

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

## II. Modell für diploide Populationen

KLAUS WÖHRMANN und PETER LANGE

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

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

**Summary.** In the second part of this paper the influence of genotypically determined outcrossing rates on the genetic variability of diploid populations has been investigated. In the proposed model it has been assumed that besides self-pollination the plants share in a common pollen pool. Populations with and without selection have been taken into account. The investigations led to the following results:

1. Selfing of a genotype tends to have the same effect as selection in favour of this genotype.
2. Outcrossing rates of  $T_1 > T_2 = T_3$  and  $T_1 = T_2 < T_3$  lead to trivial equilibria with  $a^2$  respectively  $A^2$  genotypes. With regard to  $T_1 = T_3 > T_2$  stable non-trivial equilibria with values of  $p = 0.5$  are possible. For this case formulas for calculating the frequencies of genotypes have been specified.
3. Outcrossing rates of  $T_1 \neq T_2 \neq T_3$  lead in case of relations of  $T_1 > T_2 > T_3$  to a fixation in  $a^2$ . Relations of  $T_1 > T_3 > T_2$  respectively  $T_3 > T_1 > T_2$  allow, beside a trivial stationary state, also the maintenance of a stable polymorphism. Calculations of the frequencies of genotypes are possible when the formulas specified are used. In case of the heterozygotes having the lowest selfing rate, only trivial stationary states are possible, and are depending on the initial frequency.
4. Selection in favour of a genotype intensifies the effect of selfing this genotype. In case of antagonism of the two factors, relatively small differences between fitness values may compensate for the effect of selfing. On the other hand, large differences between the outcrossing rates of the genotypes are necessary in order to compensate for the influence of selection.

## Einleitung

In den bisherigen Untersuchungen (Wöhrmann, 1970) wurde angenommen, daß die Fremdbefruchtungsrate für alle Genotypen in einer Population im Mittel gleich ist. Es liegen jedoch an einer Reihe von Spezies Untersuchungen vor, die darauf hinweisen, daß das Befruchtungssystem einer genetischen Kontrolle unterzogen sein kann und daher von Genotyp zu Genotyp variiert. Hinweise in der Literatur auf diesen Zusammenhang wurden von Harding und Tucker (1964) zusammengestellt und durch Untersuchungen an *Phaseolus lunatus* ergänzt.

Im folgenden zweiten Teil soll geprüft werden, ob genotypisch bedingte Selbstungsraten auf die Gleichgewichtssituation in Populationen einen Einfluß ausüben und welcher Art er ist. Diese Zusammenhänge sollen zunächst an einer diploiden Population untersucht und erläutert und später durch die Untersuchung der komplizierteren tetraploiden Populationen ergänzt werden.

## Interaktion zwischen genotypisch bedingter Selbstungsrate und genotypischer Fitness in diploiden Populationen

### 1. Das Modell

Hayman (1953) entwickelte ein mathematisches Modell, das Untersuchungen über den Einfluß partieller Selbstbefruchtung in Interaktion mit Selektion auf die genetische Zusammensetzung von diploiden Populationen im Stadium des Gleichgewichts ermöglicht. Aufbauend auf diesen Ergebnissen wurden von Allard und Mitarbeitern (Zusammenfassende Darstellung: Allard, Jain und Workman, 1968) Methoden zur Fitness-Schätzung entwickelt, die eine Bestimmung der erwarteten Zygotenhäufigkeiten der  $n + 1$ . Generation aus den Frequenzen der Adulten der  $n$ . Generation voraussetzen. Aus den in getrennten Experimenten ermittelten Fremdbestäubungsraten ( $T$ ) bzw. Selbstungsraten ( $S = 1 - T$ ) sowie den Frequenzen der Adulten in der  $n$ . Generation ( $f_i$ ,  $i = 1, 2, 3$ ) ergeben sich die Frequenzen der Zygoten ( $Z_i$ ) in der  $n + 1$ . Generation aus fol-

genden Gleichungen:

$$\left. \begin{aligned} AA: Z_1 &= T \left( f_1 + \frac{1}{2} f_2 \right)^2 + S \left( f_1 + \frac{1}{4} f_2 \right) \\ Aa: Z_2 &= 2 T \left( f_1 + \frac{1}{2} f_2 \right) \left( f_3 + \frac{1}{2} f_2 \right) + \frac{1}{2} S f_2 \\ aa: Z_3 &= T \left( f_3 + \frac{1}{2} f_2 \right)^2 + S \left( f_3 + \frac{1}{4} f_2 \right) \end{aligned} \right\} (2.1)$$

Diesen Funktionen liegen zwei Annahmen zugrunde:

1. Die Selbstungsrate bzw. Fremdbefruchtungsrate ist unabhängig vom Genotyp und somit für alle Genotypen im Durchschnitt gleich.

2. Ein Individuum, das eine Selbstbefruchtung vollzogen hat, hat keinen Einfluß mehr auf die Paarungswahrscheinlichkeiten der Gruppe, die zufälliger Paarung unterworfen ist.

