

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

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. III.

Summary. In the third part of this paper the influence of genotypically determined outcrossing rates on the composition of tetraploid populations has been investigated for the stage of genetic equilibrium. In accordance with the results from diploid populations (2nd part) it could be shown that an equilibrium situation could be established simply by genotypically determined differences between selfing rates, which usually are possible only under selection pressure. The "selective effect of selfing rates" may be compensated for by appropriate fitness patterns.

Einleitung

Der im zweiten Teil dieser Arbeit (Wöhrmann und Lange, 1970) untersuchte Einfluß von genotypisch bedingter Fremdbefruchtungsrate auf die Genotypenfrequenzen im Stadium des Gleichgewichts sowie deren Interaktion mit der Fitness der Genotypen soll im folgenden Abschnitt auf die komplizierteren Verhältnisse tetraploider Populationen übertragen werden. Hierzu müssen die im 1. Teil (Wöhrmann, 1970) erarbeiteten rekurrenten Beziehungen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Generationen in der Weise erweitert werden, daß die genotypisch bedingten Fremdbestäubungsraten unter Annahme des im zweiten Teil entwickelten Modells berücksichtigt werden.

Der Einfluß genotypisch bestimmter Selbstungsraten auf das Gleichgewicht in tetraploiden Populationen

1. Das Modell

Bei Annahme eines Locus mit zwei Allelen ergeben sich für die fünf in tetraploiden Populationen möglichen Genotypen die folgenden Paarungshäufigkeiten:

$$\left. \begin{aligned}
 A^4 \times A^4 &: T_1 f_1 f_1 && + S_1 f_1 \\
 A^4 \times A^3 a &: T_1 f_1 f_2 + T_2 f_2 f_1 \\
 A^4 \times A^2 a^2 &: T_1 f_1 f_3 + T_3 f_3 f_1 \\
 A^4 \times A a^3 &: T_1 f_1 f_4 + T_4 f_4 f_1 \\
 A^4 \times a^4 &: T_1 f_1 f_5 + T_5 f_5 f_1 \\
 A^3 a \times A^3 a &: T_2 f_2 f_2 && + S_2 f_2 \\
 A^3 a \times A^2 a^2 &: T_2 f_2 f_3 + T_3 f_3 f_2 \\
 A^3 a \times A a^3 &: T_2 f_2 f_4 + T_4 f_4 f_2 \\
 A^3 a \times a^4 &: T_2 f_2 f_5 + T_5 f_5 f_2 \\
 A^2 a^2 \times A^2 a^2 &: T_3 f_3 f_3 && + S_3 f_3 \\
 A^2 a^2 \times A a^3 &: T_3 f_3 f_4 + T_4 f_4 f_3 \\
 A^2 a^2 \times a^4 &: T_3 f_3 f_5 + T_5 f_5 f_3 \\
 A a^3 \times A a^3 &: T_4 f_4 f_4 && + S_4 f_4 \\
 A a^3 \times a^4 &: T_4 f_4 f_5 + T_5 f_5 f_4 \\
 a^4 \times a^4 &: T_5 f_5 f_5 && + S_5 f_5
 \end{aligned} \right\} (3.1)$$

Aus diesen Paarungshäufigkeiten ergeben sich in der $n + 1$. Generation folgende Häufigkeiten für die Zygoten aus der Selbstbefruchtung:

$$\left. \begin{aligned}
 A^4 &: S Z_1 = S_1 f_1 + S_2 f_2 F_1 F_1 + S_3 f_3 F_2 F_2 \\
 &\quad + S_4 f_4 F_3 F_3 \\
 A^3 a &: S Z_2 = 2 (S_2 f_2 F_1 F_4 + S_3 f_3 F_5 F_2 \\
 &\quad + S_4 f_4 F_3 F_4) \\
 A^2 a^2 &: S Z_3 = S_2 f_2 (2 F_1 F_3 + F_4 F_4) \\
 &\quad + S_3 f_3 (2 F_2 F_2 + F_5 F_5) \\
 &\quad + S_4 f_4 (2 F_3 F_1 + F_4 F_4) \\
 A a^3 &: S Z_4 = 2 (S_2 f_2 F_4 F_3 + S_3 f_3 F_5 F_2 \\
 &\quad + S_4 f_4 F_1 F_4) \\
 a^4 &: S Z_5 = S_2 f_2 F_3 F_3 + S_3 f_3 F_2 F_2 \\
 &\quad + S_4 f_4 F_1 F_1 + S_5 f_5,
 \end{aligned} \right\} (3.2)$$

