Zeitschrift: Elemente der Mathematik
Herausgeber: Schweizerische Mathematische Gesellschaft
Band: 31 (1976)
Heft: 2

Artikel: Über die geometrische Darstellung von Selektionsprozessen
Autor: Ineichen, R.
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-31392

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

ELEMENTE DER MATHEMATIK
Revue de mathématiques élémentaires – Rivista di matematica elementare
Zeitschrift zur Pflege der Mathematik
und zur Förderung des mathematisch-physikalischen Unterrichts

El. Math. Band 31 Heft 2 Seiten 25–48 10. März 1976

Über die geometrische Darstellung von Selektionsprozessen

«Jedes mathematische Resultat wird im allgemeinen klarer oder wird unmittelbar anschaulich, wenn man es auf geeignete Weise *geometrisch* darstellt.»
Bruno de Finetti [6]

Es dürfte allgemein bekannt sein, dass Fragen der Genetik manchmal zu interessanten Aufgaben der Wahrscheinlichkeitsrechnung und Statistik führen können. Weniger bekannt scheint hingegen zu sein, dass gewisse dieser Probleme zusätzlich auch zu geometrischen Überlegungen – im Rahmen der elementaren projektiven Geometrie – anregen können. Einige dieser Überlegungen wollen wir hier darstellen (vgl. auch [9]). Als wesentliches Hilfsmittel werden uns dabei Dreieckskoordinaten dienen, wie sie de Finetti [5] in die Genetik eingeführt hat. Man kann diese Untersuchungen auch mit Hilfsmitteln der Analysis durchführen; das haben Cannings und Edwards getan [3]. Vielleicht gelingt es uns aber, mit unseren nur auf einfachen geometrischen Sachverhalten beruhenden Überlegungen das als Motto vorangestellte Wort von Bruno de Finetti zu illustrieren, das wir seinem Buch «Il ‹saper vedere› in matematica» entnommen haben[1]).

1. *Gene, Genotypen.* Wir beschränken uns auf die Betrachtung von Genen als Vermittler der genetischen Information; diese Gene sind in den Chromosomen gelagert. Die Chromosomen treten in den Körperzellen der Individuen, die wir hier betrachten wollen, doppelt auf, wie dies im allgemeinen bei höheren Pflanzen und Tieren und beim Menschen der Fall ist. Damit treten auch die Gene paarweise auf; gepaarte Gene besetzen in der Regel dieselben Plätze in den Chromosomen ihres Paares. Wir betrachten nun nur einen *einzigen* Genort, der sich zudem nicht auf einem Geschlechtschromosom befinden soll, also einen sogenannten autosomalen Locus. Und schliesslich setzen wir zur Vereinfachung noch voraus, dass an diesem Locus jeweils eines von insgesamt nur *zwei* allelen Genen vorhanden sei; wir bezeichnen diese allelen Gene mit A und a. – Unter diesen Einschränkungen führt die in der Zelle vorhandene genetische Information auf die Unterscheidung von drei Genotypen: AA, Aa und aa. Es soll nun untersucht werden, wie sich bei gewissen *Selektionsprozessen die Wahrscheinlichkeiten dieser Genotypen von Generation zu Generation ändern.* Unsere Be-

[1]) Diese Arbeit ist während eines Aufenthaltes des Verfassers an der Biomathematischen Abteilung des Math. Inst. der Universität Zürich entstanden. Der Verfasser möchte auch hier dem Leiter des Instituts, Herrn Prof. Dr. E. Batschelet, für seine Anregungen bestens danken.

trachtungen gehören also jenem Teil der Genetik an, der auf der Ebene der «Bevölkerungen», der Populationen, und ihrer einzelnen Generationen arbeitet; das ist die Populationsgenetik.

2. *Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht.* Wir gehen aus von einer *Elterngeneration* G von männlichen und weiblichen Individuen, die durch Paarung Nachkommen erzeugen. Alle Individuen von G sollen entweder vom Genotyp AA oder Aa oder aa sein. Die Elterngeneration G und allfällige *Tochtergenerationen* G_1, G_2, ... bilden die Population, deren Entwicklung wir studieren wollen.

Weiter setzen wir – z.T. nach Jacquard [10] – voraus: Es finden *keine Einwanderungen* (Migrationen) von Individuen statt, die ausserhalb der Population geboren sind. Es sollen *keine Gen-Mutationen*, d.h. keine Veränderungen der oben genannten allelen Gene A und a in andere stattfinden. Auch die *Selektion* soll (vorläufig) *ausgeschlossen* werden; dies bedeutet vor allem, dass die Zahl der Nachkommen eines Individuums nicht von seinem Genotyp abhängt. *Paarungen* finden statt, dürfen aber nur innerhalb *derselben* Generation vorkommen.

Schliesslich seien für G die *Wahrscheinlichkeiten* gegeben, dass ein zufällig aus G herausgegriffenes Individuum einen bestimmten Genotyp aufweist; sie sollen nicht vom Geschlecht des Individuums abhängen:[2])

$$P(AA) = D,\ P(Aa) = H \quad \text{und} \quad P(aa) = R, \quad \text{wobei} \quad D + H + R = 1\,. \tag{1}$$

Der *Umfang* jeder Generation G, G_1, G_2, ... sei *genügend gross:* So gross, dass unsere Wahrscheinlichkeitsbetrachtungen mit ziemlicher Sicherheit auch über die wirklichen Verhältnisse in den Generationen Aufschluss geben (Gesetz der grossen Zahl).

Aus diesen Voraussetzungen sollen nun erste *Folgerungen* gezogen werden: (1) gestattet sofort die Berechnung der Wahrscheinlichkeiten, dass ein aus G zufällig herausgegriffenes Chromosom ein bestimmtes Gen trägt[2]):

$$P(A) = p = D \cdot 1 + H \cdot \frac{1}{2} \quad \text{und} \quad P(a) = q = R \cdot 1 + H \cdot \frac{1}{2}, \quad \text{wobei} \quad p + q = 1 \tag{2}$$

Die Individuen von G produzieren nun Geschlechtszellen (Gameten). Sie stellen das stoffliche Bindeglied zur Tochtergeneration G_1 dar: Aus der Vereinigung einer männlichen Geschlechtszelle mit einer weiblichen entsteht ein Individuum von G_1. Welches ist die Wahrscheinlichkeit, dass eine dieser «erfolgreichen» Geschlechtszellen das Gen A trägt?

