = 1/7$
0.0	12	11
0.25	22	16
0.5	29	28
0.75	44	34
1.00	61	45

Werden jedoch in die Rekurrenzformeln Selektionsparameter eingeführt, so ändern sich diese Interaktionen. Allgemein kann festgestellt werden, daß unter dem Einfluß starker Selektion im Verhältnis weniger Zeit benötigt wird als bei geringen Unterschieden zwischen den Fitnesswerten.

Eine Vorstellung über den benötigten Zeitraum unter dem Einfluß verschiedener Selektionsmodelle vermittelt Tabelle 2.

Die absolut höchste Generationenzahl bis zur Einstellung des Gleichgewichts wurde bei Selektion gegen nur einen der homozygoten Genotypen ermittelt. Sie kann unter dem Einfluß von „random mating“ mehrere 10000 Generationen betragen. Aber auch in den anderen aufgeführten Selektionsmodellen werden bei Vorliegen geringer Selektionsunterschiede in der Regel mehrere hundert Generationen benötigt. Selbst unter Selektionsmustern, die letztlich zur Fixierung führen, kann damit ein Polymorphismus in Populationen für einen längeren Zeitraum aufrechterhalten werden.

Der von Bennett (1968) beschriebene Antagonismus zwischen Selbstungsrate und doppelter Reduktion wird in den von uns untersuchten Modellen aufgehoben. Aus den Tabellen wird deutlich, daß ein

Tabelle 2. Anzahl Generationen, die von einer Population mit der Ausgangsfrequenz $x = 0.1, y = 0.9, z = 0$ zur Einstellung des Gleichgewichts unter dem Einfluß verschiedener Selektionsmuster (w_i), partieller Selbstung (S) und doppelter Reduktion (R) benötigt werden

S	$w_1 = w_2 = w_3 = w_4 = 1.0$ $w_5 = 0.1$			
	$R = 0$	$R = 1/7$	$R = 0$	$R = 1/7$
0.0	>29000	>9000	>50000	>25000
0.25	1835	706	9022	3770
0.5	458	254	1948	1122
0.75	175	121	546	403
1.00	75	57	122	122

S	$w_1 = 1.0$ $w_2 = w_3 = w_4 = w_5 = 0.1$			
	$R = 0$	$R = 1/7$	$R = 0$	$R = 1/7$
0.0	11	11	188	169
0.25	11	10	167	157
0.5	10	10	152	144
0.75	10	10	142	135
1.00	10	10	119	118

S	$w_2 = 1.0$ $w_1 = w_3 = w_4 = w_5 = 0.1$			
	$R = 0$	$R = 1/7$	$R = 0$	$R = 1/7$
0.0	11	10	215	252
0.25	11	11	248	286
0.5	9	10	317	357
0.75	10	11	464	566
1.00	9	10	81	61

S	$w_3 = 1.0$ $w_1 = w_2 = w_4 = w_5 = 0.1$			
	$R = 0$	$R = 1/7$	$R = 0$	$R = 1/7$
0.0	9	8	188	193
0.25	7	9	193	232
0.5	9	9	228	251
0.75	9	10	289	320
1.00	9	10	94	66

S	$w_3 = 1.0$ $w_1 = w_5 = 0.9, w_2 = w_4 = 0.1$			
	$R = 0$	$R = 1/7$	$R = 0$	$R = 1/7$
0.0	55	73	166	235
0.25	64	55	224	325
0.5	60	62	383	626
0.75	97	100	911	1726
1.00	32	24	67	51

S	$w_3 = 1.0$ $w_1 = w_5 = 0.9, w_3 = 0.1$			
	$R = 0$	$R = 1/7$	$R = 0$	$R = 1/7$
0.0	100	222	244	351
0.25	363	80	337	516
0.5	71	50	577	925
0.75	49	54	1776	3089
1.00	28	26	71	56

solcher Antagonismus lediglich für den von Bennett untersuchten Spezialfall, $w_i = 1.0$, besteht. In Selektionsmodellen verstärken sich jedoch die Wirkungen von doppelter Reduktion und Selbstung.

Eine Ausnahme bilden die Selektionsmuster, in denen

$$w_3 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_2 = w_4$$

bzw.

$$w_2 = w_4 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_3$$

ist. Hier sind zumindest für starke Fitnessdifferenzen keine eindeutigen Tendenzen nachzuweisen.