und aus der Fremdbefruchtung:

$$\left. \begin{aligned}
 A^4 &: T Z_1 = (T_1 f_1 + T_2 f_2 F_1 + T_3 f_3 F_2 \\
 &\quad + T_4 f_4 F_3) (f_1 + f_2 F_1 + f_3 F_2 + f_4 F_3) \\
 A^3 a &: T Z_2 = (T_1 f_1 + T_2 f_2 F_1 + T_4 f_4 F_3 \\
 &\quad + T_3 f_3 F_2) (f_2 F_4 + f_3 F_5 + f_4 F_4) \\
 &\quad + (f_1 + f_2 F_1 + f_4 F_3 + f_3 F_2) \\
 &\quad (T_2 f_2 F_4 + T_3 f_3 F_5 + T_4 f_4 F_4) \\
 A^2 a^2 &: T Z_3 = (T_2 f_2 F_4 + T_3 f_3 F_5 + T_4 f_4 F_4) \\
 &\quad (f_2 F_4 + f_3 F_5 + f_4 F_4) \\
 &\quad + (T_1 f_1 + T_2 f_2 F_1 + T_3 f_3 F_2 \\
 &\quad + T_4 f_4 F_3) (f_2 F_3 + f_3 F_2 + f_4 F_1 \\
 &\quad + f_5) + (f_1 + f_2 F_1 + f_3 F_2 + f_4 F_3) \\
 &\quad (T_2 f_2 F_3 + T_3 f_3 F_2 + T_4 f_4 F_1 \\
 &\quad + T_5 f_5) \\
 A a^3 &: T Z_4 = (T_2 f_2 F_3 + T_3 f_3 F_2 + T_4 f_4 F_1 \\
 &\quad + T_5 f_5) (f_2 F_4 + f_3 F_5 + f_4 F_4) \\
 &\quad + (f_2 F_3 + f_3 F_2 + f_4 F_1 + f_5) \\
 &\quad (T_2 f_2 F_4 + T_3 f_3 F_5 + T_4 f_4 F_4) \\
 a^4 &: T Z_5 = (T_2 f_2 F_3 + T_3 f_3 F_2 + T_4 f_4 F_1 \\
 &\quad + T_5 f_5) (f_2 F_3 + f_3 F_2 + f_4 F_1 + f_5).
 \end{aligned} \right\} (3.3)$$

Die Gesamtfrequenz der Zygoten in der $n + 1$. Generation folgt dann aus (3.2) und (3.3)

$$Z_i = S Z_i + T Z_i. \quad (3.4)$$

2. Untersuchungen zum Gleichgewicht

Auf Grund der größeren Anzahl möglicher Genotypen gibt es bei Tetraploiden weitaus mehr Kombinationsmöglichkeiten genotypischer Fremdbestäubungsraten als bei Diploiden. Darüber hinaus erhöht sich die Zahl der möglichen Kombinationen beträchtlich, wenn Selektionsparameter in die Berechnungen einbezogen werden. Im folgenden soll der Einfluß der genotypisch bedingten Fremdbestäubungsraten auf die genotypische Zusammensetzung der Populationen an einigen ausgewählten Befruchtungsmodellen erläutert werden.

Für diese Untersuchungen bieten sich hauptsächlich drei Kombinationen der T -Werte an:

$$1. T_1 \geq T_2 = T_3 = T_4 = T_5$$

$$2. T_2 \geq T_1 = T_3 = T_4 = T_5$$

$$3. T_3 \geq T_1 = T_2 = T_4 = T_5.$$

Dabei repräsentiert Fall 1 ein Dominanzmodell, während in Fall 2 und 3 Heterosis angenommen wird.

Werden Werte für den Anteil der Genotypen an der Fremd- bzw. Selbstbefruchtung entsprechend den obigen Relationen in die rekurrenten Gleichungen (3.2, 3.3) für tetraploide Populationen eingesetzt, so läßt sich das Gleichgewicht unter Anwendung der im ersten Teil erläuterten Methode mit Hilfe eines Computers bestimmen.