Da nach unseren Voraussetzungen keine Mutationen stattfinden, handelt es sich hier zunächst um die bedingten Wahrscheinlichkeiten 1 oder $^1/_2$ oder 0, je nachdem der «erfolgreiche» Gamet von einem Individuum mit dem Genotyp AA, Aa bzw. aa stammt; Analoges gilt für das allele Gen a.

Da wir ferner ausdrücklich vorausgesetzt haben, dass (vorläufig) keine Selektion auftritt, so können wir nun sofort die Wahrscheinlichkeiten dafür berechnen, dass ein aus der Tochtergeneration G_1 zufällig herausgegriffenes Chromosom das Gen A bzw. a trägt. Sie sind als totale Wahrscheinlichkeiten gegeben durch

$$P_1(A) = p_1 = D \cdot 1 + H \cdot \frac{1}{2} \quad \text{und} \quad P_1(a) = q_1 = R \cdot 1 + H \cdot \frac{1}{2}\,. \tag{3}$$

---

[2]) Wir bezeichnen hier und im folgenden das Ereignis «ein zufällig herausgegriffenes Individuum hat den Genotyp AA» kurz mit AA; analog verwenden wir Aa und aa. – Das Ereignis «ein zufällig herausgegriffenes Chromosom trägt das Gen A» bezeichnen wir mit A; analog verwenden wir a.

Der Vergleich von (2) und (3) zeigt: $p_1 = p$ und $q_1 = q$. Daraus folgt aber für alle Generationen G, G_1, G_2, ..., die sich gemäss den genannten Voraussetzungen entwickeln: $p_i = p$ und $q_i = q$ für $i = 1, 2, \ldots$ (4)

Die *Genwahrscheinlichkeiten* p_i und q_i sind *konstant.*

Welches sind aber die *Genotypenwahrscheinlichkeiten* D_1, H_1 und R_1 in G_1? Während sich die Genwahrscheinlichkeiten für eine Generation aus den Genotypenwahrscheinlichkeiten dieser Generation berechnen lassen (vgl. (2)), ist das Umgekehrte nur unter zusätzlichen Voraussetzungen möglich. Wir stellen hier die zusätzliche Forderung: Die Paarung der Gameten erfolgt als *Zufallspaarung* (random mating, Panmixie). Das heisst, dass jeder Nachkomme als Ergebnis der Vereinigung zweier Gameten aufgefasst wird, die aus folgenden vier zufälligen Auswahlen hervorgegangen sind: Auswahl eines Vaters und Auswahl jener männlichen Geschlechtszelle, die sich dann vereinigen wird; die Wahrscheinlichkeit, dass diese z. B. das Gen A trägt, ist dann wieder $D \cdot 1 + H \cdot {}^1/_2$. *Unabhängig* davon Auswahl einer Mutter und Auswahl jener weiblichen Geschlechtszelle, die sich dann vereinigen wird; die Wahrscheinlichkeit, dass diese z. B. das Gen a trägt, ist dann $R \cdot 1 + H \cdot {}^1/_2$. Damit erhalten wir für die Genotypenwahrscheinlichkeiten in G_1 nach der Multiplikationsregel bei unabhängigen Ereignissen:

$$P_1(AA) = D_1 = (D + \frac{1}{2}H)^2, \quad P_1(Aa) = H_1 = 2\,(D + \frac{1}{2}H)\,(R + \frac{1}{2}H)$$

$$\text{und } P_1(aa) = R_1 = (R + \frac{1}{2}H)^2 \text{ oder } D_1 = p^2,\ H_1 = 2\,p\,q \text{ und } R_1 = q^2\,. \qquad (5)$$

Mit (4) folgt aber daraus für alle Tochtergenerationen, die sich gemäss unsern Voraussetzungen entwickeln: Die *Genotypenwahrscheinlichkeiten* sind von der ersten *Tochter*generation an *konstant.*

Die beiden Aussagen über die Konstanz der Genwahrscheinlichkeiten (von der Elterngeneration an) und über die Konstanz der Genotypenwahrscheinlichkeiten (von der ersten Tochtergeneration an) beschreiben eine Art Gleichgewichtszustand der Population. Man nennt diesen Zustand das *Hardy-Weinberg-Gewicht* (nach dem Mathematiker G. H. Hardy und dem Genetiker W. Weinberg, 1908).

Besser würde man wohl von einer «*angenäherten* Konstanz» sprechen: Zufällige Schwankungen der Genwahrscheinlichkeiten und damit verbundene Schwankungen der Genotypenwahrscheinlichkeiten sind natürlich trotz des vorausgesetzten grossen Umfanges der Generationen nicht ausgeschlossen; «restaurierende Kräfte» sind jedoch nicht vorhanden. Auf diesen Umstand macht namentlich auch Feller [4] aufmerksam. – Beispiele für Zufallspaarung: Windbestäubung der Pflanzen eines Getriedefeldes, wenn man über dem Feld eine eigentliche Pollenwolke beobachten kann; Befruchtung der Eier der Seeigel (Echinoidea), wobei Spermien und Eizellen frei ins Wasser ausgestossen werden; Partnerwahl der Menschen, wenn als genotypisch festgelegtes Merkmal etwa die Blutgruppe betrachtet wird.

