

Simulation von Populationen mit zufällig fluktuierenden Fitnesswerten

HEINRICH ALBRECHT SCHUMACHER und KLAUS WÖHRMANN

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

Simulation of Populations with Randomly Fluctuating Fitness Values

Summary. The behaviour of populations due to fluctuating fitness values has been investigated using a computer. Six model systems were considered. The results have been illustrated by figures showing the composition of the populations as a function of the number of generations. The curves obtained for the genotype frequencies of the zygotes and adults (Z_i and f_i) from repeated runs have been analysed statistically by characteristic parameters as means, relative variances RV_{Z_i} and RV_{f_i} and fluctuation frequencies. The study gave the following results:

1. The value of the parameters is determined by the selection coefficient s , the relative variance of the fitness values RV_{w_i} , the position of the deterministic equilibrium and the fertilization system.
2. In the systems without selfing the extent of the fluctuations, measured by RV_{Z_i} and RV_{f_i} , primarily is caused by RV_{w_i} ; the fluctuation frequency, as a measure for the length of time of the deviation from the mean, on the contrary is determined by s .
3. Equal rates of selfing (S_i) of the three genotypes and lesser rates of selfing of the heterozygotes ($S_2 < S_1 = S_3$) extend, whereas greater rates of selfing of the heterozygotes ($S_2 > S_1 = S_3$) reduce, the fluctuations.
4. In all systems the mean of the frequency of the heterozygotes was smaller than the value of the deterministic equilibrium. The size of the difference, called heterozygote decrease A_{22} resp. A_{f2} , showing dependencies similar to RV_{Z_i} and RV_{f_i} .
5. The relative variances of the heterozygote frequencies ordinarily were lower than those of the homozygote frequencies. This means that the heterozygote frequencies are less influenced by fluctuations of the fitness values.

Einleitung

Die meisten Untersuchungen und Modelle in der Populationsgenetik gehen von konstanten genotypischen Fitnesswerten aus. Es konnte jedoch in Experimenten gezeigt werden, daß die Annahme konstanter Werte in natürlichen Populationen nur selten zutrifft, weil zahlreiche Faktoren auf die Fitness einwirken und sie beeinflussen können. Neben gerichteten Veränderungen, wie sie z. B. für zeitabhängige, frequenzabhängige oder dichteabhängige Fitnesswerte auftreten (Kojima, 1971), gibt es auch ungerichtete, d. h. zufällige Schwankungen. Hierfür können z. B. Schwankungen der Umweltbedingungen, wechselnder genetischer Hintergrund oder bei begrenzten Populationen auch genetische Drift verantwortlich sein.

Zu diesem Problem liegen bisher nur wenige experimentelle und theoretische Untersuchungen vor. Erste Hinweise auf variable Fitnesswerte kamen von Untersuchungen an der Motte *Panaxia dominula* L. (Fisher und Ford, 1947) mit einer theoretischen Bearbeitung von Wright (1948). Weitere Untersuchungen an *Drosophila* und einigen anderen panmiktischen Arten zeigten ebenfalls eine deutliche Variation der genotypischen Selektionswerte von Generation zu Generation. Ausführliche Daten für vorwiegend

selbstbefruchtende Populationen erhielten Allard und Workman (1963) an Limabohnen, sie wurden durch Angaben von Jain und Allard (1960) und Allard, Jain und Workman (1968) ergänzt.

In einer theoretischen Arbeit untersuchte Kimura (1954) zunächst ein System für einen Locus mit zwei Allelen. Dabei fand er eine exakte Lösung für den Fall selektiv neutraler Gene und zeigte, daß sich die Populationen unter diesen Bedingungen mit zunehmender Zahl der Generationen in die Nähe der Fixierungsregionen begeben. Diese Erscheinung nannte er Quasifixierung. Sie führt in begrenzten Populationen zur Fixierung. Später (Kimura, 1962) erweiterte er seine Analyse auf selektiv nicht neutrale Gene. Eine Simulationsstudie dieses Modells wurde von Barker und Butcher (1966) durchgeführt. Jain und Marshall (1968) simulierten ein Modell mit Heterozygotenvorteil und partieller Inzucht. Dabei zeigte es sich, daß variable Fremdbestäubungsraten den Bereich für stabilen Polymorphismus nur wenig, variable Selektionsparameter dagegen sehr stark vergrößerten. Erst kürzlich berechneten Ohta und Kimura (1972) die Fixierungszeit für begrenzte Populationen in einem ähnlichen System ohne Inzucht und verglichen ihre Ergebnisse mit eigenen Simulationsexperimenten. Ohta (1972) diskutierte die Bedeutung dieser Resultate.

tate für Evolutionsereignisse. Weitere Berechnungen und Simulationen von Kimura (1955, 1970) und Gillespie (1972) ergänzen diese Untersuchungen.

Allen diesen Arbeiten ist gemeinsam, daß sie vor allem das durchschnittliche Verhalten vieler Populationen untersuchen. Insbesondere wurden relative Aufenthaltswahrscheinlichkeiten, mittlere Fixierungszeiten und Fixierungsraten für die Populationen zu bestimmten Generationen berechnet. Das heißt, daß die Wahrscheinlichkeit für einen bestimmten Zustand einer Population zu einem gegebenen Zeitpunkt ermittelt wurde, ohne die Veränderungen innerhalb der Population im Generationsablauf zu berücksichtigen. Von gleicher Bedeutung erscheint uns die Frage, ob sich für das Schicksal der einzelnen Population, durch Zufallsereignisse bedingt, neue Möglichkeiten ergeben. Dazu ist es erforderlich, das Verhalten einzelner Populationen über eine größere Anzahl von Generationen zu verfolgen und daraus charakteristische Eigenschaften und Abhängigkeiten von Zufallsparametern abzuleiten. Diesem Zweck dient die vorliegende Arbeit, die zunächst nur von unbegrenzten Populationen ausgeht.

Das Modell

Es wird ein System mit einem Locus, zwei Allelen (A, a) und unbegrenzter Populationsgröße untersucht. Den drei Genotypen AA, Aa, aa werden die Ausgangszygotenfrequenzen $Z_1 = 0,5$, $Z_2 = 0,25$, $Z_3 = 0,25$ sowie mittlere Fitnesswerte \bar{w}_i zugeordnet. Die Selektion wirkt auf die Zygoten während sie zu Adulten heranwachsen (Adultenfrequenzen = f_i). Die Adulten bilden Gameten, aus denen wieder Zygoten entstehen.

Die Zygotenfrequenzen wurden aus den Adultenfrequenzen nach einem Modell von Wöhrmann (1967) berechnet. Die Fitnesswerte w_i sind in jeder Generation nach einem Programm für gleichverteilte Zu-

fallzahlen¹⁾ gebildet und zu normalverteilten Werten transformiert worden. Diese Fitnesswerte wurden mit Hilfe des χ^2 -Testes auf ihre Normalverteilung geprüft. Dabei trat in keinem Fall eine signifikante Abweichung auf. Als Parameter der Normalverteilung wurden der Mittelwert \bar{w}_i und die relative Varianz RV_{w_i} variiert. Die Untersuchung wurde für folgende zwei Fitness- und fünf Selbstungssysteme durchgeführt, die als Modellsysteme kombiniert wurden:

Mittelwerte der Fitnesswerte:

1. $\bar{w}_1 = 1 - s$, $\bar{w}_2 = 1$, $\bar{w}_3 = 1 - s$
2. $\bar{w}_1 = 1 - 2s$, $\bar{w}_2 = 1$, $\bar{w}_3 = 1 - s$

Genotypische Selbstungsraten (nicht variabel):

1. $S_i = 0$.
2. $S_i = 0,5$
3. $S_1 = 0,5$, $S_2 = 0,9$, $S_3 = 0,5$
4. $S_1 = 0,9$, $S_2 = 0,5$, $S_3 = 0,9$
5. $S_i = 0,9$

Die Simulationen wurden auf der Rechenanlage Control Data 3300 des Zentrums für Datenverarbeitung der Universität Tübingen durchgeführt. Die dabei errechneten Zygotenfrequenzen wurden in Abhängigkeit von der Generationszahl durch einen Plotter dargestellt. Daneben wurden die Kurvenverläufe für die Populationsdynamik statistisch ausgewertet.

Ergebnisse

1. Beschreibung der Populationsdynamik

Zur Beschreibung der Populationsdynamik werden als charakteristische Beispiele Abbildungen vom Populationsverhalten in beiden Fitness-Systemen ohne Selbstung vorgeführt. Die Abbildungen werden dabei anhand der Zygotenvarianzen V_{Z_i} den Varia-

¹⁾ Programm des Zentrums für Datenverarbeitung der Universität Tübingen.