Die erste Annahme wurde von O'Donald (1960) in einem Modell mit Vorzugspaarung abgeändert, das zu folgenden modifizierten Paarungshäufigkeiten führte:

$$\left. \begin{aligned} AA \times AA: (T_1)^2 (f_1)^2/D + S_1 f_1 \\ AA \times Aa: 2 T_1 T_2 f_1 f_2/D \\ AA \times aa: 2 T_1 T_3 f_1 f_3/D \\ Aa \times Aa: (T_2)^2 (f_2)^2/D + S_2 f_2 \\ Aa \times aa: 2 T_2 T_3 f_2 f_3/D \\ aa \times aa: (T_3)^2 (f_3)^2/D + S_3 f_3 \end{aligned} \right\} (2.2)$$

wobei  $D = T_1 f_1 + T_2 f_2 + T_3 f_3$  ist.

Aus diesen Paarungshäufigkeiten ergibt sich eine Zygotenhäufigkeit in der nächsten Generation:

$$\left. \begin{aligned} AA: Z_1 &= \left( T_1 f_1 + \frac{1}{2} T_2 f_2 \right)^2/D + S_1 f_1 + \frac{1}{4} S_2 f_2 \\ Aa: Z_2 &= \left( T_1 f_1 + \frac{1}{2} T_2 f_2 \right) \left( T_3 f_3 + \frac{1}{2} T_2 f_2 \right) / \\ & \quad D + \frac{1}{2} S_2 f_2 \\ aa: Z_3 &= \left( T_3 f_3 + \frac{1}{2} T_2 f_2 \right)^2/D + S_3 f_3 + \frac{1}{4} S_2 f_2 \end{aligned} \right\} (2.3)$$

Es kann nachgewiesen werden, daß unter diesen Bedingungen

$$\begin{aligned} f_1 + \frac{1}{2} f_2 &= Z_1 + \frac{1}{2} Z_2 \quad \text{bzw.} \\ p^n &= p^{n+1} \quad \text{ist.} \end{aligned}$$

Die Genfrequenz bleibt also bei Annahme des obigen Modells von Generation zu Generation konstant.

Für den Fall, daß  $T_1 = T_2 = T_3$  ist, lassen sich Gleichungen (2.3) in die Form von (2.1) überführen.

Es erhebt sich die Frage, ob dieses Modell mit assortativer Paarung auch auf pflanzliche Populationen generell anwendbar ist. Theoretisch besitzt es sicher-

lich Gültigkeit für partiell kleistogame Spezies, bei denen die von den kleistogamen Individuen nicht zur Befruchtung der eigenen Eizellen benötigten Pollen nicht zum „Pollenpool“ der offen abblühenden Individuen beigesteuert werden. Allen anderen Populationen, in denen auf Grund der Blütenmorphologie Selbstung ermöglicht wird, der „Restpollen“ aber durch Insekten oder Wind an der zufälligen Bestäubung teilhat, dürfte dieses Modell jedoch nicht gerecht werden. Es soll daher versucht werden, eine allgemein gültige Formel zu entwickeln.

Ist  $N_i$  die Anzahl Pollen je Eizelle des  $i$ . Genotyps, so werden von den Genotypen  $f_i N_i$  Pollen gebildet, von denen  $f_i S_i$  zur Selbstbefruchtung benötigt werden. Für die zufällige Paarung stehen dann noch  $f_i N_i - f_i S_i = f_i (N_i - S_i)$  Pollen zur Verfügung. Die Pollenfrequenz ist dann  $f_i (N_i - S_i)/D$ , wobei der Normierungsfaktor

$$D = f_1 (N_1 - S_1) + f_2 (N_2 - S_2) + f_3 (N_3 - S_3)$$

ist.

Diese Überlegungen sind nur sinnvoll für den Fall, daß die Pollenzahl nicht kleiner als die der Eizellen ist. Unter diesen Bedingungen sind die Paarungshäufigkeiten der Genotypen:

$$\left. \begin{aligned} AA \times AA: T_1 f_1 f_1 (N_1 - S_1)/D + S_1 f_1 \\ AA \times Aa: [T_1 f_1 f_2 (N_2 - S_2) + T_2 f_2 f_1 (N_1 - S_1)]/D \\ AA \times aa: [T_1 f_1 f_3 (N_3 - S_3) + T_3 f_3 f_1 (N_1 - S_1)]/D \\ Aa \times Aa: T_2 f_2 f_2 (N_2 - S_2)/D + S_2 f_2 \\ Aa \times aa: [T_3 f_3 f_2 (N_2 - S_2) + T_2 f_2 f_3 (N_3 - S_3)]/D \\ aa \times aa: T_3 f_3 f_3 (N_3 - S_3)/D + S_3 f_3 \end{aligned} \right\} (2.4)$$