3. *Dreieckskoordinaten.* Wir führen nach de Finetti [5] spezielle Dreieckskoordinaten ein. Wir wählen ein gleichseitiges Dreieck der Höhe 1 als Fundamentaldreieck. Offensichtlich gilt dann für jeden Punkt im Innern oder auf dem Rande des Dreiecks: Die Summe seiner drei Abstände von den drei Seiten ist 1. Damit kann nun wegen $D + H + R = 1$ jedem Tripel (D, H, R) von *Genotypenwahrscheinlichkeiten* einein-

deutig ein solcher Punkt zugeordnet werden, indem die drei Wahrscheinlichkeiten als Abstände von den drei Seiten dargestellt werden (Fig. 1). Lage des Dreiecks, Bezeichnungen und Art der Eintragung der drei Genotypenwahrscheinlichkeiten sollen im folgenden beibehalten werden[3]).

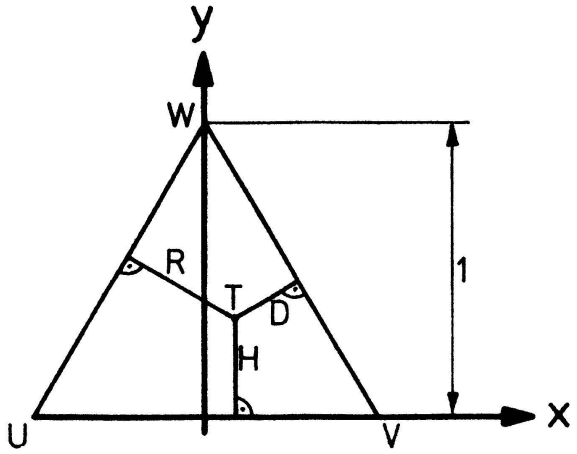

Fig. 1

Führen wir noch ein rechtwinkliges Koordinatensystem gemäss Figur 1 ein, so finden wir

$$D = \frac{1}{2} - \frac{1}{2}y - \frac{1}{2}\sqrt{3}\,x\,,\ H = y \quad \text{und} \quad R = \frac{1}{2} - \frac{1}{2}y + \frac{1}{2}\sqrt{3}\,x\,. \tag{6}$$

Aber auch die *Genwahrscheinlichkeiten* können einfach am Fundamentaldreieck abgelesen werden. Man beachte (2) und Figur 2: Es ist

$\overline{JL} = \overline{JK} + R = {}^1/_2\,H + R = q$; analog findet man p.

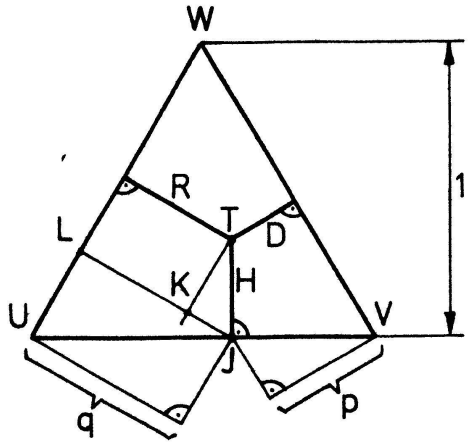

Fig. 2

Aus Figur 2 ist auch sofort ersichtlich, dass Punkte, die *dieselben Genwahrscheinlichkeiten* ergeben, auf einer *Normalen zur Basis* des Fundamentaldreiecks liegen. Ferner sieht man noch, dass zwei Punkte (D, H, R) und (D', H', R') genau dann auf einer *Geraden durch die Ecke U* bzw. *V* Fundamentaldreiecks liegen, wenn

$$R : H = R' : H'\,, \tag{7}$$

bzw. $$D : H = D' : H'\,. \tag{8}$$

---

3) Derartige spezielle Dreieckskoordinaten werden in den Naturwissenschaften recht oft verwendet; vgl. z. B. Batschelet [2]. Über allgemeinere Dreieckskoordinaten orientiert z. B. Fladt in [7].

4. *Ein Selektionsprozess.* Jetzt soll eine der in Abschnitt 2 angeführten Voraussetzungen geändert werden: Bevor die Individuen einer Generation zur Reproduktion gelangen, soll eine *Selektion* stattfinden. Die übrigen Voraussetzungen sollen weiterhin gelten. (Über die Auswirkungen von Änderungen weiterer Voraussetzungen orientieren die Darstellungen der Populationsgenetik, vgl. z.B. Jacquard [10], Le Roy [11].) Die Population soll unter «*konstantem Selektionsdruck*» stehen: Es sei S das Ereignis, das darin besteht, dass ein Individuum ins reproduktionsfähige Alter gelangt. Wir betrachten die folgenden bedingten Wahrscheinlichkeiten, die sogenannten *Überlebenswahrscheinlichkeiten*, als gegeben:

$$P(S \mid AA) = \delta^*, \quad P(S \mid Aa) = \eta^* \quad \text{und} \quad P(S \mid aa) = \varrho^* . \tag{9}$$

Mit Hilfe des *Theorems von Bayes* lassen sich nun aus den Genotypenwahrscheinlichkeiten einer Generation *vor* der Selektion die Genotypenwahrscheinlichkeiten für dieselbe Generation *nach* der Selektion berechnen: Es ist z.B.

$$D' = P(AA \mid S) = \frac{P(AA)\,\delta^*}{P(AA)\,\delta^* + P(Aa)\,\eta^* + P(aa)\,\varrho^*} = \frac{D\,\delta^*}{D\,\delta^* + H\,\eta^* + R\,\varrho^*}$$

analoge Gleichungen lassen sich für H' und R' angeben.

