

Løsningsforslag ST2301 Øving 5

Kapittel 2

Exercise 4

Hvor stor må seleksjonskoeffisienten mot et dominant allel være for å kunne endre allelfrekvensen fra 0.5 til 0.51 i løpet av én generasjon? Regn ut dette eksakt, og sammenlikn med en passende tilnærming.

Svar:

Kaller det dominante allelet A , og det recessive a . Da er fitnessene for hver genotype gitt ved

$$\frac{AA}{1+s} \quad \frac{Aa}{1+s} \quad \frac{aa}{1}$$

Bruker likninga for endring av forholdet mellom genfrekvenser, setter inn $p = 0.5$ og $p' = 0.51$, og løser ut s .

$$\begin{aligned} \frac{p'}{1-p'} &= \frac{p}{1-p} \frac{1+s}{1-sp} \\ \frac{0.51}{0.49} &= \frac{1+s}{1-0.5s} \\ \frac{0.51}{0.49} - \frac{0.51 \cdot 0.5s}{0.49} &= 1+s \\ \frac{0.51}{0.49} - 1 &= s \left(1 + \frac{0.51 \cdot 0.5}{0.49} \right) \\ s &= \frac{0.51 - 0.49}{0.49 + 0.51 \cdot 0.5} \\ &\approx 0.08511 \end{aligned}$$

En passende tilnærming er gitt ved (se kap II.5)

$$\begin{aligned} t &\approx \frac{1}{s} \left[\frac{1}{1-p_t} + \ln \left(\frac{p_t}{1-p_t} \right) - \frac{1}{1-p_0} - \ln \left(\frac{p_0}{1-p_0} \right) \right] \\ s &\approx \frac{1}{0.49} + \ln \left(\frac{0.51}{0.49} \right) - \frac{1}{0.5} - \ln 1 \\ &\approx 0.08082 \end{aligned}$$

Exercise 6

Har en diploid populasjon, ser på et locus med to allel A og a . Fitnessene for genotypene er

$$\frac{AA \quad Aa \quad aa}{1 \quad 1+h \quad 0}$$

Hva er likevektsfrekvensen av A som funksjon av h ?

Svar:

La frekvensen av A være p . Når likevektsfrekvensen er nådd er endringa i genfrekvens lik null, dvs $\Delta p = 0$. Har at

$$\Delta p = \frac{1}{\bar{w}} [p(1-p)(\bar{w}_A - \bar{w}_a)]$$

Gjennomsnittlig fitness for hvert allel er gitt ved

$$\begin{aligned}\bar{w}_A &= p w_{AA} + (1-p) w_{Aa} \\ &= p + (1-p)(1+h)\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\bar{w}_a &= (1-p) w_{aa} + p w_{Aa} \\ &= p(1+h)\end{aligned}$$

Ved likevekt er $\Delta p = 0$,

$$\begin{aligned}\Delta p &= 0 \\ \frac{1}{\bar{w}} [p(1-p)(\bar{w}_A - \bar{w}_a)] &= 0 \\ p(1-p)(\bar{w}_A - \bar{w}_a) &= 0\end{aligned}$$

Dette gir tre muligheter for likevekt; $p = 0$, $p = 1$, eller p_e som gir

$$\begin{aligned}\bar{w}_A - \bar{w}_a &= 0 \\ p_e + (1-p_e)(1+h) - p_e(1+h) &= 0 \\ p_e + 1 + h - p_e - p_e h - p_e - p_e h &= 0 \\ 1 + h - p_e(2h + 1) &= 0 \\ p_e &= \frac{1+h}{1+2h}\end{aligned}$$

For at denne frekvensen skal være mellom 0 og 1, må man ha $h \leq -1$ (dvs $h = -1$ fordi fitnessen til heterozygotene ikke kan være negativ), eller $h > 0$. Dersom $-1 < h < 0$, eksisterer ikke denne likevekten.

Exercise 7

I exercise 6, hvordan avhenger stabiliteten av likevektsfrekvensene av A , av h ?