Aus (2.4) ergibt sich eine Zygotenhäufigkeit in der  $n + 1$ . Generation von:

$$\left. \begin{aligned} AA: Z_1 &= \left[ f_1 (N_1 - S_1) + \frac{1}{2} f_2 (N_2 - S_2) \right] \times \\ & \quad \left[ T_1 f_1 + \frac{1}{2} T_2 f_2 \right] / D + S_1 f_1 + \frac{1}{4} S_2 f_2 \\ Aa: Z_2 &= \left\{ \left[ f_1 (N_1 - S_1) + \frac{1}{2} f_2 (N_2 - S_2) \right] \times \right. \\ & \quad \left. \left[ T_3 f_3 + \frac{1}{2} T_2 f_2 \right] \right. \\ & \quad \left. + \left[ f_3 (N_3 - S_3) + \frac{1}{2} f_2 (N_2 - S_2) \right] \times \right. \\ & \quad \left. \left[ T_1 f_1 + \frac{1}{2} T_2 f_2 \right] \right\} / D + \frac{1}{2} S_2 f_2 \\ aa: Z_3 &= \left[ f_3 (N_3 - S_3) + \frac{1}{2} f_2 (N_2 - S_2) \right] \times \\ & \quad \left[ T_3 f_3 + \frac{1}{2} T_3 f_3 \right] / D + S_3 f_3 + \frac{1}{4} S_2 f_2 \end{aligned} \right\} (2.5)$$

Ist das Verhältnis von Pollen zu Eizellen  $N_i = 1$ , so werden die Ausdrücke  $f_i (N_i - S_i)$  in den Gleichungen (2.5) zu  $f_i (1 - S_i) = f_i - f_i S_i = T_i f_i$ , da  $f_i = f_i S_i + f_i T_i$ . Entsprechende Überlegungen gelten für die Fälle, in denen  $N_i > 1$  ist, jedoch auf Grund des Blütenbaus (z. B. Kleistogamie) die für die eigenen Eizellen nicht benötigten männlichen Gameten keinen Anteil an der zufälligen Paarung haben. Unter diesen Annahmen lassen sich die Gleichungen (2.5) in die Form (2.3) überführen.

Der zweite Extremfall ist dann gegeben, wenn die Anzahl Pollen im Verhältnis zur Eizelle groß ist. Unter dieser Bedingung werden die Werte  $N_i$  groß, und die Werte  $S_i$  in den Gleichungen (2.5) können vernachlässigt werden. Für  $N_1 = N_2 = N_3 = N$  lassen sich dann die Gleichungen (2.5) in folgender Form schreiben:

$$\left. \begin{aligned} AA: Z_1 &= \left(f_1 + \frac{1}{2} f_2\right) \left(T_1 f_1 + \frac{1}{2} T_2 f_2\right) \\ &\quad + S_1 f_1 + \frac{1}{4} S_2 f_2 \\ Aa: Z_2 &= \left(f_1 + \frac{1}{2} f_2\right) \left(T_3 f_3 + \frac{1}{2} T_2 f_2\right) \\ &\quad + \left(f_3 + \frac{1}{2} f_2\right) \left(T_1 f_1 + \frac{1}{2} T_2 f_2\right) \\ &\quad + \frac{1}{2} S_2 f_2 \\ aa: Z_3 &= \left(f_3 + \frac{1}{2} f_2\right) \left(T_3 f_3 + \frac{1}{2} T_2 f_2\right) \\ &\quad + S_3 f_3 + \frac{1}{4} S_2 f_2. \end{aligned} \right\} (2.6)$$

Diese Ausdrücke entsprechen denen von Wöhrmann (1967a u. b). Die Beziehung zu den Gleichungen (2.1) ergibt sich, wenn  $T_1 = T_2 = T_3 = T$  ist.

Die Gleichungen (2.5) stellen ein allgemeingültiges Modell dar, in dem neben dem genotypisch bedingten Befruchtungsmodus als Fitnesskomponente Fertilitätsdifferenzen zwischen den Genotypen berücksichtigt sind. In den folgenden Betrachtungen sollen die Fertilitätsunterschiede jedoch unberücksichtigt bleiben und die möglichen Gleichgewichtssituationen bei Annahme eines großen Verhältnisses von Pollen: Eizellen untersucht werden (Formeln 2.6).

## 2. Bestimmung des Gleichgewichts

a) *ohne Selektion.* Im Modell von O'Donald (Gleichungen 2.3) erfahren die Genfrequenzen  $p$  bzw.  $q$  von Generation zu Generation keine Veränderung. Es ist  $p^n = p^{n+1}$ . Wird jedoch aus den Formeln (2.6) die Genfrequenz aufeinanderfolgender Generationen errechnet, so ist

$$p^{n+1} = p^n - \frac{1}{2} \left[ T_1 f_1 (1 - p^n) + T_2 f_2 \left( \frac{1}{2} - p^n \right) - T_3 f_3 p^n \right]. \quad (2.7)$$

Ist die Veränderung von  $p$  von Generation zu Generation

$$\Delta p = p^{n+1} - p^n$$

so ergibt sich für

$$\Delta p = -\frac{1}{2} \left[ T_1 f_1 (1 - p^n) + T_2 f_2 \left( \frac{1}{2} - p^n \right) - T_3 f_3 p^n \right]. \quad (2.8)$$

$\Delta p$  stellt somit eine Funktion der Genotypen- bzw. Genfrequenzen der vorhergehenden Generation und der Fremdbestäubungsrate dar. Hiermit ist gezeigt, daß ohne Annahme von Selektionsparametern wie zygotische Vitalität, Fertilitätsunterschiede und gametische Vitalität eine „Selektion“ möglich ist. Dieser Typ der Selektion unterscheidet sich von demjenigen, der durch Fitnessdifferenzen zwischen den Genotypen wirksam wird, dadurch, daß er nicht auf Vitalitätsunterschieden beruht, sondern vielmehr bestimmten Genotypen auf Grund ihres Befruchtungssystems relativ größere Chancen für ihre Vermehrung einräumt.