Die Ergebnisse dieser Iterationen sind in Tabelle 1 zusammengestellt worden. Die in Spalte 2 aufgeführten p^0 -Werte geben die Genfrequenzen in der Ausgangspopulation an, die sich unter dem Einfluß des jeweiligen Fremdbestäubungsmusters zu p^∞ im Stadium des Gleichgewichts verändern. Für $T_1 \geq T_2 = T_3 = T_4 = T_5$, $T_2 \geq T_1 = T_3 = T_4 = T_5$ und $T_3 < T_1 = T_2 = T_4 = T_5$ ist die Lage des Gleichgewichts prinzipiell unabhängig von der Ausgangs-

Tabelle 1. Die Genfrequenz p im Stadium des Gleichgewichts tetraploider Populationen in Abhängigkeit von Fitness und Fremdbestäubungsraten

Bedingungen			$w_1 > w_2 = w_3 = w_4 = w_5$			$w_1 < w_2 = w_3 = w_4 = w_5$		
	p^0		0.5	> 0.5	< 0.5	0.5	> 0.5	< 0.5
		p^∞	1.0	1.0	1.0	0	0	0
$T_1 > T_2 = T_3 = T_4 = T_5$	0.5	0	1.0/0			0		
	>0.5	0		1.0/0		0		
	<0.5	0			1.0/0			0
$T_1 < T_2 = T_3 = T_4 = T_5$	0.5	1.0	1.0			0		
	>0.5	1.0		1.0		0		
	<0.5	1.0			1.0			0
Bedingungen			$w_2 > w_1 = w_3 = w_4 = w_5$			$w_2 < w_1 = w_3 = w_4 = w_5$		
	p^0		0.5	> 0.5	< 0.5	0.5	> 0.5	< 0.5
		p^∞	0.75	0.75	0.75	0	0	0
$T_2 > T_1 = T_3 = T_4 = T_5$	0.5	0	0.75/0			0		
	>0.5	0		0.75/0		0		
	<0.5	0			0.75/0			0
$T_2 < T_1 = T_3 = T_4 = T_5$	0.5	0.75	0.75			0/0.75		
	>0.5	0.75		0.75			0/0.75	
	<0.5	0.75			0.75			0/0.75
Bedingungen			$w_3 > w_1 = w_2 = w_4 = w_5$			$w_3 < w_1 = w_2 = w_4 = w_5$		
	p^0		0.5	> 0.5	< 0.5	0.5	> 0.5	< 0.5
		p^∞	0.5	0.5	0.5	0.5	1.0	0
$T_3 > T_1 = T_2 = T_4 = T_5$	0.5	0.5	0.5			0.5		
	>0.5	1.0		0.5/1.0			1.0	
	<0.5	0			0.5/0			0
$T_3 < T_1 = T_2 = T_4 = T_5$	0.5	0.5	0.5			0.5		
	>0.5	0.5		0.5			1.0/0.5	
	<0.5	0.5			0.5			0/0.5

frequenz. Diese Bedingungen führen entweder zu einer Fixierung in einem der Endpunkte ($T_1 \geq T_2 = T_3 = T_4 = T_5$, $T_2 > T_1 = T_3 = T_4 = T_5$) oder zu einem stabilen nicht trivialen Gleichgewicht in einem der Seitenpunkte ($T_2 < T_1 = T_3 = T_4 = T_5$), bzw. Zentralpunkte ($T_3 < T_1 = T_2 = T_4 = T_5$).

Unter den Bedingungen von $T_3 > T_1 = T_2 = T_4 = T_5$ ist die Gleichgewichtslage nur insofern nicht frequenzabhängig, als Ausgangsfrequenzen von $p^0 = 0.5$ zu einem labilen nicht trivialen Gleichgewicht in einem der Zentralpunkte führen, während im Fall $p^0 > 0.5$ die Populationen in A^4 -Typen, bei $p^0 < 0.5$ in a^4 -Typen fixiert werden.

Wird die Wirkung der genotypisch bedingten Fremdbestäubungsrate auf das Gleichgewicht mit den Ergebnissen aus den Untersuchungen über den Einfluß der Selektion verglichen (Tab. 1, s. a. Teil I), so wird deutlich, daß auch in den hier untersuchten Beispielen eine erhöhte Fremdbestäubungsrate eines Genotyps in der Tendenz die gleiche Wirkung ausübt wie Selektion gegen diesen Genotyp. Eine geringere Fremdbestäubungsrate entspricht einer Selektion auf diesen Genotyp.