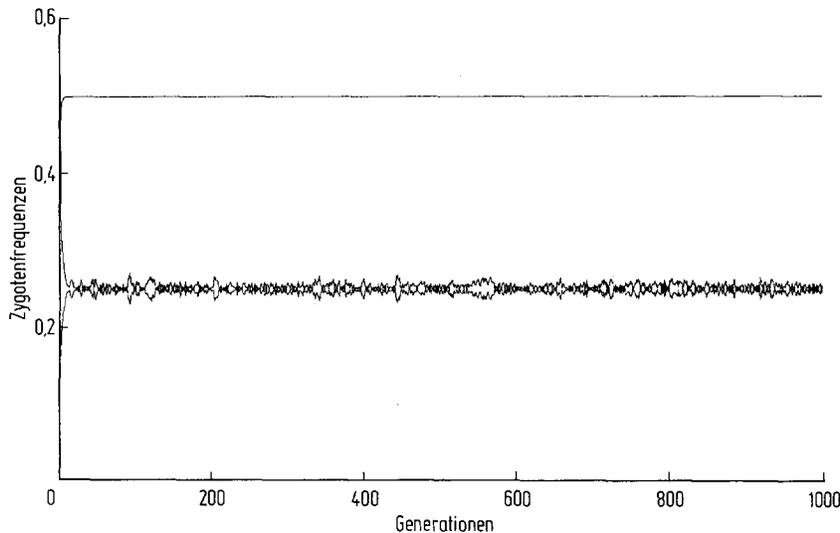
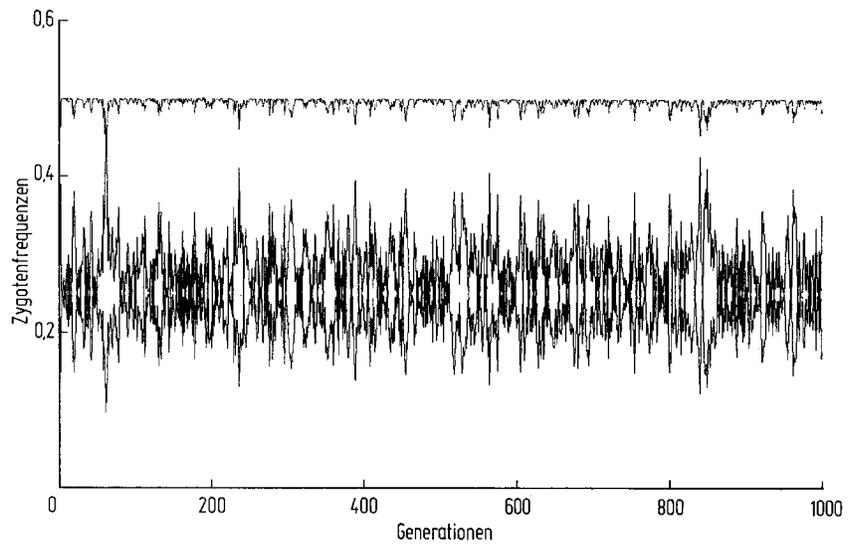


Abb. 1. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 1. Modellsystem mit $s = 0,5$ und $RV_{w_i} = 0,000675$

Abb. 2. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 1. Modellsystem mit $s = 0,5$ und $RV_{wi} = 0,04$



tionsbreiten der Zygotenfrequenzen BZ_i und der sogenannten Blasengröße B beschrieben und verglichen. Als Blase wird der Abschnitt zwischen zwei Überkreuzungspunkten der Zygotenfrequenzen bezeichnet, die im deterministischen Gleichgewicht die gleichen Werte haben (im 1. System $Z_1 = Z_3 = 0,25$, im 2. System $Z_2 = Z_3 = 0,44$). Die Varianzen und die Variationsbreiten der Zygotenfrequenzen sind ein Maß für die Amplituden der Schwankungen, während die Blasengröße die zeitliche Dauer der Abweichung vom deterministischen Gleichgewichtszustand angibt.

Zunächst sollen die „einfachen Verhaltensformen“ der einzelnen Populationen beschrieben werden (Abb. 1 und 2). Sie treten bei großem Selektionskoeffizienten s auf und sind dadurch gekennzeichnet, daß

der Kurvenverlauf über den gesamten beobachteten Zeitraum hinweg einheitlich erscheint. Eine Unterteilung in charakteristische Abschnitte ist kaum möglich. Auch Quasifixierung, wie sie von Kimura (1954) beschrieben wurde, tritt nicht auf. Bei kleinem s gehen sie zwanglos in „zusammengesetzte“ Typen über (z. B. Abb. 4), die ihrerseits zur Quasifixierung überleiten (Abb. 5). Dabei lassen sich für das Verhalten der Populationen verschiedene Phasen unterscheiden, die auch Bedingungen vorspiegeln können, die nicht vorgegeben waren.

Eine Übersicht über die charakteristischen Parameter der in den Abbildungen dargestellten Populationen gibt die Tab. 1. Allgemein zeigt sich, daß die Varianzen der Heterozygotenfrequenzen stets kleiner

Tabelle 1. Die charakteristischen Parameter der in den Abb. 1–6 dargestellten Populationen (V_{Z_i} = Varianz der Zygotenfrequenzen Z_i , BZ_i = Variationsbreite der Zygotenfrequenz Z_i , B_{max} = maximale Blasengröße, s = Selektionskoeffizient, RV_{wi} = relative Varianz des Fitnesswertes w_i)

	V_{Z_1}	V_{Z_2}	V_{Z_3}	BZ_1	BZ_2	BZ_3	B_{max}
1. System: $s = 0,5$, $RV_{wi} = 0,000625$ Abb. 1	0,00003	0,0000001	0,00003	0,23–0,27	0,4999–0,50	0,23–0,27	16 Gen.
1. System: $s = 0,5$, $RV_{wi} = 0,04$ Abb. 2	0,0025	0,00004	0,0025	0,10–0,47	0,42–0,50	0,10–0,47	16 Gen.
1. System: $s = 0,05$, $RV_{wi} = 0,000625$ Abb. 3	0,00035	0,0000015	0,00035	0,20–0,30	0,498–0,50	0,20–0,30	180 Gen.
1. System: $s = 0,05$, $RV_{wi} = 0,04$ Abb. 4	0,02	0,002	0,02	0,02–0,75	0,23–0,50	0,02–0,75	110 Gen.
1. System: $s = 0,05$, $RV_{wi} = 0,04$ Abb. 5	0,05	0,02	0,05	0,00003–0,99	0,01–0,50	0,00003–0,99	160 Gen.
2. System: $s = 0,05$, $RV_{wi} = 0,04$ Abb. 6	0,01	0,007	0,03	0,004–0,38	0,10–0,50	0,15–0,90	—

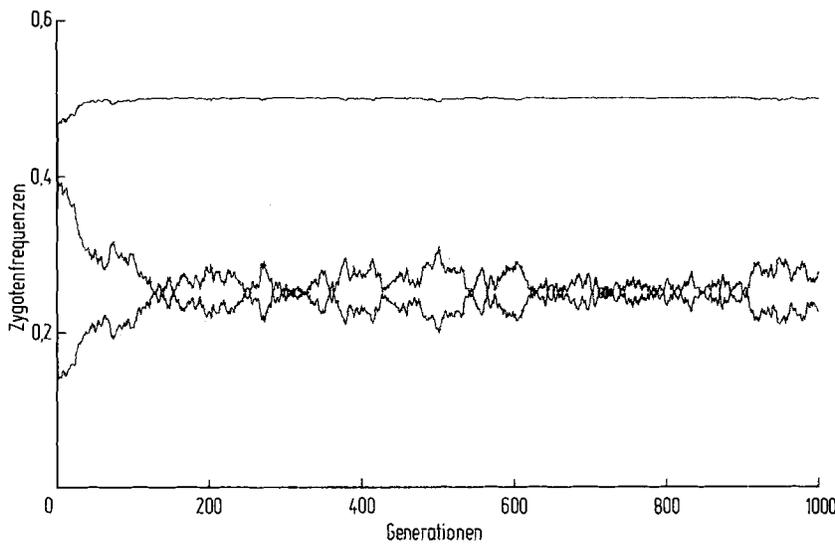


Abb. 3. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 1. Modellsystem mit $s = 0,05$ und $RV_{wi} = 0,000625$