Da  $f_3 = 1 - f_1 - f_2$  ist, kann (2.8) auch in der Form von

$$\Delta p = -\frac{1}{2} \left[ f_1 (T_1 - T_3) (1 - p) + f_2 (T_2 - T_3) \times \left( \frac{1}{2} - p \right) \right] \quad (2.8a)$$

geschrieben werden. Unter der einschränkenden Bedingung von

$$T_1 = T_3 = T$$

ergibt sich dann aus (2.8a) für

$$\Delta p = -\frac{1}{2} f_2^n (T_2 - T) \left( \frac{1}{2} - p^n \right). \quad (2.9)$$

Für

$$T_1 = T_2 = T, \quad f_1 = 1 - f_2 - f_3$$

ist dann

$$\Delta p = \frac{1}{2} f_3^n (T_3 - T) p^n. \quad (2.10)$$

Außerdem kann nachgewiesen werden, daß für

$$T_2 = T_3 = T$$

$$\Delta p = -\frac{1}{2} f_1 (T_1 - T) (1 - p^n) \quad (2.11)$$

wird.

Aus Gleichung (2.9) lassen sich folgende Verhaltensweisen der Populationen ableiten (Tabelle 1):

1. Für  $p = 0.5$  in der Ausgangspopulation ist  $\Delta p = 0.0$ . Das bedeutet, daß sich auf dem Weg zum Gleichgewicht keine Veränderung hinsichtlich der Genfrequenz ergibt.

2. Für  $p > 0.5$  und  $T_2 > T$  wird  $\Delta p$  positiv. Da  $p^{n+1} = p^n + \Delta p$  ist, wird  $p$  mit zunehmender Generationszahl größer, es ist eine Zunahme bis  $p = 1.0$  zu erwarten.

3. Für  $p > 0.5$  und  $T_2 < T$  wird  $\Delta p$  negativ.  $p$  kann jedoch nur einen Wert von minimal 0.5 annehmen.

4. Für  $p < 0.5$  ergeben sich entsprechende Zusammenhänge, und zwar für  $T_2 > T$  eine Abnahme bis  $p = 0.0$  und für  $T_2 < T$  eine Zunahme bis  $p = 0.5$ .

Für den Spezialfall von  $T_1 = T_2 = T$  gilt für  $\Delta p$  Gleichung (2.10). Daraus ergibt sich (Tab. 1), daß

1.  $\Delta p$  für Werte von  $T_3 > T$  positiv wird und somit  $p$  eine Zunahme erfährt und

2.  $\Delta p$  für  $T_3 < T$  einen negativen Wert annimmt, wodurch  $p$  eine Abnahme erfährt.

Entsprechende Überlegungen gelten für  $T_1 \leq T_2 = T_3 = T$  (Tab. 1).

Der Anteil der Heterozygoten in einem stabilen Gleichgewicht ( $p = 0.5$ ) kann auf Grund folgender Überlegungen bestimmt werden:

Tabelle 1. Einfluß von Ausgangsfrequenz und Fremdbestäubungsrate auf die Veränderung von  $p$

	Bedingungen	Vorzeichen von $\Delta p$	Wirkung auf $p$
$p = 0.5$	$T_2 \leq T = T_1 = T_3$		$p = q = 0.5$
$p > 0.5$	$T_2 > T = T_1 = T_3$	positiv	$p \rightarrow 1.0$
	$T_2 < T = T_1 = T_3$	negativ	$p \rightarrow 0.5$
$p < 0.5$	$T_2 > T = T_1 = T_3$	negativ	$p \rightarrow 0.0$
	$T_2 < T = T_1 = T_3$	positiv	$p \rightarrow 0.5$
	$T_3 > T = T_1 = T_2$	positiv	$p \rightarrow 1.0$
	$T_3 < T = T_1 = T_2$	negativ	$p \rightarrow 0.0$
	$T_1 > T = T_2 = T_3$	negativ	$p \rightarrow 0.0$
	$T_1 < T = T_2 = T_3$	positiv	$p \rightarrow 1.0$