Der Fall $\eta^* = 0$ ist im allgemeinen in der Genetik nicht von besonderem Interesse. Wir lassen ihn weg und erweitern die Terme auf den rechten Seiten der eben genannten Gleichungen mit einer Zahl $k > 0$, so dass $k\,\eta^* = 1$ wird; für $k\,\delta^*$ setzen wir δ und für $k\,\varrho^*$ schreiben wir ϱ. Man bezeichnet jedes Tripel von nicht-negativen Zahlen, die zu den Überlebenswahrscheinlichkeiten proportional sind, als *Fitness-Parameter.* Kürzen wir schliesslich noch den Nenner mit F ab,

$$F = D\,\delta + H + R\,\varrho , \tag{10}$$

so erhalten wir

$$D' = \frac{D\,\delta}{F}, \quad H' = \frac{H}{F} \quad \text{und} \quad R' = \frac{R\,\varrho}{F}, \text{ wobei wieder } D' + H' + R' = 1 . \tag{11}$$

Für die zugehörigen Genwahrscheinlichkeiten dieser Generation *nach* der Selektion ist natürlich wieder

$$p' = =D' + \frac{1}{2}H' \quad \text{und} \quad q' = R' + \frac{1}{2}H' . \tag{12}$$

Zu einem gegebenen Tripel (D, H, R) von Genotypenwahrscheinlichkeiten, welches einen Punkt T im Fundamentaldreieck festlegt, lässt der durch die Gleichungen (11) gegebene Punkt T', der die Genotypenwahrscheinlichkeiten *nach* der Selektion liefert, auch konstruieren. Nach der Herleitung von D', H' und R' mit Hilfe des Theorems von Bayes liegt es nahe, zur Konstruktion von T' ein Verfahren heranzuziehen und etwas zu modifizieren, das Aitchison in [1] angegeben hat (Fig. 3):

Man bestimmt die Punkte A, B und C so, dass

$$\overline{TA} = \frac{D\,\delta}{\delta + 1 + \varrho}, \quad \overline{TB} = \frac{H}{\delta + 1 + \varrho} \quad \text{und} \quad \overline{TC} = \frac{R\,\varrho}{\delta + 1 + \varrho} .$$

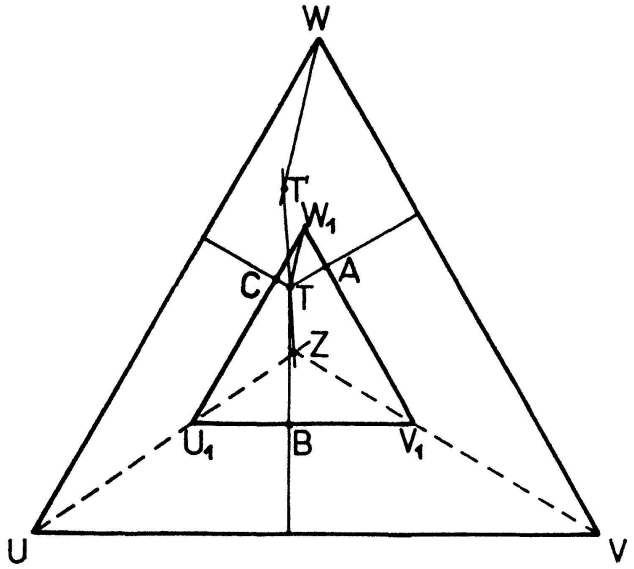

Fig. 3

Die durch A, B und C gezogenen Parallelen zu den Seiten des Fundamentaldreiecks liefern das Dreieck $U_1 V_1 W_1$; nun konstruiert man das Zentrum Z jener zentrischen Streckung, die dieses Dreieck auf das Dreieck UVW abbildet. Durch dieselbe zentrische Streckung bildet man den Punkt T ab; der Bildpunkt ist der gesuchte Punkt T', dessen Abstände von den Seiten des Fundamentaldreiecks wieder D', H' und R' ergeben[4]).

Beweis: Die Höhe des gleichseitigen Dreiecks $U_1V_1W_1$ ist gegeben durch

$$\overline{TA} + \overline{TB} + \overline{TC} = F : (\delta + 1 + \varrho) .$$

Da die Höhe des Fundamentaldreiecks 1 ist, ist der Streckungsfaktor unserer zentrischen Streckung $(\delta + 1 + \varrho) : F$. Bilden wir nun die Strecken $\overline{TA}$, $\overline{TB}$ und $\overline{TC}$ ab, so stellen wir fest, dass sich als Bildpunkt gerade der durch (11) gegebene Punkt T' ergibt.

5. *Die zugehörige projektive Abbildung.* Durch die Gleichungen (11) kann jeder Punkt T des Fundamentaldreiecks auf einen Punkt T' dieses Dreiecks abgebildet werden. Diese Abbildung des Fundamentaldreiecks auf sich ist eine *projektive Abbildung.* Man sieht dies z. B., wenn man mit Hilfe von (6) und $D + H + R = D' + H' + R' = 1$ zu rechtwinkligen Koordinaten übergeht. Die Ecken U, V und W sind *Fixpunkte* dieser Abbildung. Es sei nun noch *ein* Punkt T und sein etwa nach dem Verfahren in Abschnitt 4 konstruierter Bildpunkt T' vorgegeben; T und T' sollen dabei nicht auf einer Seite des Fundamentaldreiecks liegen. Durch die vier Punkte U, V, W, T und ihre Bildpunkte U, V, W, T' ist diese projektive Abbildung eindeutig bestimmt. Sie kann wie folgt als Produkt von zwei *perspektiven Kollineationen* Φ_1 und Φ_2 dargestellt werden; T^* ist dabei der Schnittpunkt der Geraden UT und VT (Fig. 4).

Φ_1 ist die perspektive Kollineation mit dem Zentrum U und der Geraden VW als Achse, die den gegebenen Punkt T in T^* abbildet. Φ_2 ist jene perspektive Kol-

[4]) Die effektive Durchführung der Konstruktion gestaltet sich besonders einfach, wenn das im Handel erhältliche Dreieckspapier verwendet wird, das bereits eine feine Unterteilung besitzt.