Svar:

Fitnessene var gitt ved

$$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ \hline 1 & 1+h & 0 \end{array}$$

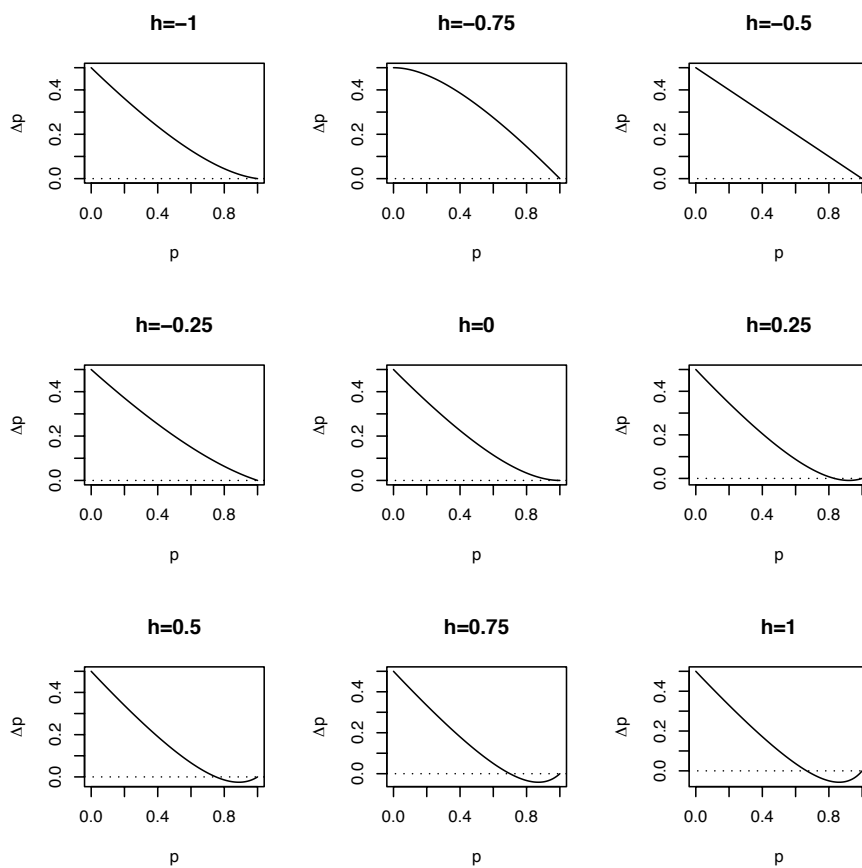
Ut fra disse ser vi at når $h > 0$ har heterozygotene høyest fitness. Da forventes det at p_e vil være en stabil likevekt, mens $p = 0$ og $p = 1$ vil være lokalt ustabile. Seleksjon vil altså ikke favorisere noen av allelene. Når $-1 < h < 0$ har AA -homozygotene høyest fitness, og seleksjon favoriserer A -allelet. Da forventes det at $p = 1$ er en stabil likevekt, mens $p = 0$ og p_e er ustabile likevekter.

En likevekt er lokalt stabil dersom Δp synker når p endres vekk fra likevekten, og lokalt ustabil dersom Δp stiger. For å vurdere stabilitet må man altså derivere Δp m.h.p. p , og så evaluere denne i likevektspunktene. Har at

$$\begin{aligned} \bar{w} &= p^2 w_{AA} + 2p(1-p)w_{Aa} + (1-p)^2 w_{aa} \\ &= p^2 + 2p(1-p)(1+h) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Delta p &= \frac{p(1-p)(\bar{w}_A - \bar{w}_a)}{\bar{w}} \\ &= \frac{(1-p)(p + (1+h)(1-2p))}{p + 2(1-p)(1+h)} \\ &= \frac{p^2(2h+1) - p(2+3h) + (1+h)}{2(1+h) - p(1+2h)} \end{aligned}$$

Figur 1 viser hvordan Δp endres med p , for ulike verdier av h . Ser at Δp synker med p for $-1 < h < 0$, noe som viser at $p = 1$ er en lokalt stabil likevekt mens $p = 0$ er lokalt ustabil. Likevekten p_e eksisterer ikke for $-1 < h < 0$. For $0 < h < 1$ ser vi at Δp synker med p for $p < p_e$, og øker for $p > p_e$. Dette viser at p_e er et lokalt stabilt likevektspunkt, mens både $p = 0$ og $p = 1$ er ustabile likevektspunkter.



Figur 1: Figuren viser hvordan Δp endres med p for ulike verdier av h (exercise 7).

I boka er det utleda et kriterium for likevekt (se kap II.6). For at en likevekt p^* skal være lokalt stabil, må

$$-2 < \left. \frac{d\Delta p}{dp} \right|_{p=p^*} < 0$$

Dvs stigningstallet til Δp som funksjon av p må være negativt, men kurven til Δp må ikke være for bratt ved likevekten. Hvis vi skriver om på fitnessene, kjenner vi igjen tilfellet for overdominans når $h > 0$.