Im Equilibrium gilt die Beziehung  $Z_i^n = Z_i^{n+1}$ . Da im vorliegenden Fall die Fitness aller Genotypen gleich 1.0 ist, entspricht die Zygotenhäufigkeit  $Z_2^n$  der Adultenhäufigkeit  $f_2^n$  und Beziehung (2.6) kann für die Heterozygoten unter Vernachlässigung des Generationsindex als

$$f_2 = \left(f_1 + \frac{1}{2} f_2\right) \left(T_3 f_3 + \frac{1}{2} T_2 f_2\right) + \left(f_3 + \frac{1}{2} f_2\right) \times \left(T_1 f_1 + \frac{1}{2} T_2 f_2\right) + \frac{1}{2} S_2 f_2$$

geschrieben werden. Unter Berücksichtigung von  $T_1 = T_3 = T$ ,  $S_i = (1 - T_i)$ ,  $f_3 = 1 - f_1 - f_2$  sowie  $p = \left(f_1 + \frac{1}{2} f_2\right) = 0.5$  ergibt sich nach Umformung für die Frequenz der Heterozygoten:

$$f_2^\infty = \frac{T}{1 + T}. \quad (2.12)$$

Die Häufigkeiten der Homozygoten betragen dann

$$f_1^\infty = f_3^\infty = \frac{1}{2} (1 - f_2). \quad (2.12a)$$

Es wird deutlich, daß die Zusammensetzung einer Gleichgewichtspopulation unter den angenommenen Bedingungen nur durch die Fremdbestäubungsrate der beiden Homozygoten bestimmt wird. Die Frequenz der  $Aa$ -Typen kann im Gleichgewicht den Wert von 0.5 nicht übersteigen. Abnahme der Fremdbestäubungsrate und damit Zunahme der Selbstungsrate bedingen eine Abnahme der Heterozygoten.

Eine Besonderheit ergibt sich, wenn  $T_1 = T_3 = 0.0 \neq T_2$ . In diesem Fall können die Heterozygoten sowohl durch eigene wie auch durch Gameten der Homozygoten befruchtet werden. Eine Paarung der Homozygoten untereinander sowie eine Befruchtung dieser durch die Heterozygoten ist jedoch ausgeschlossen (siehe Modell). Die anfangs in der Population vorhandene Homozygotenfrequenz kann also nicht vermindert, wohl aber auf Kosten der Heterozygoten vermehrt werden. Dieser Sachverhalt führt zu einer Fixierung der Population in  $A^2$ - und  $a^2$ -Genotypen bei Veränderung des  $p:q$ -Verhältnisses gegenüber der Ausgangspopulation.

Die Lage des Gleichgewichts für  $T_1 \neq T_2 \neq T_3$  ist aus der Gleichung (2.8a) nicht unmittelbar abzuleiten, da hier  $\Delta p$  sowohl eine Funktion der Genotypenfrequenzen und damit der Genfrequenzen als auch der Fremdbestäubungsrate ist. Da Selbstung eines Genotyps wie Selektion auf diesen Genotyp wirken kann, kann das zur Folge haben, daß die Population für  $T_1 > T_2 > T_3$  in  $a^2$  und für  $T_1 < T_2 < T_3$  in  $A^2$  fixiert.

Im Falle der Ungleichungen  $T_1 > T_3 > T_2$  bzw.  $T_3 > T_1 > T_2$  sind, wie Computer-Iterationen ergaben, sowohl triviale als auch nicht triviale Gleichgewichte möglich. Die Berechnung der genotypischen Zusammensetzung derartiger Populationen ist auf folgende Weise möglich:

Unter Gleichgewichtsbedingungen in Abwesenheit von Selektion ist  $Z_i^n = f_i^n = Z_i^{n+1}$ . Da  $f_3 = 1 - f_1 - f_2$  ist, kann aus der Formel für die Heterozygoten (2.6)  $f_1^\infty$  bestimmt werden. Es ist

$$f_1^\infty = \frac{-T_3 f_2^\infty \left(\frac{1}{2} - p^\infty\right) + \frac{1}{2} f_2^\infty}{(T_1 + T_3) (1 - p^\infty)}. \quad (2.13)$$

Desgleichen ergibt sich aus der Formel für die  $A^2$ -Typen:

$$f_1^\infty = \frac{-\frac{1}{2} T_2 f_2^\infty \left(\frac{1}{2} - p^\infty\right) + \frac{1}{4} f_2^\infty}{T_1 (1 - p^\infty)}. \quad (2.14)$$

Gleichsetzung beider Ausdrücke und Auflösung nach  $p$  ergibt:

$$p^\infty = \frac{1}{2} + \frac{T_1 - T_3}{2(T_1 T_2 + T_2 T_3 - 2 T_1 T_3)}, \quad (2.15)$$

$p^\infty$  stellt somit eine Funktion der Fremdbestäubungsrate dar. Für  $p^\infty$  ergibt Formel (2.15) nur dann

sinnvolle Werte ( $1 \geq p^\infty \geq 0$ ), wenn die Bedingung  $|T_1 - T_3| \leq |T_1 T_2 + T_2 T_3 - 2 T_1 T_3|$  erfüllt ist. Mathematisch sind jedoch auch Kombinationen von Fremdbestäubungsraten möglich, die Werte für  $p^\infty < 0$  und  $p^\infty > 1.0$  ergeben. Für solche Fälle konnte in Computer-Simulationen gezeigt werden, daß die Populationen in  $A^2$ - bzw.  $a^2$ -Typen fixieren.