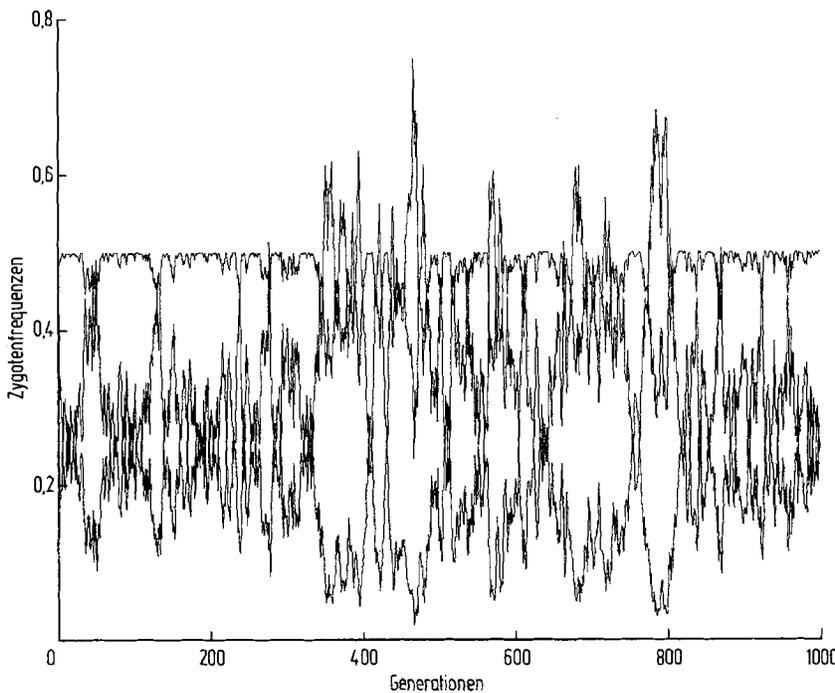


Abb. 4. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 1. Modellsystem mit $s = 0,05$ und $RV_{wi} = 0,04$

als die der Homozygotenfrequenzen sind (siehe auch statistischer Teil). Wird das Verhalten von Populationen mit gleichen Selektionskoeffizienten s und unterschiedlichen relativen Varianzen (Varianz/Mittelwert) der Fitnesswerte RV_{wi} , z. B. in Abb. 1 mit Abb. 2 bzw. in Abb. 3 mit Abb. 4 und 5 verglichen, so zeigt es sich, daß größere RV_{wi} -Werte in erster Linie zu größeren Amplituden, d. h. Varianzen der Zygotenfrequenzen, führen. Wird dagegen das Verhalten von Populationen mit gleichem RV_{wi} und unterschiedlichen Selektionskoeffizienten, z. B. in den Abb. 1 und 3 verglichen, so fällt auf, daß nicht nur die Amplituden, sondern auch die Blasen bei kleiner werdenden s -Werten größer werden. Der Kurvenverlauf erscheint gleichsam aufgebläht.

Das Schicksal von Populationen bei kleinem s wird mit größer werdendem RV_{wi} immer unbestimmter. Zwar ist der Kurvenverlauf für $s = 0,05$ und $RV_{wi} = 0,000625$ (Abb. 3) noch relativ einheitlich, doch deuten sich hier bereits Phasen mit größeren bzw. kleineren Schwankungen der Zygotenfrequenzen an. Dieses Verhalten wird bei $s = 0,05$ und $RV_{wi} = 0,04$ noch ausgeprägter (Abb. 4 und 5). In der Abb. 4 zeigt die Population ein relativ gemäßigtes Verhalten. Während der ersten 300 und letzten 200 Generationen gehen die Schwankungen nicht über das bei $s = 0,05$ und $RV_{wi} = 0,01$ gefundene Maß hinaus. Dazwischen sind die Amplituden etwas größer. In der Abb. 5 unter gleichen Annahmen können dagegen die Variationsbreite sowie die Blasengröße erheblich zu-

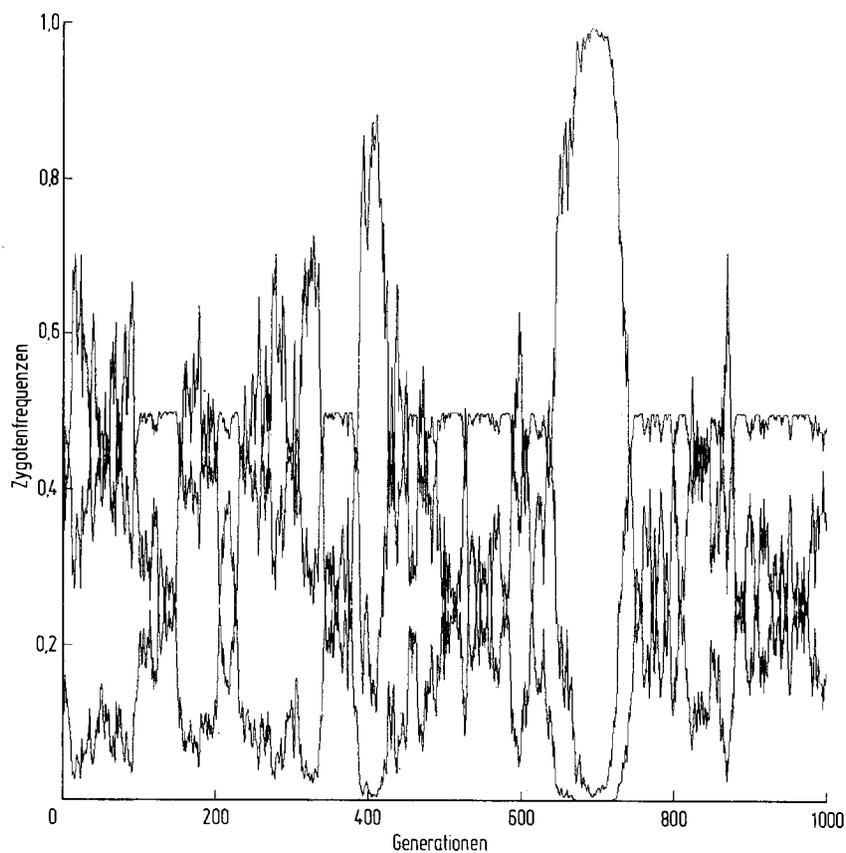


Abb. 5. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 1. Modellsystem mit $s = 0,05$ und $RV_{wi} = 0,04$

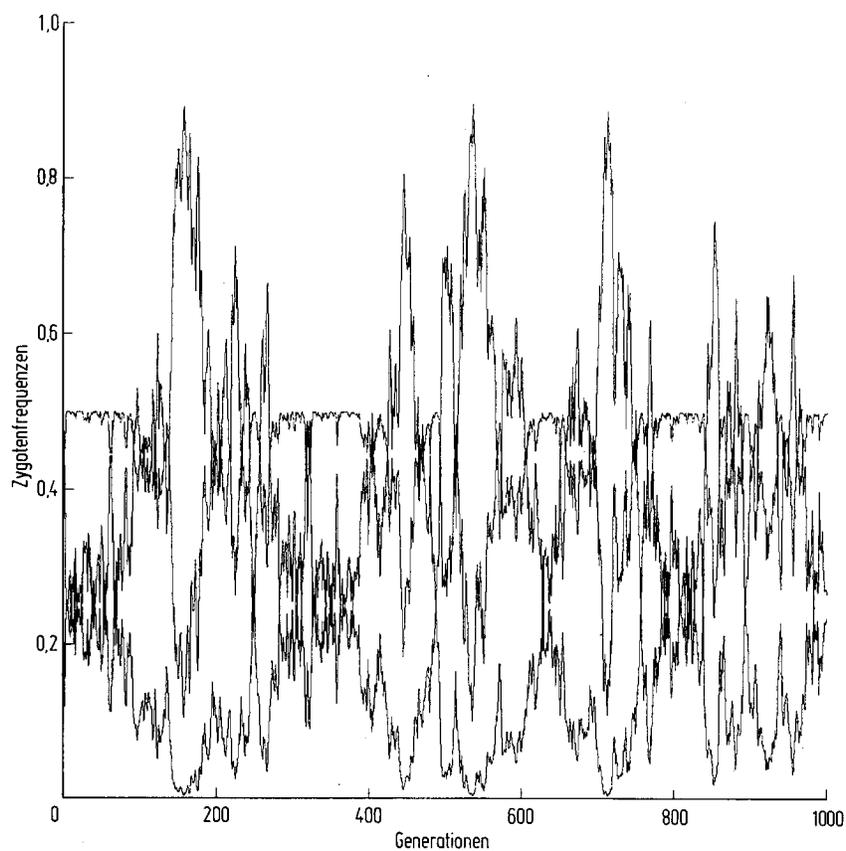


Abb. 6. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 2. Modellsystem mit $s = 0,05$ und $RV_{wi} = 0,04$

nehmen. Nach etwa 700 Generationen erscheint sogar eine Quasifixierung möglich.

Auch im 2. System schwanken die Zygotenfrequenzen bei großem s und kleinem RV_{wi} nur gering um ihre deterministischen Gleichgewichtswerte ($Z_1 = 0,11$, $Z_2 = 0,44$, $Z_3 = 0,44$). Sie ändern ihr Verhalten bei kleineren s bzw. größeren RV_{wi} analog zum 1. System. Dadurch ist in beiden Systemen bei $s = 0,05$ und $RV_{wi} = 0,04$ ein ähnlicher Kurvenverlauf möglich (vgl. Abb. 5 mit Abb. 6). In beiden Fällen

wechseln Phasen, in denen die Homozygotenfrequenzen umeinander schwanken, wie für das 1. System typisch, mit Phasen ab, in denen eine Homozygotenfrequenz um die Heterozygotenfrequenz schwankt, wie im 2. System typisch.