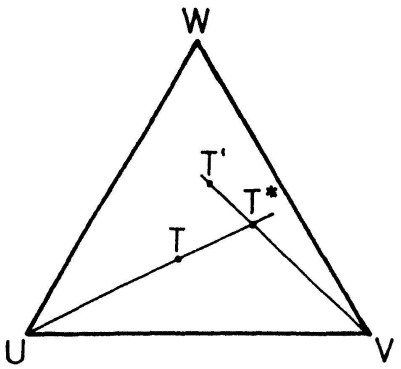

Fig. 4

lineation, die V als Zentrum und UW als Achse hat und T^* in den gegebenen Punkt T' abbildet. Da nun $\Phi_2 \cdot \Phi_1$ eine projektive Abbildung ist, die U, V und W zu Fixpunkten hat und zudem T in T' abbildet, ist sie gerade die eindeutig bestimmte Abbildung Φ:

$$\Phi = \Phi_2 \cdot \Phi_1 .$$

Die Abbildungsgleichungen dieser beiden perspektiven Kollineationen sind, wenn Φ durch das Tripel $(\delta, 1, \varrho)$ von Fitnessparameter gegeben ist:

$$\Phi_1 : D^* = \frac{D\,\delta}{N}\,,\ H^* = \frac{H}{N} \quad \text{und} \quad R^* = \frac{R}{N}\,, \quad \text{wobei} \quad N = D\,\delta + H + R\,. \tag{13}$$

Dieser Abbildung liegt also das Tripel $(\delta, 1, 1)$ von Fitness-Parametern zu Grunde.

$$\Phi_2 : D' = \frac{D^*}{M}\,,\ H' = \frac{H^*}{M}\,, \quad \text{und} \quad R' = \frac{R^*\varrho}{M}\,,$$

$$\text{wobei} \quad M = D^* + H^* + R^*\varrho\,. \tag{14}$$

Diese Abbildung ist durch das Tripel $(1, 1, \varrho)$ von Fitness-Parametern gekennzeichnet.

Der Beweis von (13) und (14) beruht auf (7) und (8).

6. *Die Konstruktion der Trajektorie eines Selektionsprozesses.* Wir charakterisieren nun eine Generation unserer Population durch einen Punkt des Fundamentaldreiecks und geben weiter ein Tripel von Fitness-Parametern $(\delta, 1, \varrho)$ vor, $\delta > 0$ und $\varrho > 0$. Nach unseren Ausführungen im Abschnitt 2 stellt es keine Einschränkung dar, wenn wir gerade von einer Generation ausgehen, die sich im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befindet. Wir starten also etwa mit der Tochtergeneration G_1, dargestellt durch einen Punkt T_1. Für einen solchen Punkt T_1, festgelegt durch die Genotypenwahrscheinlichkeiten D_1, H_1 und R_1, folgt nun aus (5) die Relation

$$H_1^2 = 4\,D_1\,R_1\,, \tag{15}$$

die mit Hilfe von (6) als Gleichung der Parabel

$$y = -\frac{3}{2}x^2 + \frac{1}{2} \tag{16}$$

erkannt werden kann. Umgekehrt kann man mit Hilfe von (15) und (2) zeigen, dass jeder Punkt dieser Parabel eine Population darstellt, die sich bereits im Hardy-

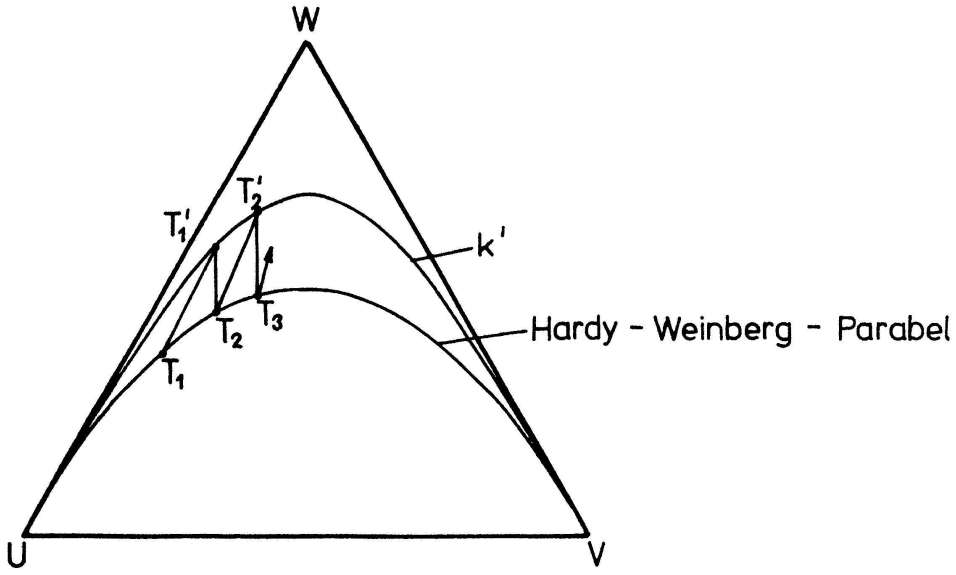

Fig. 5

Weinberg-Gleichgewicht befindet. Man nennt diese Parabel die *Hardy-Weinberg-Parabel* (Fig. 5).

Nun erfolgt die *Selektion*. Sie führt G_1 in G_1', also in die erste Tochtergeneration nach der Selektion, über. Der zugehörige Punkt T_1' wird im allgemeinen nicht auf der Hardy-Weinberg-Parabel liegen. Durch *Zufallspaarung* geht nun aus G_1' die zweite Tochtergeneration G_2 hervor. Sie muss nach den Ausführungen im Abschnitt 2 wieder im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht sein; T_2 liegt also wieder auf der Hardy-Weinberg-Parabel. So fahren wir weiter: Selektion, Zufallspaarung, wieder Selektion, wieder Zufallspaarung usw. Das Schicksal unserer Population wird dann durch die Punktfolge

$$T_1, T_1', T_2, T_2', T_3, T_3', \ldots$$

dargestellt. Wir bezeichnen diese Punktefolge als *Trajektorie* des Selektionsprozesses; der zugehörige Streckenzug liefert im allgemeinen eine *Sägezahnkurve* (Fig. 5). Die Fitness-Parameter $(\delta, 1, \varrho)$ halten wir dabei konstant.

Wie kann diese Trajektorie konstruiert werden?