Für  $1 \geq p^\infty \geq 0$  läßt sich aus (2.13) und (2.14)  $f_1^\infty$  sowie  $f_2^\infty$  berechnen. Durch beide Größen ist das Gleichgewicht eindeutig definiert.

b) mit Selektion. In den bisherigen Untersuchungen sind Fitnessdifferenzen zwischen den Genotypen der Population nicht berücksichtigt worden. Werden jedoch Selektionsparameter ( $w_i$ ) in das obige Modell eingeführt, so entspricht die Häufigkeit der Adulten  $f_i^n$  nicht mehr der Zygotenhäufigkeit  $Z_i^n$ . Es ist vielmehr

$$f_i^n = Z_i^n w_i / \bar{W}, \quad \bar{W} = \sum Z_i^n w_i.$$

Die Veränderung der Genotypenfrequenzen und damit der Genfrequenzen wird somit eine Funktion der  $T_i$ - und der  $w_i$ -Werte. Anstelle der Formel (2.9) für  $T_2 \leq T_1 = T_3$  ergibt sich dann

$$\Delta p = -\frac{1}{2} f_2^n (T_2 - T) \left( \frac{1}{2} - p_A^n \right) + (p_A^n - p_Z^n) \quad (2.16)$$

und anstelle von (2.10) für  $T_3 \leq T_1 = T_2$

$$\Delta p = \frac{1}{2} f_3^n (T_3 - T) p_A^n + (p_A^n - p_Z^n) \quad (2.17)$$

sowie für (2.11) ( $T_1 \leq T_2 = T_3$ )

$$\Delta p = -\frac{1}{2} f_1^n (T_1 - T) (1 - p_A^n) + (p_A^n - p_Z^n), \quad (2.18)$$

wobei  $p_A = (Z_1 w_1 + \frac{1}{2} Z_2 w_2) / \bar{W}$  die Genfrequenz in der Adultenpopulation und  $p_Z = Z_1 + \frac{1}{2} Z_2$  die

Genfrequenz in der Zygotenpopulation ist. Während in den Formeln (2.16) bis (2.18) der erste Summand jeweils der Genfrequenzänderung durch unterschiedliche Fremdbestäubungsraten entspricht, repräsentiert  $(p_A - p_Z)$  die Veränderung durch Selektion.

Eine Umformung der Gleichung (2.17) führt unter der Bedingung  $w_1 = w_2 = w_3 = w$  zu

$$\Delta p = \left[ (T_3 - T) \frac{w w_3}{2 W} + (w - w_3) \right] \frac{Z_3 p_Z}{W}. \quad (2.19)$$

Aus (2.16) folgt für  $w_1 = w_3 = w$

$$\Delta p = \left[ - (T_2 - T) \frac{w w_2}{2 W} + (w - w_2) \right] \frac{Z_2 \left( \frac{1}{2} - p_Z \right)}{W} \quad (2.20)$$

bzw. für  $w_2 = w_3 = w$

$$\Delta p = \left[ - (T_1 - T) \frac{w w_1}{2 W} + (w - w_1) \right] \frac{Z_1 (1 - p_Z)}{W}. \quad (2.21)$$

Unter den angegebenen Bedingungen liefern die Gleichungen eine Information über das Vorzeichen von  $\Delta p$  und damit über die Lage des Gleichgewichts. Ist z. B. in (2.19)  $w_3 = 1.0 > w_1 = w_2$ , so ist der Ausdruck  $(w - w_3)$  stets negativ. Wird  $T > T_3$ , ergibt sich ein negativer Wert für  $\Delta p$ , was zur Fixierung der Population in  $a^2$ -Typen führt. Ist jedoch  $T < T_3$ , so wird  $(T_3 - T)$  positiv, und das Vorzeichen von  $\Delta p$  wird dadurch bestimmt, daß  $(T_3 - T) w w_3 / 2 W$  größer oder kleiner als  $(w - w_3)$  ist. Entsprechende

Tabelle 2. Genfrequenz  $p$  im Gleichgewicht in Abhängigkeit von Fitness und Fremdbestäubungsrate

Bedingungen	$w_2 = w_1 = 1.0$ $w_3 < 1.0$		$w_2 = w_1 < 1.0$ $w_3 = 1.0$		$w_2 = w_3 = 1.0$ $w_1 < 1.0$		$w_2 = w_3 < 1.0$ $w_1 = 1.0$	
	$p^\infty$							
$T_1 = T_2 > T_3$	0.0	1.0/(0.0)	0.0	—	—	—	—	—
$T_1 = T_2 < T_3$	1.0	1.0	0.0/(1.0)	—	—	—	—	—
$T_1 < T_2 = T_3$	1.0	—	—	—	0.0/(1.0)	—	1.0	—
$T_1 > T_2 = T_3$	0.0	—	—	—	0.0	—	1.0/(0.0)	—
Bedingungen	$w_1 = w_3 < 1.0$ $w_2 = 1.0$		$w_2 < 1.0, w_1 = w_3 = 1.0$					
	$p^\infty$		$p = 0.5$	$p > 0.5$	$p < 0.5$			
$p = 0.5$ $T_2 \leq T_1 = T_3$	0.5	0.5	0.5	—	—	—		
$p > 0.5$ $T_2 > T_1 = T_3$	1.0	0.5/(1.0)	—	1.0	—	—		
$p > 0.5$ $T_2 < T_1 = T_3$	0.5	0.5	—	1.0/(0.5)	—	—		
$p < 0.5$ $T_2 > T_1 = T_3$	0.0	0.5/(0.0)	—	—	—	0.0		
$p < 0.5$ $T_2 < T_1 = T_3$	0.5	0.5	—	—	—	0.0/(0.5)		

Überlegungen lassen sich auch für den Fall anstellen, in dem  $w_3 < w = 1.0$  ist.