Bei Berücksichtigung der Selektion erfordern diejenigen Kombinationen von Fitness- und Fremdbestäubungswerten besonderes Interesse, bei denen beide Faktoren nicht gleichsinnig auf die Veränderungen der Genfrequenzen wirken (z. B. $T_2 > T_1 = T_3 = T_4 = T_5$, $w_2 > w_1 = w_3 = w_4 = w_5$). In diesen Fällen kann die durch unterschiedliche Selbstungsraten bedingte „Selektion“ durch entsprechende Fitnesswerte der Genotypen kompensiert werden (Tab. 1). Es werden ebenfalls Gleichgewichte erreicht, für die p^∞ die Werte 0, 0.5, 0.75 und 1.0 annehmen kann.

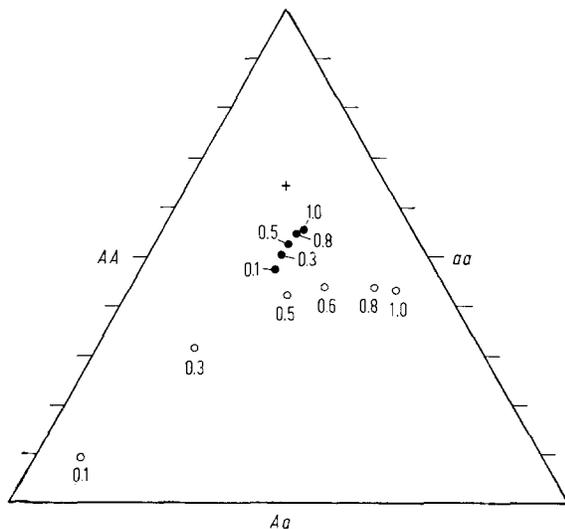


Abb. 1. Gleichgewichte von Gametenpopulationen unter den Bedingungen $T_2 = 0.5 > T_1 = T_3 = T_4 = T_5 = T$, $w_3 = 1.0 > w_1 = w_2 = w_4 = w_5 = w$. Die Ziffern in der Abb. stellen die T -Werte dar, unter denen das Gleichgewicht erreicht wird.

+ : $w = 0.1$, ● : $w = 0.5$, ○ : $w = 0.9$

Gleichgewichte, die nicht in einem der End-, Seiten- bzw. Zentralpunkte liegen, ergeben sich dann, wenn die Dominanzverhältnisse im Selektionsmodell von denen im Befruchtungsmodell abweichen. Als Beispiele wurden in Abbildung 1 Gleichgewichte von Gametenpopulationen eingetragen, die unter der Bedingung $T_2 > T_1 = T_3 = T_4 = T_5 = T$ und $w_3 = 1.0 > w_1 = w_2 = w_4 = w_5 = w$ erreicht werden. Hierbei wurde für T_2 ein Wert von 0.5 angenommen. Die Werte von T sind jeweils in der Abbildung aufgeführt worden. Es wird deutlich, daß bei schwacher Selektion ($\circ : w = 0.9$) die Lage des Gleichgewichts erheblich durch Differenzen zwischen den Fremdbefruchtungsraten beeinflußt wird. Mit zunehmender Selektionsintensität ($\bullet : w = 0.5$) vermindert sich deren Wirkung. Wie bereits im ersten Teil der Arbeit für $T_i = T$ dargestellt, hat die Selbstungsrate auch unter den hier angenommenen Bedingungen in Interaktion mit starker Selektion ($+ : w = 0.1$) nur einen geringen Einfluß auf die genotypische Zusammensetzung der Populationen im Gleichgewicht.

Schluß

In der Regel bewirkt Selektion in Populationen, die sich nicht im Gleichgewicht befinden, sowohl eine Veränderung der Genotypenfrequenzen als auch der Genfrequenzen. Das gleiche gilt für Gleichgewichtspopulationen, die einen Wandel der Selektionsbedingungen erfahren. Im Gegensatz hierzu bedingt Selbstung eine Veränderung der Genotypenfrequenz ohne Beeinflussung der Genfrequenz, wenn gleiche Selbstungsraten für alle Genotypen angenommen werden. Werden in die Überlegungen jedoch genotypisch bedingte Differenzen zwischen den Selbstungsraten der Genotypen einbezogen, so ist auch ohne Selektionsdruck eine Veränderung der Genfrequenzen zu erwarten.