Im 3. System ($s = 0$) gehen die beiden vorherigen Systeme ineinander über. Im deterministischen Fall bleiben die Anfangsfrequenzen erhalten, das System befindet sich im labilen Gleichgewicht. Die Annahme von Schwankungen um einen Gleichgewichtspunkt

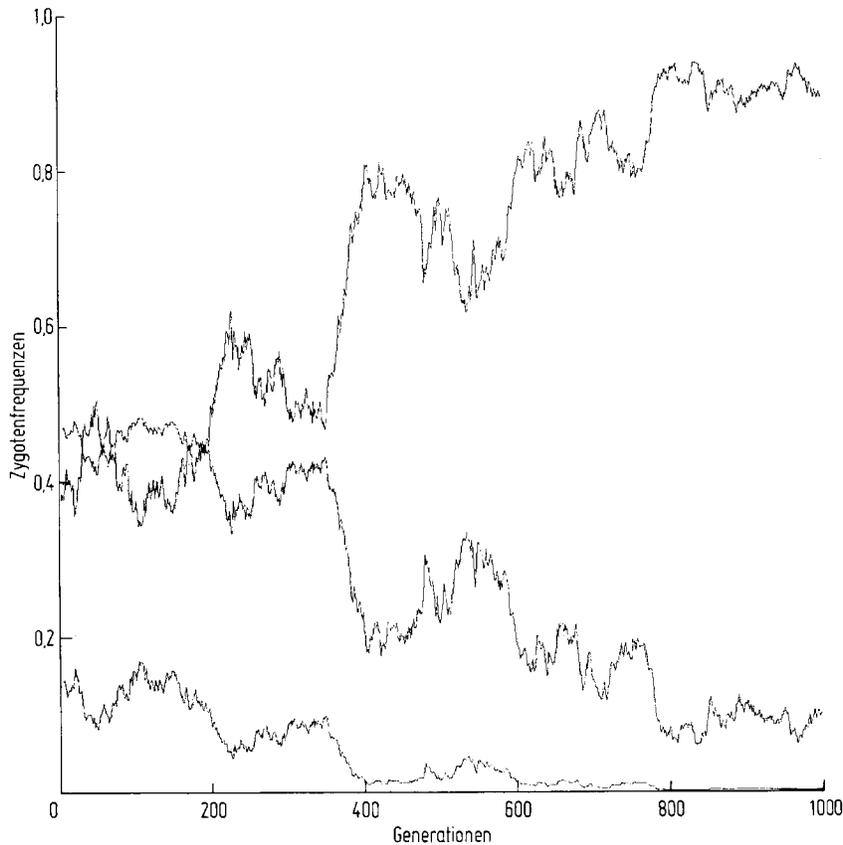


Abb. 7. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 3. System mit $s = 0$ und $RV_{wi} = 0,0025$

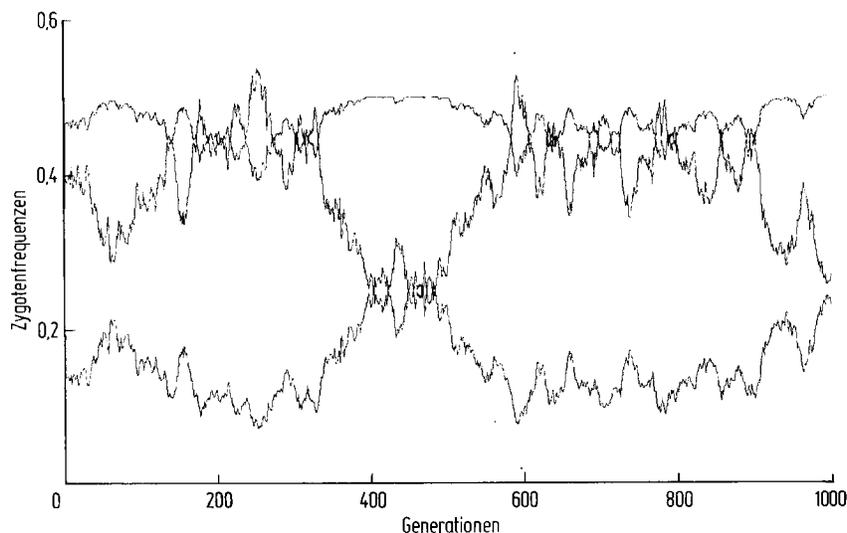


Abb. 8. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 3. System mit $s = 0$ und $RV_{wi} = 0,0025$

ist nicht mehr gerechtfertigt, Mittelwerte und Varianzen wie in Tab. 1 anzugeben, erscheint daher auch nicht mehr sinnvoll.

Die Abbildungen dieses Systems zeigen verschiedene Verhaltensphasen. Reihenfolge und Länge dieser Phasen variieren in den verschiedenen Läufen. Für zwei Bedingungen ($RV_{wi} = 0,0025$ und $RV_{wi} = 0,04$) sollen jedoch jeweils zwei extreme Beispiele vorgeführt werden (Abb. 7–10), die einen Einblick in die Fülle der beobachteten Möglichkeiten für das Verhalten der Populationen geben. In der Abb. 7 ($RV_{wi} = 0,0025$) erreichen die Heterozygoten sehr schnell eine Frequenz von fast 0,5. Beinahe 350 Generationen lang ist ihre Häufigkeit über 0,4, bevor sich eine Abwärtstendenz durchsetzt. Diese Phase entspricht dem typischen Verhalten einer Population des 2. Systems mit $s = 0,05$ und $RV_{wi} = 0,0025$. Nach 1000 Generationen ist Z_2 auf etwa 0,1 abgesunken. Die beiden Homozygotentypen sind zwar im Hinblick auf ihre mittleren Fitnesswerte gleich, doch spielt in diesem Beispiel die Ausgangsfrequenz der Zygoten eine entscheidende Rolle. Auf Grund der größeren Anfangsfrequenz von 0,5 dominiert der Genotyp AA am Schluß mit einer Häufigkeit von 0,9.

Die Population in der Abb. 8 (gleiche Bedingungen) zeigt in den ersten 340 Generationen ebenfalls ein dem 2. System entsprechendes Verhalten. Doch dann verhält sie sich wie eine Population des 1. Fitness-Systems. Hun-

dert Generationen lang wird ein Selektionskoeffizient von $s = 0,25$ bzw. 0,5 ($RV_{wi} = 0,02$) vorgetauscht. Danach kehrt sie zur anfänglichen Zusammensetzung zurück. Diese Abbildung stellt keine Ausnahme dar. Eine Tendenz zur Quasifixierung, wie sie in Abb. 7 zu sehen ist, kann sich auch wieder umkehren und in einem vorgetauschten Gleichgewichtszustand enden.

Die Population in Abb. 9 ($RV_{wi} = 0,04$) entspricht in ihrem Verhalten denen in Abb. 5 und 6. Offensichtlich werden die Unterschiede zwischen den Fitnessmittelwerten durch ihre großen Varianzen bei kleinem s überspielt, so daß die Kurven in allen drei Systemen einen ähnlichen Verlauf nehmen können. Dies kann hier zu einer zeitweilig beträchtlichen Verminderung eines Allels führen, ohne daß das andere Allel fixiert wird.

In der Abb. 10 verhält sich die Population zunächst ähnlich wie im vorigen Fall (150 Gen.). Doch dann scheint ein Allel völlig verloren zu gehen. Der Genotyp AA erreicht dabei Zygotenfrequenzen bis zu 0,99988. Nach mehr als 800 Generationen tritt jedoch das seltene Allel wieder mit größerer Frequenz in Erscheinung. Z_1 sinkt dabei auf eine Häufigkeit von etwa 0,85 ab.

