Løsningsforslag ST2301 Øving 5

Kapittel 2

Exercise 6

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

AA	Aa	aa
1	$1+h$	0

Hva er likevektsfrekvensen av A som funksjon av h?

Svar:

La frekvensen av A være p. Når likevektsfrekvensen er nådd er endringen i genfrekvens lik null, dvs $\Delta p = 0$. Likning II-34 side 45 kan brukes.

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

Har at

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

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

Ved likevekt er $\Delta p = 0$.

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

Det er tre muligheter for likevekt. Det er $p = 0$, $p = 1$, og frekvensen p_e som gir at $\bar{w}_A - \bar{w}_a = 0$. Den siste muligheten 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

AA	Aa	aa
1	$1+h$	0

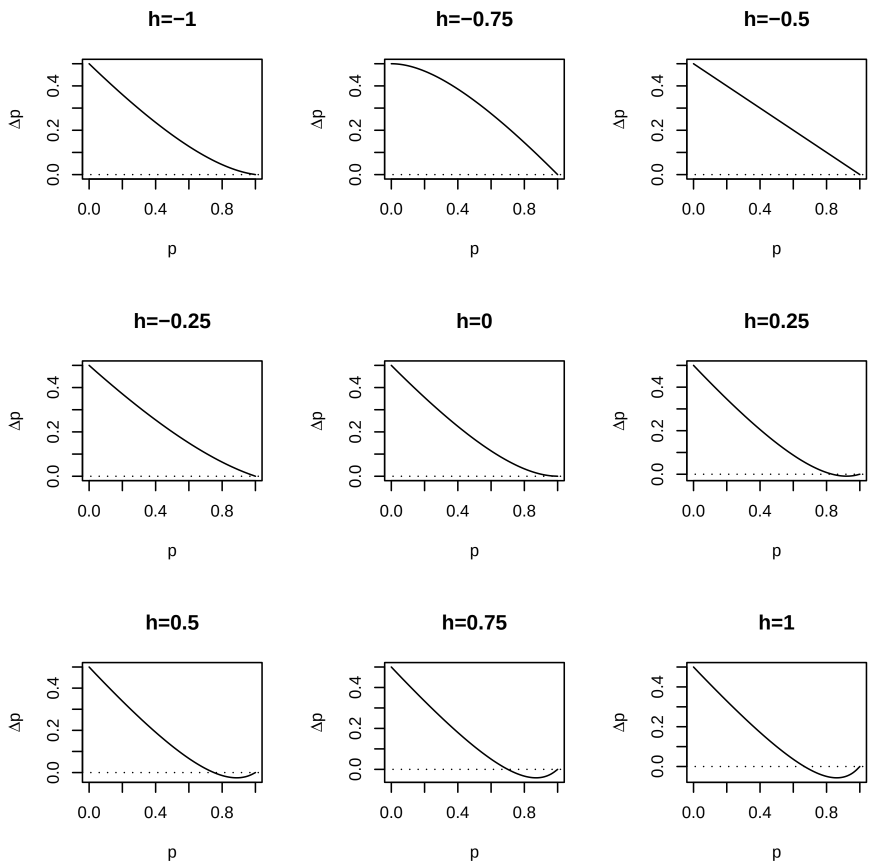
Ut fra disse ser man at når $h > 0$ har heterozygoten høyest fitness. Da forventes det at p_e vil være en stabil likevekt, mens $p = 0$ og $p = 1$ vil være lokalt ustabile. Seleksjon vil altså ikke favorisere noen av allelene. Når $-1 < h < 0$ har AA-homozygoten høyest fitness, og seleksjon favoriserer 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 vokser når p endres vekk fra likevekten. 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 man at Δp er 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 likevekter. I boka er det utledet et kriterium for likevekt (likning II-103



Figur 1: Fra exercise 7. Hvordan Δp endres med p, for ulike verdier av h.

side 65). For at en likevekt p^* skal være lokalt stabil, må

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

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 $\bar{w}^* = 1$. Når man har kjønnet formering er gjennomsnittlig fitness i dette systemet $\bar{w} = 2p(1-p)$. Ved likevekt er endringen av $\bar{w}$ lik 0. Likevektsfrekvensen er

$$\frac{\mathrm{d}\bar{w}}{\mathrm{d}p} = 2 - 4p_e = 0$$

$$p_e = \frac{1}{2}$$

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, utfra seksjon II.5. Sammenlikn med tilnærmingen i det kontinuerlige tilfellet, for $s = -1$.

Svar:

Den eksakte løsningen er likning II-89 side 56.

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

Tilnærmingen i det kontinuerlige tilfellet er likning II-94 side 57. Setter inn for $s = -1$.

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

Siden det er et recessivt tilfelle med dødelig allel, vil alle homozygoter med dette allelet dø i løpet av en 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 tilnærmingen overestimere t.

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

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

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

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