1.) Konstruktion der Hardy-Weinberg-Parabel, z.B. aus den Punkten U und V, in denen sie die Dreieckseiten berührt, und dem Scheitelpunkt $(1/4, 1/2, 1/4)$.

2.) Konstruktion des Bildes k^* dieser Parabel bei der Abbildung Φ_1. k^* ist ein Kegelschnitt, der ebenfalls in U und V die Dreieckseiten berührt. k^* ist also bestimmt durch die beiden (doppelt zu zählenden) Punkte U und V, in denen man auch die Tangenten hat, und durch den Bildpunkt irgend eines geeignet gewählten Punktes auf der Parabel. Man kann diesen noch notwendigen Bildpunkt entweder durch Berechnung seiner Koordinaten nach (13) oder durch die in der Figur 3 dargestellte Konstruktion (für das Tripel $(\delta, 1, 1)$) erhalten.

3.) Ganz analog konstruiert man jetzt $k' = \Phi_2(k^*)$.

4.) Liegen die Parabel und die beiden Bildkurven vor, so können alle weiteren Punkte durch blosses Ziehen von Geraden erhalten werden (Fig. 6): T_1 muss auf der Parabel liegen. Die Gerade UT_1 wird mit k^* geschnitten. Die Gerade durch diesen Schnittpunkt und durch V liefert T_1' als Schnittpunkt mit k'. T_2 liegt wieder auf der Parabel und ausserdem auf der Normalen durch T_1 zur Basis, da die Genwahrschein-

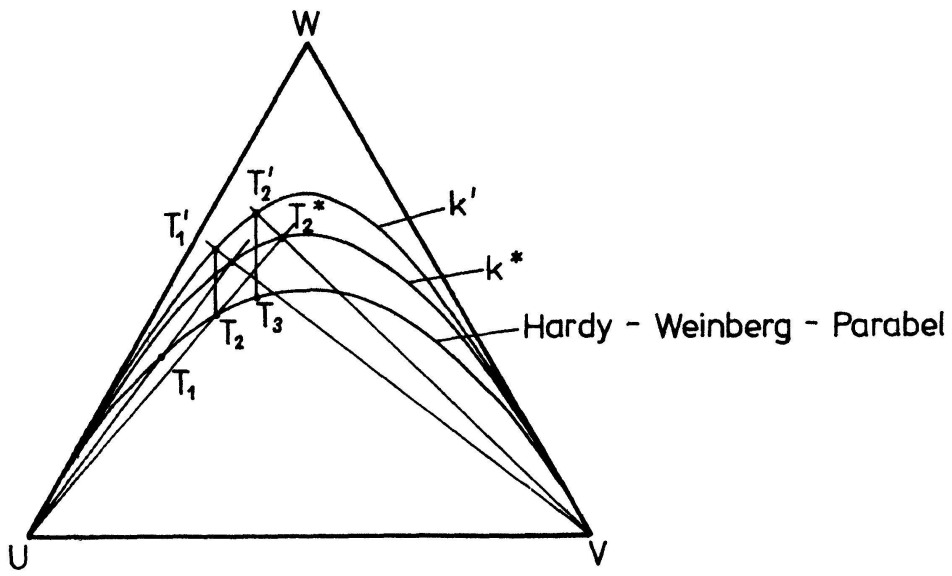

Fig. 6

lichkeiten bei Zufallspaarung nicht ändern. Mit T_2 verfahren wir analog und erhalten T_2^*, T_2' und schliesslich T_3 usw.

Während also die Punkte $T_1, T_2, T_3, \ldots$, die die Generation *vor* der Slektion charakterisieren, auf der Hardy-Weinberg-Parabel liegen, ist k' der Ort der entsprechenden Punkte *nach* der Selektion. Von welcher Art ist dieser Kegelschnitt k'? Aus den Abbildungsgleichungen (11) und aus (6) folgt, dass

$$D\,\delta + H + R\,\varrho = 0 \tag{17}$$

die Gleichung jener Geraden darstellt, deren Bild die *Ferngerade* der Ebene ist. Schneidet also die Gerade (17) die Hardy-Weinberg-Parabel in genau zwei Punkten, so ist k' eine Hyperbel; die Rechnung zeigt, dass dies der Fall ist, wenn k' oberhalb der Parabel liegt. Sind keine Schnittpunkte vorhanden, so ist k' eine Ellipse; dies trifft ein, wenn k' unterhalb der Parabel liegt.

Sollen zur genaueren Zeichnung von k' noch weitere Punkte konstruiert werden, so bietet sich folgendes Verfahren an (Fig. 7): Durch W eine beliebige Gerade g. Durch $T' \in k'$ die Geraden UT' und VT'. Diese liefern mit g die Schnittpunkte X bzw. Y; der Schnittpunkt P von VX und UY ist ein weiterer Punkt von k'. Eine analoge Konstruktion kann für die Gewinnung weiterer Punkte von k^* durchgeführt werden.

Beweis: Satz von Pascal! U und V, je mit ihrer Tangente, zählen doppelt; g ist eine Pascal-Gerade. (Man bezeichne etwa U mit (6, 1), V mit (3, 4), T' mit 2 und den neuen Punkt P mit 5.)

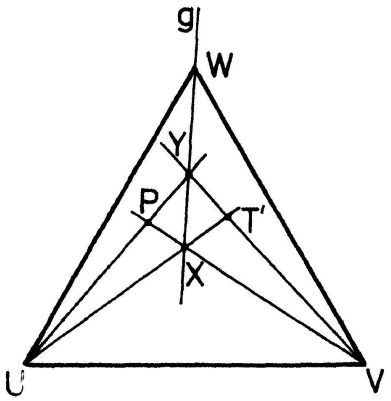

Fig. 7

7. *Beispiele.* Figur 8 zeigt den Fall $0 < \delta < 1$, $\eta = 1$, $0 < \varrho < 1$. Die Genotypen Aa haben also die grösste Fitness, AA und aa haben kleinere Überlebenschancen. Es sind die Trajektorien von zwei derartigen Selektionsprozessen eingezeichnet; der