Es wurden noch sieben weitere Läufe unter den gleichen Bedingungen durchgeführt. In vier Fällen war nach 1000 Generationen eine der beiden Homozygotenfrequenzen 0,9, ohne daß die Häufigkeiten

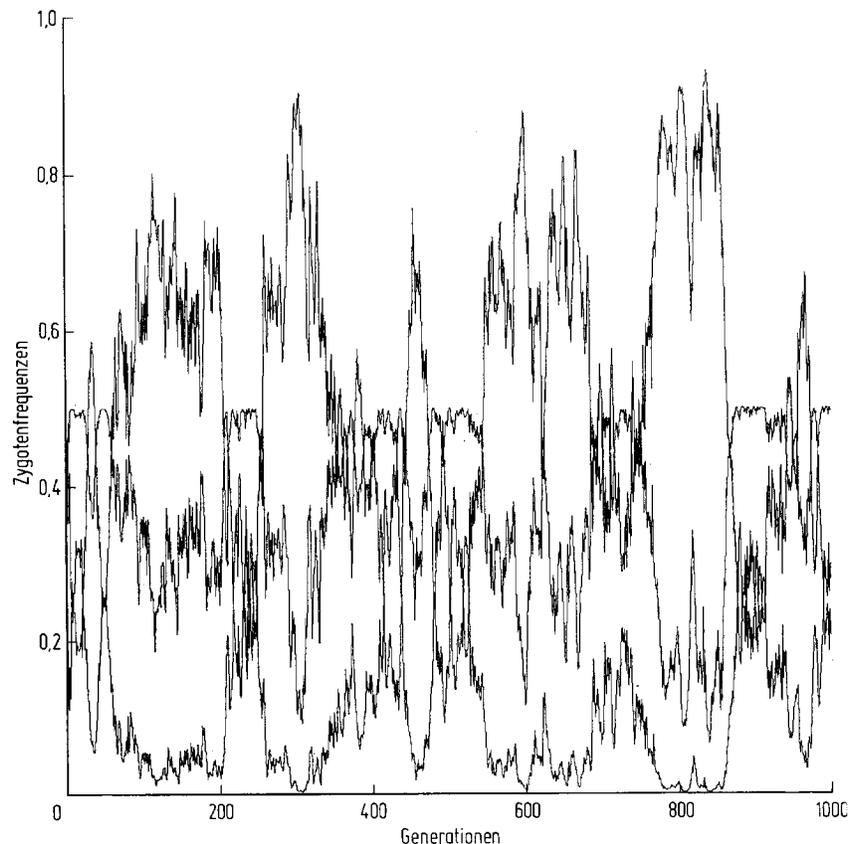


Abb. 9. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 3. System mit $s = 0$ und $RV_{wi} = 0,04$

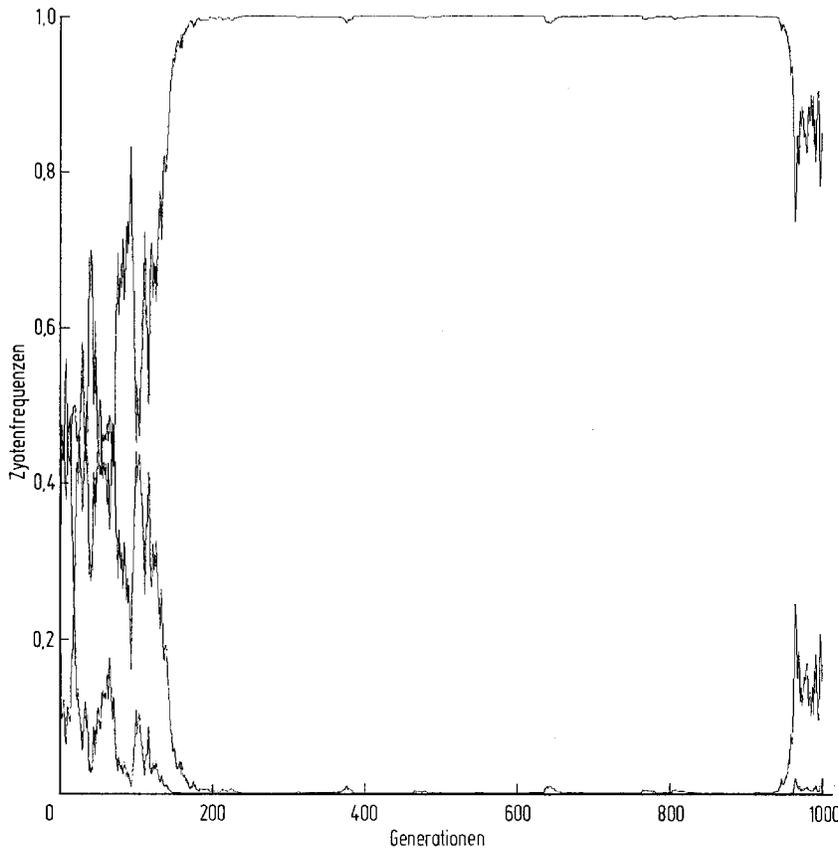


Abb. 10. Darstellung der Zygotenfrequenzen in Abhängigkeit von der Generationszahl für das 3. System mit $s = 0$ und $RV_{wi} = 0,04$

bis zur 1000. Generation merklich weiter abnehmen. In einem Fall wurde eine Genfrequenz nach 780 Generationen kleiner als 0,000001. Danach wurde dieser Lauf abgebrochen.

2. Statistische Auswertung

Für die statistische Auswertung der durchgeführten Läufe wurden die folgenden, das Verhalten der Populationen charakterisierenden Parameter eingeführt:

1. Mittelwert der Zygoten- bzw. Adultenfrequenzen der 200.—1000. Generation \bar{Z}_i bzw. \bar{f}_i ,
2. Relative Varianz der Zygoten- bzw. Adultenfrequenzen RV_{Z_i} bzw. $RV_{f_i}(V_{Z_i}/\bar{Z}_i$ bzw. $V_{f_i}/\bar{f}_i)$,
3. Abnahme der mittleren Heterozygotenfrequenz vom deterministischen Gleichgewichtswert A_{Z_2} bzw. A_{f_2} und
4. Schwankungsfrequenz F_{Z_i} bzw. F_{f_i} , als Häufigkeit, mit der die Z_i bzw. f_i ihren Mittelwert überschreiten.

Diese Parameter wurden über zehn Computerläufe gemittelt, ihre Abhängigkeit von den eingegebenen Zufallsparametern, dem Selektionskoeffizienten s und der relativen Varianz der Fitnesswerte RV_{wi} , untersucht und für die verschiedenen Modellsysteme verglichen.

Tabelle 2. Mittelwerte der Zygotenfrequenzen und deren relative Varianzen für das 1. System ohne Selbstung bei verschiedenen Selektionskoeffizienten s und relativen Varianzen der Fitnesswerte RV_{wi}

RV_{wi}	Z_1	Z_2	Z_3	RV_{Z1}	RV_{Z2}	RV_{Z3}
$s = 0,50$						
,0400	,252	,495	,253	,009438	,0001050	,009524
,0225	,249	,498	,253	,004932	,0000263	,004950
,0025	,251	,499	,250	,000503	,0000002	,000503
,0000	,250	,500	,250	—	—	—
$s = 0,25$						
,0400	,256	,490	,254	,020145	,0004960	,020275
,0225	,255	,494	,251	,011221	,0001580	,010851
,0025	,250	,499	,251	,001184	,0000014	,001177
,0000	,250	,500	,250	—	—	—
$s = 0,05$						
,0400	,288	,444	,268	,095999	,0145740	,093206
,0225	,266	,470	,264	,055768	,0047100	,054841
,0025	,255	,497	,248	,006097	,0000380	,006132
,0000	,250	,500	,250	—	—	—

Die Tab. 2—4 enthalten die Mittelwerte und relativen Varianzen der Zygotenfrequenzen (Tab. 2), Adultenfrequenzen (Tab. 3) und die Schwankungsfrequenzen (Tab. 4) für das 1. Modellsystem. Aus diesen lassen sich folgende Aussagen ableiten. Bei steigendem RV_{wi} und konstantem s nimmt die Häu-

Tabelle 3. Mittelwerte der Adultenfrequenzen und deren relative Varianzen für das 1. System ohne Selbstung bei verschiedenen Selektionskoeffizienten s und relativen Varianzen der Fitnesswerte RV_{wi}

RV_{wi}	f_1	f_2	f_3	RV_{f1}	RV_{f2}	RV_{f3}
$s = 0,50$						
,0400	,170	,659	,171	,020926	,006894	,020225
,0225	,167	,663	,170	,010919	,003671	,010995
,0025	,168	,666	,167	,001111	,000377	,001144
,0000	,167	,667	,167	—	—	—
$s = 0,25$						
,0400	,221	,560	,219	,028511	,008587	,028650
,0225	,220	,564	,216	,015936	,004434	,015219
,0025	,215	,570	,215	,001670	,000445	,001673
,0000	,214	,572	,214	—	—	—
$s = 0,05$						
,0400	,282	,456	,262	,101996	,023338	,098690
,0225	,261	,481	,258	,059061	,009445	,058336
,0025	,249	,509	,242	,006511	,000519	,006524
,0000	,244	,512	,244	—	—	—

Tabelle 4. Mittelwerte der Schwankungsfrequenzen von Zygoten- und Adultenfrequenzen für das 1. System ohne Selbstung bei verschiedenen Selektionskoeffizienten s und relativen Varianzen der Fitnesswerte RV_{wi}