Die Ergebnisse, die auf diese Weise aus den Formeln (2.19) bis (2.21) erhalten werden können, sind in Tabelle 2 zusammengestellt worden. Sie zeigen, daß neben trivialen Gleichgewichten auch stabile nicht triviale Gleichgewichte ( $p = 0.5$ ) möglich sind. Die Gleichgewichte stellen sich, wie Computer-Iterationen zeigten, unabhängig von der Ausgangsfrequenz ein. Führt ein Teil der Genotypen absolute Selbstung durch, so werden Gleichgewichtspopulationen ermöglicht, die nur aus homozygoten  $A^2$ - und  $a^2$ -Typen bestehen. Diese Fälle sind in Tabelle 2 nicht berücksichtigt worden.

Eine besondere Betrachtung erfordern die Bedingungen, unter denen  $\Delta p = 0$  wird. Dies ist z. B. in Gleichung (2.20) dann gegeben, wenn

$$(T_2 - T) \frac{w w_2}{2 \bar{W}} = (w - w_2) \quad (2.22)$$

ist.

Diese Formel gibt Hinweise auf die Art der Wechselwirkung zwischen  $T$ - und  $w$ -Werten auf das Vor-

zeichen von  $\Delta p$ . Da  $\Delta p$  nicht nur eine Funktion von  $T_i$ - und  $w_i$ -Werten ist, sondern auch durch die Genotypenfrequenzen beeinflusst wird, wird bei Darstellung dieser Interaktionen jeweils von der gleichen Genotypenfrequenz ausgegangen ( $f_1 = 0.4, f_2 = 0.4, f_3 = 0.2$ ).

Formel (2.22) kann auch in der Form

$$T_2 = T + \frac{(w - w_2) 2 \bar{W}}{w w_2} \quad (2.23)$$

geschrieben werden.

In Abbildung 1a ist diese Funktion graphisch dargestellt worden. Sie ist nur sinnvoll für Werte von  $T$  bzw.  $T_2 > 0$  und  $\leq 1.0$ . Ist  $T_i = 0$ , so gelten besondere Abhängigkeiten. Für Werte von  $w_i = 1.0$  wird  $T_2 = T$  und die Gerade entspricht der Diagonalen in Abbildung 1a. Das Gleichgewicht stellt sich unter diesen Bedingungen ohne Veränderung der Genfrequenz ein. Werte von  $T_2 > T$  führen in den „+ Bereich“ und ergeben ein positives  $\Delta p$  und somit Fixierung in  $A^2$ . Werte von  $T < T_2$  liegen dagegen im „- Bereich“ und ermöglichen damit ein Gleichgewicht mit  $p = 0.5$  (s. Abschnitt II 2a). Mit zunehmender Selektion auf die Heterozygoten ( $w_1 = w_3 < 1.0, w_2 = 1.0$ ) wird der Bereich, der zu einem positiven  $\Delta p$  führt, kleiner. Er wird größer, wenn gegen die Heterozygoten ( $w_2 < w_1 = w_3 = 1.0$ ) selektiert wird. Entsprechendes gilt für Abbildung 1b, in der  $T_1 = T_2 = T$  und  $w_1 = w_2 = w \leq w_3$  berücksichtigt wurde.

Aus beiden Darstellungen wird deutlich, daß für den Ausgleich einer zygotischen Selektion eine große Differenz zwischen den Fremdbestäubungsraten der entsprechenden Genotypen notwendig ist. Oder anders ausgedrückt: Geringe Fitnessdifferenzen können bereits große Differenzen im Befruchtungsmodus zwischen den Genotypen ausgleichen. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen Falk und Li (1969) auf Grund von Überlegungen an einem Modell, dem die Annahme der assortativen Paarung zugrunde liegt. Dieses Modell ist jedoch, nach Ausführungen der Autoren, vielleicht nur begrenzt auf natürliche Populationen anwendbar.

### Zusammenfassung

Im zweiten Teil dieser Arbeit wurde der Einfluß genotypisch bedingter Fremdbestäubungsraten auf die genetische Zusammensetzung diploider Populationen untersucht. Dem hier entwickelten Modell lag die Vorstellung zugrunde, daß Pflanzen über einen Anteil Selbstung hinaus auch Anteil am Pollenpool der Population haben. Es wurden Populationen mit und ohne Selektion berücksichtigt. Die Untersuchungen führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Selbstung eines Genotyps hat in der Tendenz die gleiche Wirkung wie Selektion zu Gunsten dieses Genotyps.