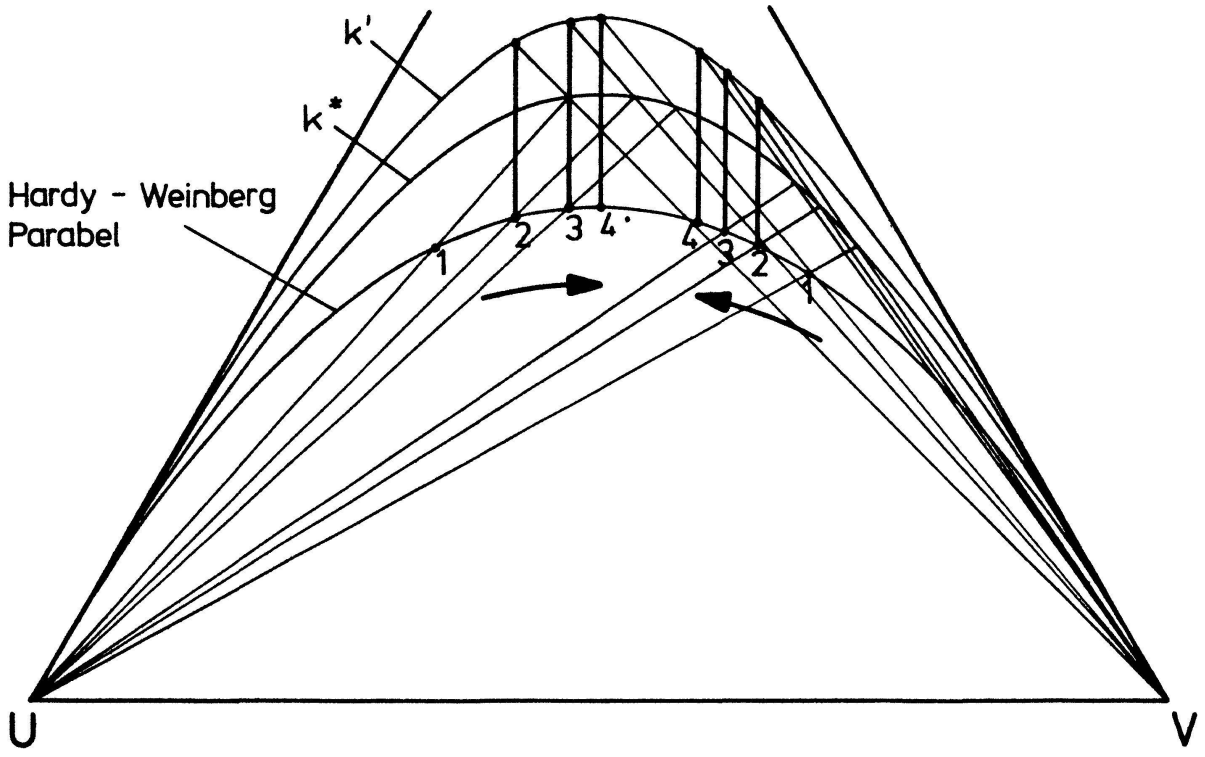

Fig. 8

eine startet links, der andere rechts. Die Figur zeigt recht anschaulich die Existenz eines asymptotischen Gleichgewichtszustandes, der *stabil* ist: Die Population fällt wieder in ihn hinein, von links und von rechts, wenn sie durch besondere Einwirkungen von ihm weggebracht worden ist. Bemerkenswert ist, dass in diesem Zustand – man spricht vom heterozygoten Gleichgewichtszustand – *alle drei* Genotypen vorhanden sind. Man kann berechnen (siehe z. B. Hadeler [8]), dass er durch die Genwahrscheinlichkeiten

$$\hat{p} = (1-\varrho) : (2-\delta-\varrho) \quad \text{und} \quad \hat{q} = (1-\delta) : (2-\delta-\varrho)$$

festgelegt ist.