RV_{wi}	F_{Z1}	F_{Z2}	F_{Z3}	F_{f1}	F_{f2}	F_{f3}
$s = 0,50$						
,0400	,263	,298	,266	,338	,502	,337
,0225	,276	,303	,275	,358	,485	,344
,0025	,272	,314	,274	,351	,502	,365
$s = 0,25$						
,0400	,169	,209	,171	,247	,481	,247
,0225	,170	,213	,172	,251	,478	,251
,0025	,180	,207	,180	,257	,498	,256
$s = 0,05$						
,0400	,077	,094	,083	,117	,331	,123
,0225	,079	,095	,078	,119	,374	,117
,0025	,064	,095	,064	,101	,471	,106

figkeit der Heterozygoten ab, RV_{Zi} und RV_{fi} werden größer, während F_{Zi} und F_{fi} nur in Ausnahmefällen eine Abhängigkeit zeigen. Weiterhin sind die relativen Varianzen der Adultenfrequenzen stets größer als die der Zygotenfrequenzen, wobei dieser Unterschied mit kleiner werdendem s ebenfalls abnimmt, da sich dann die Zygoten- und Adultenfrequenzen weniger unterscheiden. Diese Aussagen gelten auch für alle anderen untersuchten Fitness-Systeme und bei Annahme unterschiedlicher, genotypisch bedingter Selbstungsraten (s. o.). Es wurden daher Regressionsgeraden 1. Art für die Abhängigkeiten A_{Z2} , A_{f2} , RV_{Zi} und RV_{fi} von RV_{wi} ermittelt und in den Tab. 5 und 6 zusammengestellt. Allgemein läßt sich dabei folgendes zeigen:

1. Die Regressionskoeffizienten für RV_{fi} und A_{f2} von RV_{wi} sind stets größer als die entsprechenden Regressionskoeffizienten für RV_{Zi} und A_{Z2} und

2. die Regressionskoeffizienten der relativen Varianzen für die Heterozygotenfrequenzen sind stets kleiner als für die Homozygotenfrequenzen im Zygoten- und im Adultenstadium.

Bei konstantem RV_{wi} und steigendem s wird die Größe der charakterisierenden Parameter RV_{Zi} , RV_{fi} , A_{Z2} und A_{f2} kleiner (Tab. 2 und 3). Es lassen sich daher Regressionsgeraden für die Abhängigkeiten der Parameter von $1/s$ berechnen. Das Ergebnis zeigen die Tab. 7 und 8. Auch hier sind die Regressionskoeffizienten der relativen Varianzen für die Heterozygotenfrequenzen kleiner als für die Homozygotenfrequenzen. Unterschiede zwischen den Werten im Adulten- und Zygotenstadium sind dagegen nicht mehr nachweisbar. Allgemein sind die Steigungen der Funktionen von $1/s$ um ein Vielfaches kleiner als die der Funktionen von RV_{wi} , d. h. die Größe von RV_{Zi} , RV_{fi} , A_{Z2} und A_{f2} wird in erster Linie von RV_{wi} bestimmt.

Die Tab. 5–8 lassen Rückschlüsse auf die Wirkung der in den verschiedenen Modellsystemen berücksichtigten Parameter zu. So vergrößern gleiche Selbstungsraten ($S_1 = S_2 = S_3$) die Regressionskoeffizienten, wie ein Vergleich der Modellsysteme 1, 3 und 6 zeigt. Größere Selbstungsraten der Heterozygoten ($S_2 > S_1 = S_3$) verkleinern (vgl. System 3 und

Tabelle 5. Regressionskoeffizienten für die Abhängigkeit der relativen Varianzen RV_{Zi} und der Heterozygotenabnahme A_{Z2} der Zygoten von RV_{wi} bei den Selektionskoeffizienten s und den verschiedenen Modellsystemen M_s

s	RV_{Z1}	RV_{Z2}	RV_{Z3}	A_{Z2}
1. $M_s: S_i = 0.$, 1. Fitness-Syst. (Fs)				
,50	0,238	0,002	0,240	0,122
,25	0,508	0,014	0,509	0,259
,05	2,386	0,396	2,314	1,411
2. $M_s: S_i = 0.$, 2. Fs				
,40	0,257	0,079	0,271	0,197
,25	0,403	0,128	0,422	0,265
,05	1,470	0,699	1,696	1,068
3. $M_s: S_i = 0,5$, 1. Fs				
,50	0,373	0,031	0,372	0,157
,25	0,902	0,069	0,898	0,407
,05	2,794	0,604	2,677	1,546
4. $M_s: S_1 = 0,5, S_2 = 0,9, S_3 = 0,5$, 1. Fs				
,50	0,258	0,029	0,259	0,146
,25	0,515	0,042	0,513	0,279
,05	0,872	0,080	0,912	0,462
5. $M_s: S_1 = 0,9, S_2 = 0,5, S_3 = 0,9$, 1. Fs				
,50	1,516	0,260	1,510	0,268
,25	3,842	0,583	4,686	0,999
6. $M_s: S_i = 0,9$, 1. Fs				
,50	0,983	0,216	0,962	0,185
,25	2,341	0,256	2,523	0,444
,05	2,587	0,646	4,351	1,396

Tabelle 6. Regressionskoeffizienten für die Abhängigkeit der relativen Varianzen RV_{fi} und der Heterozygotenabnahmen A_{f2} der Adulten von RV_{wi} bei den Selektionskoeffizienten s und den verschiedenen Modellsystemen M_s

s	RV_{f1}	RV_{f2}	RV_{f3}	A_{f2}
1. $M_s: S_i = 0.,$ 1. Fitness-Syst. (Fs)				
,50	0,529	0,174	0,510	0,189
,25	0,719	0,218	0,719	0,303
,05	2,532	0,617	2,450	1,426
2. $M_s: S_i = 0.,$ 2. Fs				
,40	0,259	0,352	0,623	0,219
,25	0,425	0,389	0,686	0,294
,05	1,547	0,942	1,850	1,068
3. $M_s: S_i = 0,5,$ 1. Fs				
,50	0,665	0,260	0,659	0,178
,25	1,095	0,327	1,090	0,441
,05	2,869	0,847	2,779	1,549
4. $M_s: S_1 = 0,5, S_2 = 0,9, S_3 = 0,5,$ 1. Fs				
,50	0,591	0,256	0,583	0,201
,25	0,762	0,300	0,754	0,337
,05	1,045	0,313	1,100	0,459
5. $M_s: S_1 = 0,9, S_2 = 0,5, S_3 = 0,9,$ 1. Fs				
,50	1,753	0,645	1,739	0,347
,25	3,892	0,932	4,693	1,197
6. $M_s: S_i = 0,9,$ 1. Fs				
,50	1,295	0,579	1,244	0,234
,25	2,461	0,516	2,624	0,474
,05	2,596	0,768	4,358	1,446

4) und kleinere Selbstungsraten der Heterozygoten ($S_2 < S_1 = S_3$) vergrößern (vgl. System 5 und 6) die Abhängigkeit der Parameter von RV_{wi} und $1/s$ und damit die Schwankung der Population in ihrer genetischen Zusammensetzung. Ein Vergleich der Modellsysteme 1 und 2 zeigt, daß auch die Lage des deterministischen Gleichgewichts, bedingt durch die unterschiedlichen Selektionskoeffizienten der homozygoten Genotypen, einen Einfluß auf die Schwankungen der Population hat. Dabei sind die Regressionskoeffizienten der relativen Varianzen zumindest für kleine s im 2. Fitness-System kleiner und die der Heterozygotenfrequenzen größer als im 1. System.

Anders sind die Ergebnisse für die Schwankungsfrequenzen. Wie schon die Tab. 4 zeigt, besteht nur in Ausnahmefällen eine Abhängigkeit von RV_{wi} . Dagegen wird für die Schwankungsfrequenzen der Homozygoten eine deutliche Abhängigkeit von s gefunden. Auch hier nehmen die Heterozygoten eine Sonderstellung ein. Nur bei großem RV_{wi} sind sie von s abhängig, dafür zeigen sie bei kleinem s eine Abhängigkeit von RV_{wi} . Dies gilt allerdings nicht für F_{22} in den Modellsystemen ohne Selbstung, dort verhält sich F_{22} wie F_{21} und F_{23} . Diese Erscheinung entspricht dem Verhalten von RV_{22} und RV_{f2} in den entsprechenden Modellsystemen. Auch dort bestand nur eine Abhängigkeit von s bei großem RV_{wi} (Tab. 7 und 8).