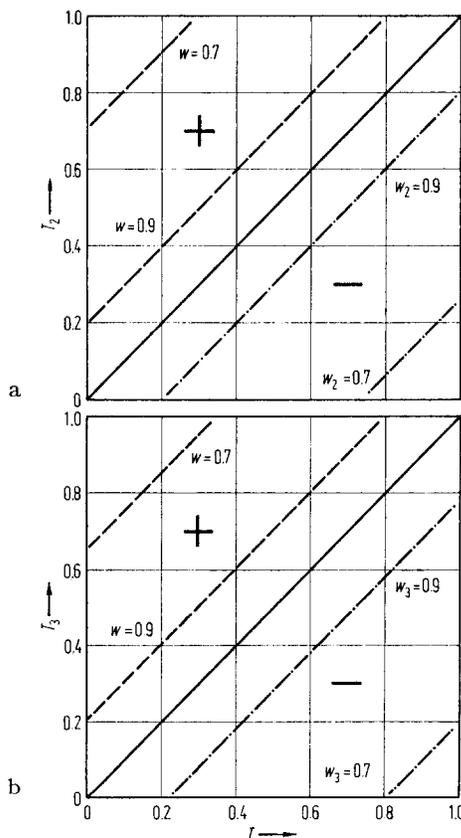


Abb. 1. Einfluß von Fremdbestäubungsrate und Fitness auf die Veränderung von  $p$ . Erläuterungen im Text.

- a)  $T_1 = T_3 = T \leq T_2, w_1 = w_3 = w = 1.0 > w_2$   
bzw.  $w_1 = w_3 = w < w_2 = 1.0,$
- b)  $T_1 = T_2 = T \leq T_3, w_1 = w_2 = w < w_3 = 1.0$   
bzw.  $w_1 = w_2 = w = 1.0 > w_3$

2. Fremdbestäubungsraten von  $T_1 > T_2 = T_3$  bzw.  $T_1 = T_2 < T_3$  führen zu trivialen Gleichgewichten mit  $a^2$ - bzw.  $A^2$ -Genotypen. Für  $T_1 = T_3 > T_2$  sind nicht triviale stabile Gleichgewichte mit einem  $p$ -Wert von 0.5 möglich. Für diesen Fall werden Formeln zur Berechnung der Genotypenfrequenz angegeben.

3. Fremdbestäubungsraten von  $T_1 \neq T_2 \neq T_3$  führen bei Relationen von  $T_1 > T_2 > T_3$  zur Fixierung in  $a^2$ . Relationen von  $T_1 > T_3 > T_2$  bzw.  $T_3 > T_1 > T_2$  ermöglichen neben trivialen Gleichgewichten auch die Erhaltung eines stabilen Polymorphismus. Berechnungen der Genotypenfrequenzen im Gleichgewicht sind durch die angegebenen Formeln möglich. Haben die Heterozygoten die niedrigste Selbstungsrate, so sind in Abhängigkeit von der Ausgangsfrequenz nur triviale Gleichgewichte möglich.

4. Selektion auf einen Genotyp verstärkt die Wirkung der Selbstung dieses Genotyps. Bei einem Antagonismus beider Faktoren vermag eine relativ geringe Differenz zwischen den Fitnesswerten die Wirkung der Selbstung aufzuheben. Andererseits werden große Differenzen zwischen den Fremdb-

stäubungswerten der Genotypen benötigt, um den Einfluß der Selektion zu kompensieren.

#### Literatur

1. Allard, R. W., Jain, S. K., Workman, P. L.: The Genetics of inbreeding populations. *Advances in Genetics* **14**, 55–131 (1968).
2. Falk, C. T., Li, C. C.: Negative assortative mating: Exact solution to a simple model. *Genetics* **62**, 215–223 (1969).
3. Harding, J., Tucker, C. L.: Quantitative studies on mating systems. I. Evidence for the non-randomness of outcrossing in *Phaseolus lunatus*. *Heredity* **19**, 369–381 (1964).
4. Hayman, B.: Mixed selfing and random mating when homozygotes are at a disadvantage. *Heredity* **7**, 185–192 (1953).
5. Li, C. C.: Population genetics. Chicago: Univ. of Chicago Press 1955.
6. O'Donald, P.: Assortative mating in a population in which two alleles are segregating. *Heredity* **15**, 389–396 (1960).
7. Tucker, C. L., Harding, J.: Quantitative studies on mating systems. II. Estimation of fitness parameters in a population of *Phaseolus lunatus*. *Heredity* **20**, 393–402 (1965).
8. Wöhrmann, K.: Genetische Variabilität und relative Fitness in vorwiegend selbstbefruchtenden Populationen. *Der Züchter* **37**, 56–62 (1967a).
9. Wöhrmann, K.: Fremdbefruchtungsrate und genotypische "fitness". *Der Züchter* **37**, 142–145 (1967b).
10. Wöhrmann, K.: Untersuchungen zur Wechselwirkung von Selektion und Selbstungsrate auf das genetische Gleichgewicht unter besonderer Berücksichtigung tetraploider Populationen. I. *Theor. Appl. Gen.* **40**, 267–279 (1970).

Eingegangen 29. Mai 1970

Angenommen durch W. Seyffert

Dr. K. Wöhrmann  
P. Lange  
Institut für Biologie, Lehrstuhl für Genetik,  
der Universität Tübingen  
Auf der Morgenstelle  
74 Tübingen (BRD)