Während Fitnessdifferenzen eine Selektion auf Grund von Vitalitätsunterschieden im Zygoten- bzw. Gametenstadium bedingen, ist die „Selektion“ als Folge von Differenzen im Befruchtungsmodus unabhängig von der Vitalität der Genotypen. Damit können in Populationen mit partieller Selbstung zwei Systeme wirksam werden, die unabhängig voneinander sind, jedoch in der Tendenz den gleichen Effekt auf die genotypische Zusammensetzung haben können. Beide Systeme können als Antagonisten auftreten und ihre Wirkung teilweise oder ganz kompensieren.

Hieraus ergeben sich Konsequenzen für die Schätzung der genotypischen Fitness aus den Genotypenfrequenzen zweier aufeinanderfolgender Generationen, wie sie von Hayman (1953) unter Berücksichtigung gleicher Selbstungsraten entwickelt und von Allard et al. (1968) angewandt wurden. Werden jedoch genotypisch bedingte Fremdbestäubungsraten vernachlässigt und statt dessen Durchschnittswerte

verwandt, so umfaßt der geschätzte „Fitnesswert“ eines Genotyps neben der eigentlichen Fitness auch die Komponente, die auf Differenzen im Befruchtungsmodus zwischen den Genotypen zurückzuführen ist. Das Ausmaß einer solchen Fehlschätzung wurde von Wöhrmann (1967) untersucht. Dabei ergab sich, daß vor allem bei geringen Differenzen zwischen den relativen Fitnesswerten und großen Differenzen im Befruchtungssystem eine erhebliche Fehlschätzung der wahren Fitnesswerte zu erwarten ist.

Beide Systeme haben einen unabhängigen Einfluß auf die genetische Variabilität der Populationen, was am folgenden Beispiel erläutert werden soll. Werden z. B. Mutationen in einer Population induziert, die eine Verminderung der Fitness der Homozygoten oder der Heterozygoten zur Folge haben, so werden die Träger der Mutation und damit die Mutation selbst eliminiert. Durch erhöhte Selbstungsrate der entsprechenden Genotypen kann jedoch der Selektionsnachteil kompensiert werden und somit die Mutation in der Population erhalten bleiben. Dieser Vorgang führt einerseits zur Verminderung der Populationsfitness, zum anderen ermöglicht er die Erhaltung der genetischen Variabilität. Die genetische Variabilität aber ist eine notwendige Voraussetzung sowohl für die Erhaltung als auch für die Evolution einer Population.

Herrn Prof. Dr. W. Seyffert danke ich für die Unterstützung dieser Arbeit.

Eingegangen 16. Juli 1970

Angenommen durch W. Seyffert

Zusammenfassung

Im dritten Teil dieser Arbeit wurde der Einfluß genotypisch bedingter Fremdbefruchtungsraten auf die Zusammensetzung tetraploider Populationen im Stadium des genetischen Gleichgewichts untersucht. Entsprechend den an diploiden Populationen gewonnenen Ergebnissen (2. Teil) konnte gezeigt werden, daß auch bei Tetraploiden allein durch genetisch bedingte Differenzen zwischen den Selbstungsrate Gleichgewichtssituationen entstehen, die sonst nur unter dem Einfluß der Selektion ermöglicht werden. Die „selektive Wirkung der Selbstungsrate“ kann durch entsprechende Fitnessmuster kompensiert werden.

Literatur

1. Allard, R. W., Jain, S. K., Workman, P. L.: The genetics of inbreeding populations. *Advances in Genetics* **14**, 55–131 (1968). — 2. Hayman, B.: Mixed selfing and random mating when homozygotes are at a disadvantage. *Heredity* **7**, 185–192 (1953). — 3. Wöhrmann, K.: Fremdbefruchtungsrate und genotypische „fitness“. *Züchter* **37**, 142–145 (1967). — 4. 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). — 5. Wöhrmann, K., Lange, P.: Untersuchungen zur Wechselwirkung von Selektion und Selbstungsrate auf das genetische Gleichgewicht unter besonderer Berücksichtigung tetraploider Populationen. II. Modell für diploide Populationen. *Theor. Appl. Gen.* **40**, 289–295 (1970).

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