Tabelle 7. Regressionskoeffizienten für die Abhängigkeit der relativen Varianzen RV_{Zi} und der Heterozygotenabnahmen A_{Z2} der Zygoten von $1/s$ bei den relativen Varianzen der Fitnesswerte RV_{wi} und den verschiedenen Modellsystemen M_s

RV_{wi}	RV_{Z1}	RV_{Z2}	RV_{Z3}	A_{Z2}
1. $M_s: S_i = 0.,$ 1. Fitness-Syst. (Fs)				
,0025	0,000309	0,000002	0,000311	0,000168
,0225	0,002822	0,000265	0,002767	0,001558
,0400	0,004825	0,000825	0,004642	0,002887
2. $M_s: S_i = 0.,$ 2. Fs				
,0025	0,000199	0,000046	0,000200	0,000010
,0225	0,001934	0,000839	0,002191	0,001351
,0400	0,002752	0,001336	0,003193	0,001351
3. $M_s: S_i = 0,5,$ 1. Fs				
,0025	0,000586	0,000011	0,000581	0,000325
,0225	0,003421	0,000406	0,003617	0,001891
,0400	0,005700	0,001237	0,005381	0,003251
4. $M_s: S_1 = 0,5, S_2 = 0,9, S_3 = 0,5,$ 1. Fs				
,0025	0,000082	—	0,000082	0,000042
,0225	0,000844	0,000038	0,000862	0,000459
,0400	0,001236	0,000098	0,001314	0,000629
5. $M_s: S_1 = 0,9, S_2 = 0,5, S_3 = 0,9,$ 1. Fs				
,0025	0,010091	0,000139	0,010615	0,002352
,0225	0,055907	0,004882	0,056598	0,015126
,0400	0,059202	0,006379	0,076930	0,017194
6. $M_s: S_i = 0,9,$ 1. Fs				
,0025	0,001462	0,000018	0,001505	0,000339
,0225	0,007016	0,000689	0,005975	0,001785
,0400	0,004086	0,000947	0,008178	0,002917

Diskussion

Wie in der vorliegenden Arbeit gezeigt wurde, verhalten sich die Populationen mit variablen Selektionskoeffizienten bei großen Werten von s wie erwartet. Die Zygoten- bzw. Adultenfrequenzen schwanken in Bereichen, deren Größe durch die relativen Varianzen der Fitnesswerte RV_{wi} festgelegt wird. Sie überschreiten häufig ihren Mittelwert und ihr Verlauf erscheint über den gesamten beobachteten Zeitraum hinweg einheitlich (Abb. 1 und 2). Es gibt auch kaum Unterschiede zwischen den verschiedenen Läufen einer Kombination der vorgegebenen Parameter. Dieses Verhalten läßt sich leicht statistisch durch Mittelwerte \bar{Z}_i und \bar{f}_i , relative Varianzen RV_{Zi} und RV_{fi} und Schwankungsfrequenzen F_{Zi} und F_{fi} der Zygoten- bzw. Adultenfrequenzen erfassen.

Schwieriger wird die Charakterisierung bei kleinem Selektionskoeffizienten. Es kommt zu großen langfristigen Abweichungen der Genotypenfrequenzen von ihrem Mittelwert.

Diese Ergebnisse haben Bedeutung für die Aussagekraft von Fitness-Schätzungen. Unter deterministischen Bedingungen bestimmt das Verhältnis der Selektionskoeffizienten auch bei kleinen Werten die Lage des Gleichgewichts. Dieses Gleichgewicht

Tabelle 8. *Regressionskoeffizienten für die Abhängigkeit der relativen Varianzen RV_{f_i} und der Heterozygotenabnahmen A_{f_2} der Adulten von $1/s$ bei den relativen Varianzen der Fitnesswerte RV_{w_i} und den verschiedenen Modellsystemen M_s*

RV_{w_i}	RV_{f_1}	RV_{f_2}	RV_{f_3}	A_{f_2}
1. Ms: $S_i = 0, 1$. Fitness-Syst. (Fs)				
,0025	0,000300	0,000007	0,000299	0,000167
,0225	0,002693	0,000315	0,002655	0,001543
,0400	0,004575	0,000913	0,004387	0,002770
2. Ms: $S_i = 0, 2$. Fs				
,0025	0,000205	0,000041	0,000180	—
,0225	0,001984	0,000813	0,001999	0,001364
,0400	0,002906	0,001270	0,002805	0,001720
3. Ms: $S_i = 0,5, 1$. Fs				
,0025	0,000570	0,000012	0,000566	0,000333
,0225	0,003206	0,000421	0,003462	0,001909
,0400	0,005300	0,001243	0,005033	0,003202
4. Ms: $S_1 = 0,5, S_2 = 0,9, S_3 = 0,5, 1$. Fs				
,0025	0,000072	—	0,000071	0,000040
,0225	0,000738	—	0,000766	0,000486
,0400	0,000951	—	0,001078	0,000481
5. Ms: $S_1 = 0,9, S_2 = 0,5, S_3 = 0,9, 1$. Fs				
,0025	0,009779	0,000048	0,010148	0,003002
,0225	0,053723	0,004618	0,054482	0,018617
,0400	0,055410	0,005671	0,072081	0,020192
6. Ms: $S_i = 0,9, 1$. Fs				
,0025	0,001439	—	0,001478	0,000347
,0225	0,006757	0,000485	0,005691	0,001772
,0400	0,003558	0,000482	0,007699	0,002958

wird aber bei variierenden Fitnesswerten und kleinem s nur noch selten erreicht. Statt dessen werden in verschiedenen Phasen auch andere Gleichgewichtszustände angenommen, die scheinbar im Widerspruch zu den Schätzwerten stehen. Damit lassen sich in diesen Fällen kaum noch Aussagen über Vergangenheit und Zukunft der Populationen machen, selbst wenn die bestimmenden Parameter als Mittelwert und Varianz der Fitnesswerte über mehrere Generationen geschätzt wurden.

Das Auftreten der oben beschriebenen Phasen kann auch die Interpretation von Untersuchungen an natürlichen Populationen erschweren. So fand z. B. Lamotte (1959) bei einer Untersuchung an der Schnecke *Cepea nemoralis* große Unterschiede in der genetischen Zusammensetzung von Populationen in zumindest ähnlichen Biotopen, die durch Selektionsunterschiede zwischen den Genotypen allein nicht erklärt werden konnten. Diese Unterschiede waren zwischen kleinen Populationen besonders groß. Der Autor deutete daher diese Beobachtung durch zufällige Fluktuationen, die durch genetische Drift bedingt sind. Die ebenfalls zwischen großen Populationen beobachteten Differenzen ließen sich jedoch auf Grund unserer Ergebnisse zwanglos durch zufällig fluktuierende Fitnesswerte erklären. Es muß ledig-

lich ein System mit kleinen Selektionskoeffizienten angenommen werden, bei dem sich die Populationen in verschiedenen Verhaltensphasen befinden.

In allen Modellsystemen zeigten die Heterozygoten eine Sonderstellung. Die relativen Varianzen ihrer Frequenzen waren kleiner als die der Homozygotenfrequenzen und ihr Mittelwert kleiner als der deterministische Gleichgewichtswert. Diese Erscheinung ist im 1. Fitness-System ohne Selbstung durch die Eigenschaften des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts bedingt. Zufällig paarende Populationen befinden sich in jeder Generation in diesem Gleichgewicht. Alle möglichen Hardy-Weinberg-Verhältnisse liegen im de Finetti-Diagramm auf einer Parabel. Bei Annahme verschiedener Selektionsparameter für die Genotypen verläßt die Population diese Kurve, kehrt aber bei jeder Zygotenbildung auf die Parabel zurück. Daher befinden sich die Zygoten der in dieser Arbeit untersuchten Modellsysteme ohne Selbstung jederzeit im Hardy-Weinberg-Verhältnis. Diese Tatsache schränkt die Schwankungsmöglichkeiten der Populationen im Zygotenstadium erheblich ein, d. h. für alle möglichen Zygotenfrequenzen gelten die folgenden Bedingungen:

$$Z_1 = p^2, \quad Z_2 = 2p(1 - p), \quad Z_3 = (1 - p)^2.$$

Die durch die variablen Fitnesswerte hervorgerufene Selektionswirkung führt zu einer Änderung von p . Wie sich diese Änderung auf die Zygotenfrequenzen auswirkt, läßt sich durch die Steigungen der Funktionen $Z_i(p)$ beschreiben. Es gilt:

$$Z'_1 = 2p, \quad Z'_2 = 2 - 4p, \quad Z'_3 = 2p - 2.$$

Im 1. System ohne Selbstung liegt das Gleichgewicht der Population unter deterministischen Bedingungen bei $p = 0,5$. In diesem Punkt haben die Funktionen $Z_i(p)$ die Steigungen $Z'_1 = 1, Z'_2 = 0$ und $Z'_3 = -1$, d. h. jede Abweichung von diesem Punkt führt zu einer größeren Änderung von Z_1 und Z_3 im Vergleich zu Z_2 . Dieser Unterschied wird durch den größeren Mittelwert von Z_2 (0,5 gegenüber 0,25) bei den relativen Varianzen RV_{Z_i} noch verstärkt. Weiterhin hat die Heterozygotenfrequenz Z_2 im deterministischen Gleichgewichtspunkt mit 0,5 ihr Maximum. Jede Abweichung von diesem Punkt führt also zu einer Abnahme von Z_2 . Daraus folgt, daß mit zunehmender relativer Varianz der Fitnesswerte RV_{w_i} bzw. abnehmendem Selektionskoeffizienten s und somit größeren Schwankungen die mittlere Heterozygotenfrequenz kleiner werden muß.