AA	Aa	aa
1	$1+h$	0
$\frac{1}{1+h}$	1	0
$1-s$	1	$1-t$

Her er $s = \frac{h}{1+h}$ mens $t = 1$. Side 65 i boka blir det utledet hvorfor p_e er en lokalt stabil likevekt, mens $p = 0$ og $p = 1$ er ustabile likevekter.

Exercise 9

Hva er "segregational load" i et system med to balanserte dødelige alleler?

Svar:

"Segregational load" er reduksjonen i gjennomsnittlig fitness \bar{w} for en populasjon med kjønnet formering, i forhold til den gjennomsnittlige fitnessen \bar{w}^* til en populasjon uten kjønnet formering. I et system med to balanserte dødelige alleler er fitnessene

AA	Aa	aa
0	1	0

Dersom det ikke hadde vært kjønnet formering, ville populasjonen tilslutt utelukkende bestått av heterozygotene, med gjennomsnittlig fitness $\bar{w}^* = 1$. Siden vi har kjønnet formering er gjennomsnittlig fitness i dette systemet $\bar{w} = 2p(1-p)$. Ved likevekt er endringa av \bar{w} lik 0. Likevektsfrekvensen er

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{w}}{dp} &= 2 - 4p_e = 0 \\ p_e &= \frac{1}{2} \end{aligned}$$

Dermed blir "segregational load"

$$L = \bar{w}^* - \bar{w} = 1 - \frac{1}{2} = \frac{1}{2}$$

Complement 4

For $s = -1$ i tilfellet med et recessivt dødelig allel, finn likningen for det eksakte antallet generasjoner det tar å endre allelfrekvensen fra p_0 til p_t . Sammenlikn med tilnærminga i det kontinuerlige tilfellet, for $s = -1$.

Svar:

Den eksakte løsninga er gitt ved

$$t = \frac{1}{p_t} - \frac{1}{p_0}$$

Tilnærminga i det kontinuerlige tilfellet er utleda i boka (kap II.5). Setter inn for $s = -1$, og finner

$$\begin{aligned} t^* &\approx \frac{1}{s} \left[-\frac{1}{p_t} + \ln \left(\frac{p_t}{1-p_t} \right) + \frac{1}{p_0} - \ln \left(\frac{p_0}{1-p_0} \right) + 2s \ln \left(\frac{1-p_t}{1-p_0} \right) \right] \\ &= t + \left[2 \ln \left(\frac{1-p_t}{1-p_0} \right) + \ln \left(\frac{p_0}{1-p_0} \right) - \ln \left(\frac{p_t}{1-p_t} \right) \right] \end{aligned}$$

Siden vi har et recessivt tilfelle med dødelig allel, vil alle homozygoter med dette allelet dø i løpet av én generasjon. Andelen heterozygoter med allelet kan heller ikke øke uten mutasjon eller annen påvirkning utenfra. Derfor kan frekvensen av det dødelige allelet bare endres slik at den blir mindre, dvs $p_t \leq p_0$. Dette gir

$$\begin{aligned} p_t &\leq p_0 \\ \frac{p_t}{1-p_t} &\leq \frac{p_0}{1-p_0} \\ \ln \left(\frac{p_t}{1-p_t} \right) &\leq \ln \left(\frac{p_0}{1-p_0} \right) \\ \ln \left(\frac{p_0}{1-p_0} \right) - \ln \left(\frac{p_t}{1-p_t} \right) &\geq 0 \\ \ln \left(\frac{1-p_t}{1-p_0} \right) &\geq 0 \\ 2 \ln \left(\frac{1-p_t}{1-p_0} \right) + \ln \left(\frac{p_0}{1-p_0} \right) - \ln \left(\frac{p_t}{1-p_t} \right) &\geq 0 \end{aligned}$$

Dvs i forhold til den eksakte verdien av t , vil tilnærminga overestimere t .

For eksempel, dersom $p_0 = 0.5$ og $p_t = 0.1$, får vi

$$\begin{aligned}t &= \frac{1}{0.1} - \frac{1}{0.5} = 8 \\t^* &= 8 + \left[2 \ln \left(\frac{0.9}{0.5} \right) + 0 - \ln \left(\frac{0.1}{0.9} \right) \right] \\&= 11.37280\end{aligned}$$

Dersom $p_0 = 0.5$ og $p_t = 0.4$, får vi

$$\begin{aligned}t &= \frac{1}{0.4} - \frac{1}{0.5} = 0.5 \\t^* &= 0.5 + \left[2 \ln \left(\frac{0.6}{0.5} \right) + 0 - \ln \left(\frac{0.4}{0.6} \right) \right] \\&= 1.270108\end{aligned}$$