Ebenso müssen Populationen mit absoluter Selbstbefruchtung ($S = 1.0$) einer besonderen Betrachtung unterzogen werden. In allen untersuchten Fällen wird unter dieser Bedingung die geringste Generationszahl benötigt. Die absolute Anzahl Generationen, die bis zur Einstellung des Gleichgewichts benötigt wird, hängt darüber hinaus von der Zusammensetzung der Ausgangspopulationen ab. Eine Änderung der Rangfolge ergibt sich jedoch nicht.

g) Der Einfluß von Selektion, Selbstung und doppelter Reduktion auf die Populationsfitness \bar{W}

Die Populationsfitness $\bar{W}^n = \sum f_i^n w_i^n$ ist auf dem Weg zum Gleichgewicht einer Population einer ständigen Änderung unterworfen, bis sie im Gleichgewicht einen konstanten Wert annimmt. Die Populationsfitness wird von der Relation der Fitnesswerte zueinander bestimmt. Es kann allgemein festgestellt werden, daß \bar{W} um so kleiner wird, je geringer die Fitness der im Gleichgewicht existierenden Genotypen ist.

In den meisten Selektionsmodellen, die in dieser Arbeit untersucht wurden, wirken sowohl Inzucht als auch doppelte Reduktion vermindern auf die Populationsfitness ein. Eine Ausnahme bilden diejenigen Modelle, die zur Fixierung in einem Endpunkt führen. Hier haben beide Faktoren nur einen Einfluß

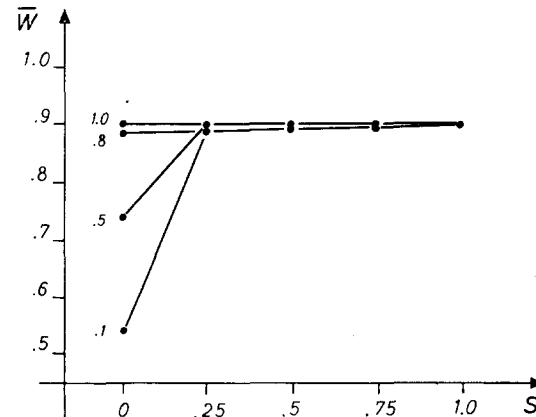


Abb. 11. Abhängigkeit der Populationsfitness \bar{W} von der Selbstungsrate, wenn $w_3 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_2 = w_4$ ist, für Werte von $w_1 = w_5 = 0.1, 0.5, 0.8$ und 1.0

auf die Näherungsgeschwindigkeit. Eine weitere Abweichung von der Regel ergibt sich für den Fall $w_3 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_2 = w_4$. Hier führt partielle Selbstung ausnahmsweise zu einer Zunahme von \bar{W} . Dies gilt vor allem dann, wenn die Differenz zwischen $w_1 = w_5$ und $w_2 = w_4$ groß ist (Abb. 11).

Zusammenfassung

Im ersten Teil dieser Arbeit wurden die Interaktionen zwischen Selbstungsrate, doppelter Reduktion und Selektion hinsichtlich der genetischen Variabilität von Gleichgewichtspopulationen untersucht. Aus der theoretisch unendlichen Zahl der Kombinationsmöglichkeiten dieser Faktoren wurden einige typische Kombinationen ausgewählt und an diesen die Wirkung der einzelnen Faktoren und deren Interaktionen beschrieben. Die wesentlichen Ergebnisse sind folgende:

1. Unter dem Einfluß von Selektion, zufälliger Paarung und Chromosomenspaltung wird das Gleichgewicht der Populationen je nach Selektionsmuster durch einen der Zentralpunkte ($p = 0.5$), einen der Seitenpunkte ($p = 0.25$ bzw. $p = 0.75$) oder durch einen Endpunkt ($p = 0$ bzw. $p = 1.0$) charakterisiert. Doppelte Reduktion und Selbstung ($S < 1.0$) beeinflussen das Verhältnis der Gameten derart, daß beide Faktoren jeweils eine Verminderung der Heterozygoten bedingen, die Relation von $p:q$ jedoch nicht verändern. Der die Heterozygotenfrequenzen reduzierende Einfluß der Inzucht und doppelten Reduktion wird jedoch mit zunehmendem Selektionsdruck geringer. Hierdurch wird trotz hoher Selbstungsrate einschließlich absoluter Selbstung die Erhaltung der Heterozygoten in einer Population ermöglicht.