Ähnliche Abhängigkeiten werden auch im Adultenstadium und in den Modellsystemen mit Selbstungs-raten gefunden, obwohl sich die Populationen weder auf der Parabel der Hardy-Weinberg-Verhältnisse noch auf einer anderen Gleichgewichtsparabel im de Finetti-Dreieck befinden. Offensichtlich müssen hier ähnliche Regeln bestehen, die die Schwankungsmöglichkeiten der verschiedenen Genotypen bestimmen. Die Einführung von Selbstungsraten führt im

deterministischen Modell zu einer Verringerung der Heterozygotenfrequenz. Das Verhältnis der Genfrequenzen ändert sich dagegen im Gleichgewicht nicht. Das Ausmaß der Heterozygotenabnahme hängt nur von den Selbstungsraten der Homozygoten ab (Wöhrmann und Lange, 1970). Die Modellsysteme 3 ($S_i = 0,5$) und 4 ($S_1 = 0,5, S_2 = 0,9, S_3 = 0,5$) bzw. 5 ($S_i = 0,9$) und 6 ($S_1 = 0,9, S_2 = 0,5, S_3 = 0,9$) haben also jeweils die gleichen deterministischen Gleichgewichtsfrequenzen. Wie bereits beschrieben, vergrößern gleiche Selbstungsraten die Schwankungen der Population. Diese Schwankungen werden durch kleinere Selbstungsraten der Heterozygoten (5. und 6. Modellsystem) noch verstärkt, während sie durch größere Selbstungsraten der Heterozygoten (3. und 4. Modellsystem) verringert werden (Tab. 5 bis 8). Es zeigt sich also, daß die Selbstungsraten der Heterozygoten für die Pufferung der Populationen, z. B. gegen Schwankungen der Umweltbedingungen, eine bedeutende Rolle spielen.

In den hier untersuchten Modellsystemen zeigt es sich, daß sich für Populationen bei kleinem s und großem RV_{wi} in wenigen Generationen große Änderungen hinsichtlich der genetischen Zusammensetzung ergeben können (z. B. Abb. 5). Dabei kann ein Allel sehr selten werden. Bei Annahme kleiner Populationen kann das leicht zur Fixierung führen. Diese Beobachtung stimmt mit den Ergebnissen von Ohta und Kimura (1972) überein, die unter diesen Bedingungen kurze Fixierungszeiten finden. Die Wahrscheinlichkeit der Fixierung ist in manchen Selbstungssystemen noch größer. Wie bereits gezeigt, sind die relativen Varianzen RV_{zi} und RV_{fi} in den Modellsystemen 5 und 6 mit großen Selbstungsraten wesentlich größer als in den Modellsystemen ohne Selbstung. In weiterführenden, hier noch nicht berücksichtigten Untersuchungen zeigte es sich, daß die Schwankungen der Genotypenfrequenzen von einer Generation zur nächsten ebenfalls sehr viel größer sein können. Dies läßt vermuten, daß bei Annahme von Selbstung in kleinen Populationen noch kürzere Fixierungszeiten auftreten können. Diese Populationen wären für eine schnelle Evolution, im Sinne Ohtas (1972), besonders prädestiniert.

Zusammenfassung

Mit Hilfe eines Digitalcomputers wurde das Verhalten von Populationen mit schwankenden Fitnesswerten untersucht. Dabei wurden sechs Modellsysteme berücksichtigt. Das Ergebnis wurde anhand von Abbildungen besprochen, die die genetische Zusammensetzung der Populationen in Abhängigkeit von der Generationszahl zeigen. Die aus wiederholten Läufen erhaltenen Kurven für die Zygoten- und Adultenfrequenzen Z_i und f_i wurden mit Hilfe charakteristischer Parameter wie Mittelwerte, relative Varianzen RV_{zi} und RV_{fi} und Schwankungsfre-

quenzen statistisch ausgewertet. Die Untersuchungen führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Die Größe der Parameter wird von dem Selektionskoeffizienten s , den relativen Varianzen der Fitnesswerte RV_{wi} , der Lage des deterministischen Gleichgewichts und dem Befruchtungssystem bestimmt.

2. In den Systemen ohne Selbstung wird die Amplitude der Schwankungen, gemessen durch RV_{zi} und RV_{fi} , in erster Linie durch RV_{wi} , die Schwankungsfrequenz, als Maß für die zeitliche Dauer der Abweichung vom Mittelwert, dagegen durch s bedingt.

3. Gleiche Selbstungsraten der drei Genotypen und kleinere Selbstungsraten der Heterozygoten ($S_2 < S_1 = S_3$) vergrößern, größere Selbstungsraten der Heterozygoten ($S_2 > S_1 = S_3$) dagegen verkleinern die Schwankungen.

4. In allen Systemen war der Mittelwert der Heterozygotenfrequenz kleiner als der deterministische Gleichgewichtswert. Die Größe der Differenz zeigt, als Heterozygotenabnahme A_{z2} bzw. A_{f2} bezeichnet, ähnliche Abhängigkeiten wie RV_{zi} und RV_{fi} .

5. Die relativen Varianzen der Heterozygotenfrequenzen waren in der Regel kleiner als die der Homozygotenfrequenzen. Dies bedeutet, daß die Heterozygotenfrequenzen durch Schwankungen der Fitnesswerte weniger beeinflußt werden.

Literatur

- Allard, R. W., Jain, S. K., Workman, P. L.: The genetics of inbreeding populations. *Advances in Genetics* **14**, 55–131 (1968).
- Allard, R. W., Workman, P. L.: Population studies in predominantly self-pollinated species. IV. Seasonal fluctuations in estimated values of genetic parameters in lima bean populations. *Evolution* **17**, 470–480 (1963).
- Baker, G. A., Christy, J., Baker, G. A.: Stochastic processes and genotypic frequencies under mixed selfing and random mating. *J. Theor. Biol.* **7**, 86–97 (1964).
- Barker, J. S. F., Butcher, J. C.: A simulation study of quasi-fixation of genes due to random fluctuations of selection intensities. *Genetics* **53**, 261–268 (1966).
- Fisher, R. A., Ford, E. B.: The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L. *Heredity* **1**, 143–174 (1947).
- Gillespie, J. H.: The effects of stochastic environments in natural populations. *Theor. Pop. Biol.* **3**, 241–248 (1972).
- Jain, S. K., Allard, R. W.: Population studies in predominantly self-pollinated species. I. Evidence for heterozygote advantage in a closed population of barley. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **46**, 1371–1377 (1960).
- Jain, S. K., Marshall, D. R.: Simulation of models involving mixed selfing and random mating. I. Stochastic variation in outcrossing and selection parameters. *Heredity* **23**, 411–432 (1968).
- Kimura, M.: Process leading to quasi-fixation of genes in natural populations due to random fluctuation of selection intensities. *Genetics* **39**, 280–295 (1954).

- Kimura, M.: Stochastic processes and distribution of gene frequencies under natural selection. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **20**, 33–35 (1955).
- Kimura, M.: On the probability of fixation of mutant genes in a population. Genetics **47**, 713–719 (1962).
- Kimura, M.: Probability of fixation of a mutant gene in a finite population when selective advantage decreases with time. Genetics **65**, 525–534 (1970).
- Kojima, K.: Is there a constant fitness value for a given genotype? No! Evolution **25**, 281–285 (1971).
- Lamotte, M.: Polymorphism of natural populations of *Cepea nemoralis*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **24**, 65–86 (1959).
- Ohta, T.: Population size and rate of evolution. J. molec. Evolution **1**, 305–314 (1972).
- Ohta, T., Kimura, M.: Fixation probability of a mutant influenced by random fluctuation of selection intensity. Genetical Research **19**, 33–38 (1972).
- Wöhrmann, K.: Fremdbefruchtungsrate und genotypische "fitness". Züchter **37**, 142–145 (1967).
- Wöhrmann, K., Lange, P.: Untersuchungen zur Wechselwirkung von Selektion und Selbststungsrate auf das genetische Gleichgewicht unter besonderer Berücksichtigung tetraploider Populationen. II. Modell für diploide Populationen. Theor. Appl. Gen. **40**, 289–295 (1970).
- Wright, S.: On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetics of populations. Evolution **2**, 279–294 (1948).

Eingegangen am 12. September 1973

Angenommen durch W. Seyffert

Dipl. biol. H. A. Schumacher
PD Dr. K. Wöhrmann
Institut f. Biologie II der Universität Tübingen
Lehrstuhl f. Genetik
Auf d. Morgenstelle 28
D 74 Tübingen (Germany/BRD)