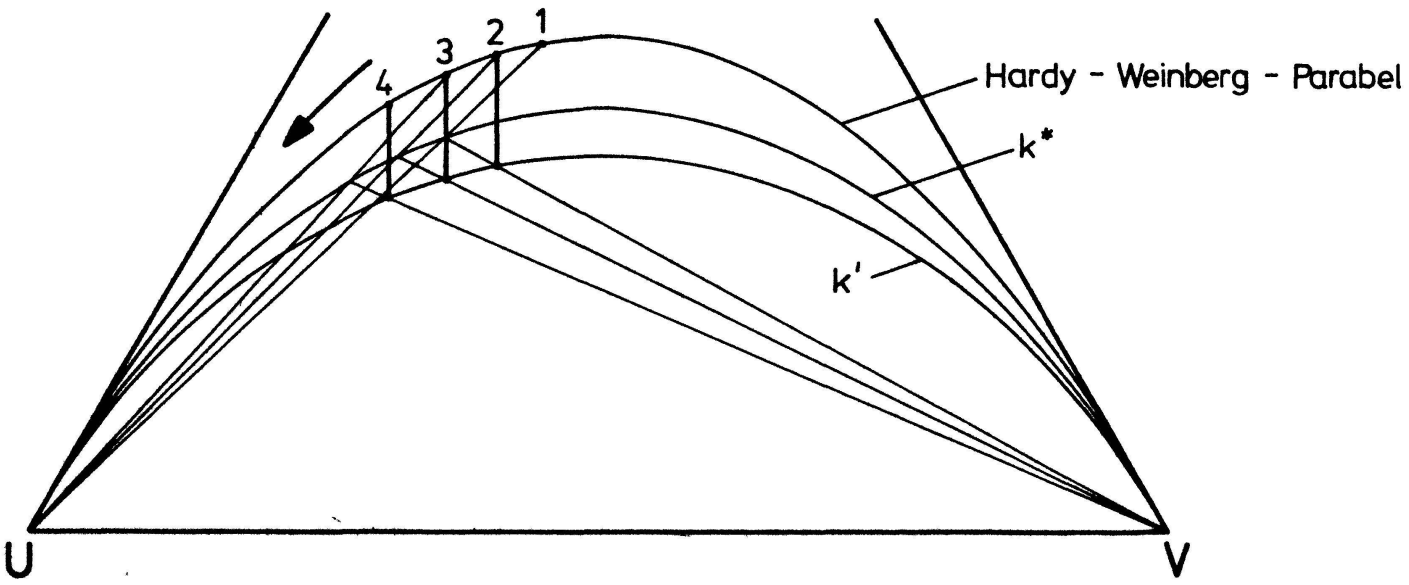

Fig. 9

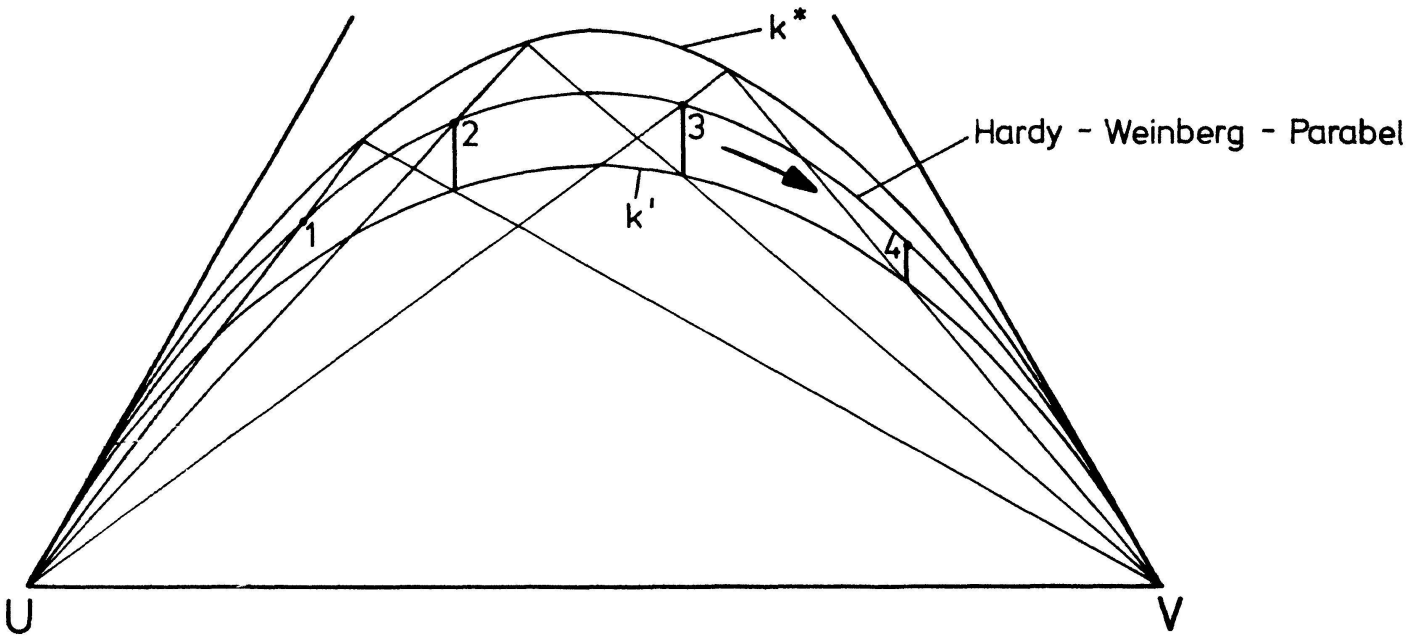

Fig. 10

Figur 9 zeigt den Fall $\delta > 1$, $\eta = 1$, $\varrho > 1$. Jetzt haben die Genotypen Aa die kleinsten Überlebenschancen. Die angestrebten stabilen Gleichgewichtszustände werden durch die Punkte U und V dargestellt, je nach der Lage des ersten Punktes T_1. In der Figur wird U angestrebt: Die AA nehmen immer mehr zu, Aa und aa sterben aus.

Figur 10 zeigt den Fall $0 < \delta < 1$, $\eta = 1$, $\varrho > 1$. Jetzt haben die aa die grössten Überlebenschancen; der angestrebte stabile Gleichgewichtszustand ist durch V gegeben: Hier wird die Population nur noch den Genotyp aa aufweisen.

R. Ineichen, Luzern, Fribourg

LITERATURVERZEICHNIS

[1] J. Aitchison, *A Geometrical Version of Bayes' Theorem.* Amer. Stat. *45* (1971).
[2] E. Batschelet, *Introduction to Mathematics for Life Scientists,* 2nd. ed. (Berlin–Heidelberg–New York, Springer 1975).
[3] C. Cannings and A. W. F. Edwards, *Natural Selection and the de Finetti Diagram.* Ann. Hum. Genet. (London) *31* (1968).
[4] W. Feller, *An Introduction to Probability Theory and its Applications,* Vol. 1, 3rd ed. (New York–Sidney, Wiley & Sons 1968).
[5] B. de Finetti, *Considerazioni matematiche sull'ereditarietà mendeliana.* Metron *6* (1926).
[6] B. de Finetti, *Il 'saper vedere' in matematica,* Torino 1967. (Deutsche Übersetzung: *Die Kunst des Sehens in der Mathematik.* Basel, Birkhäuser 1974).
[7] K. Fladt, *Analytische Geometrie spezieller ebener Kurven.* (Frankfurt a.M., Akadem. Verlagsges. 1962).
[8] K. P. Hadeler, *Mathematik für Biologen.* (Berlin–Heidelberg–New York, Springer 1974).
[9] R. Ineichen and E. Batschelet, *Genetic Selection and De Finetti Diagrams,* J. Math. Biology *2* (1975).
[10] A. Jacquard, *The Genetic Structure of Populations.* (Berlin–Heidelberg–New York, Springer 1974).
[11] H. L. le Roy, *Einführung in die Populationsgenetik,* Vorträge der 11. Ungarischen Biometrischen Konferenz, Budapest 1970.