2. Darüber hinaus können Selbstung und doppelte Reduktion jedoch bewirken, daß Populationen anstelle eines nicht trivialen Gleichgewichts eine Fixierung im Endpunkt erfahren oder aber anstelle einer Fixierung ein stabiles nicht triviales Gleichgewicht erreichen. Fitnessrelationen von $w_2 = w_4 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_3$ führen zu von der Regel abweichenden Gleichgewichtslagen.

3. In Abwesenheit von Selektion wirken Selbstung und doppelte Reduktion als Antagonisten in der Weise, daß Selbstung die Näherungsgeschwindigkeit an das Gleichgewicht verlangsamt und doppelte Reduktion sie beschleunigt. In den berücksichtigten Selektionsmustern wird dieser Antagonismus durch

Interaktion mit der Selektion aufgehoben. Beide Faktoren wirken in der gleichen Richtung, je nach Modell, beschleunigend bzw. verlangsamt.

4. Die Populationsfitness wird sowohl durch Inzucht als auch durch doppelte Reduktion in allen Selektionsmodellen vermindert, mit Ausnahme der Bedingung $w_3 = 1.0 > w_1 = w_5 > w_2 = w_4$.

Literatur

- Bennett, J. H.: Panmixia with tetrasomic and hexasomic inheritance. *Genetics* **39**, 150–158 (1954).
- Bennett, J. H.: Mixed- and cross-fertilisation in a tetrasomic species. *Biometrics* **24**, 485–500 (1968).
- Blakeslee, A. F., Avery, A. G.: Methods of inducing doubling of chromosomes by treatment of colchicin. *J. Heredity* **28**, 393–411 (1937).
- Elandt-Johnson, R. C.: Equilibrium conditions in polysomic inheritance for a panmictic population. *Bull. Math. Biophys.* **29**, 437 bis 449 (1967).
- Fisher, R. A.: *The theory of inbreeding*. 2. Aufl. New York: Acad. Press 1965.
- Geiringer, H.: Contributions to the heredity theory of multivalents. *J. Math. and Phys.* **26**, 246–278 (1947).
- Geiringer, H.: Contribution to the linkage theory of autotetraploids. I. *Bull. Math. Biophys.* **11**, 59–82 (1949 a).
- Geiringer, H.: Contribution to the linkage theory of autotetraploids. II. *Bull. Math. Biophys.* **11**, 197–219 (1949 b).
- Geiringer, H.: Chromatid segregation of tetraploids and hexaploids. *Genetics* **34**, 665–684 (1949 c).
- Grant, V.: *The origin of adaptations*. New York and London: Columbia Univ. Press 1963.
- Haldane, J. B. S.: Theoretical genetics of autotetraploids. *J. Genetics* **22**, 359–372 (1930).
- Karlin, S.: Equilibrium behaviour of population genetic models with non-random mating. I. Preliminaries and special mating systems. *J. Appl. Prob.* **5**, 231–313 (1968).
- Li, C. C.: Genetic equilibrium under selection. *Biometrics* **23**, 397–484 (1967).
- Little, T. M.: Gene segregation in autotetraploids. *Bot. Rev.* **11**, 60–85 (1945).
- Little, T. M.: Gene segregation in autotetraploids. *Bot. Rev.* **24**, 318–339 (1958).
- Mather, K.: Reductional and equational separation of the chromosomes in bivalents and multivalents. *J. of Genetics* **30**, 53–78 (1935).
- Mather, K.: Segregation and linkage in autotetraploids. *J. of Genetics* **32**, 288–314 (1936).
- Parsons, P. A.: Selfing under conditions favouring heterozygosity. *Heredity* **11**, 411–421 (1957).
- Parsons, P. A.: Equilibria in autotetraploids under natural selection for a simplified model of viabilities. *Biometrics* **15**, 20–29 (1959).
- Seyffert, W.: Theoretische Untersuchungen über die Zusammensetzung tetrasomer Populationen. II. Selbstbefruchtung. *Z. f. Vererbungslehre* **90**, 356–374 (1959).
- Seyffert, W.: Theoretische Untersuchungen über die Zusammensetzung tetrasomer Populationen. I. Panmixie. *Biometrische Zeitschrift* **2**, 1–44 (1960).
- Stebbins, G. L.: Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *Am. J. Botany* **25**, 189–198 (1938).
- Wright, S.: The distribution of gene frequencies in populations of polyploids. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **24**, 372–377 (1938).

Eingegangen 22. Mai 1970

Angenommen durch W. Seyffert

Dr. Klaus Wöhrmann
Institut für Biologie der Universität Tübingen
Lehrstuhl für Genetik
Auf der Morgenstelle
74 Tübingen (BRD)