

ZBIGNIEW KABAT

*Zakład Immunogenetyki
Instytut Zootechniki*

ZMIANA CZĘSTOTLIWOŚCI GENOTYPÓW DUŻEJ, LOSOWO KOJARZONEJ POPULACJI POD WPŁYWEM SELEKCJI

Selekcja zarówno naturalna, jak również sztuczna jest procesem powodującym systematyczne zmiany w strukturze genetycznej populacji, na którą oddziałuje. Zagadnienie selekcji w dużych, losowo kojarzonych populacjach było przedmiotem wielu prac (1—6, 8, 10—12). Większość z nich omawia zmiany częstotliwości genów układu dwuallelowego w populacjach znajdujących się w stanie równowagi genetycznej.

Efektywność selekcji, to jest zmiana częstotliwości genów w ciągu jednego pokolenia, zależy od współczynnika selekcji i początkowej częstotliwości genów. Tak więc w przypadku całkowitej dominacji jednego genu nad drugim, gdy selekcja jest skierowana przeciw recesywnej homozygotie, efektywność selekcji jest największa, gdy częstotliwość q niepożądanego genu wynosi około 0,5 i maleje ona do 0, gdy q zbliża się do 0 lub 1. Przy danej częstotliwości genu efektywność selekcji wzrasta wraz ze wzrostem współczynnika selekcji.

W populacji, znajdującej się w stanie równowagi genetycznej częstotliwości genotypów są jednoznacznie wyznaczone przez częstotliwości genów (4); zatem zmiany częstotliwości genów dają obraz zmian częstotliwości genotypów danej populacji. Jednakże gdy populacji nie znajduje się w stanie równowagi genetycznej związek, ten nie zachodzi, natomiast częstotliwości genotypów wyznaczają jednoznacznie częstotliwości genów (odnosi się to również do populacji znajdującej się w stanie równowagi genetycznej).

Przedmiotem tej pracy jest zagadnienie zmiany częstotliwości genotypów (a więc także genów) w dużej losowo kojarzonej populacji, która niekoniecznie znajduje się w stanie równowagi genetycznej. Rozważania przeprowadzimy dla locus dwuallelowego, biorąc pod uwagę następujące warunki dominacji i selekcji (jak to uczynił Falconer, 4):

1. Całkowita dominacja — selekcja skierowana przeciw recesywnej homozygotie.

2. Całkowita dominacja — selekcja skierowana przeciw heterozygotom i dominującej homozygotom.
3. Kodominacja — selekcja skierowana przeciw niepożądanemu genowi.
4. Naddominacja — selekcja skierowana przeciw obu homozygotom.

Ponieważ metoda badania jest ta sama we wszystkich czterech przypadkach, rozważania przedstawiamy dla pierwszego z nich. Wyniki tego i pozostałych trzech przypadków podajemy w tabelach.

Zmiana częstotliwości genotypów pod wpływem selekcji

Rozważamy dwuallelowy locus (allele A i A'), w którym nie działa mutacja i który nie jest sprzężony z innym locusem będącym pod wpływem selekcji. Niech częstotliwości genotypów w dużej losowo kojarzonej populacji będą:

Genotyp	AA	AA'	A'A'
Częstotliwość	X	Y	Z

Zmienne X, Y i Z niekoniecznie spełniają warunek genetycznej równowagi Hardy-Weinberga.

Rozważamy przypadek całkowitej dominacji genu A nad A', gdy selekcja jest skierowana przeciw recesywnej homozygotom A'A'. Oznaczamy przez s współczynnik selekcji przeciw osobnikom A'A'. Mnożąc początkowe częstotliwości przez przystosowalność każdego genotypu otrzymujemy rozdział genotypów do gamet, które utworzą następne pokolenie oraz ich częstotliwości w populacji osobników pozostałych po selekcji i użytych do reprodukcji:

Genotypy	AA	AA'	A'A'	Całość
Początkowe częstotliwości	X	Y	Z	1
Przystosowalność	1	1	1-s	
Rozdział genotypów	X	Y	(1-s)Z	1-sZ
Częstotliwość genotypów w populacji osobników użytych do reprodukcji	$\frac{X}{1-sZ}$	$\frac{Y}{1-sZ}$	$\frac{(1-s)Z}{1-sZ}$	

Tabela 1 podaje częstotliwości genotypów w populacji osobników pozostałych po selekcji i użytych do reprodukcji przy różnych warunkach dominacji i selekcji. Podkreślamy, że tabela 1 zakłada losowe kojarzenie osobników.

Tabela 2 podaje typy i częstotliwości występujących kojarzeń osobników reprodukujących oraz typy i częstotliwości genotypów otrzymanego potomstwa w omawianym przypadku całkowitej dominacji I (zob.

Tabela 1

Warunki dominacji i selekcji oraz częstotliwości genotypów w powstałej po selekcji populacji osobników użytych do reprodukcji

Warunki dominacji i selekcji	Początkowe częstotliwości i przystosowalność genotypów				Częstotliwości genotypów po selekcji:		
	AA	AA'	A'A'	Z	AA	AA'	A'A'
Całkowita dominacja I selekcja przeciw A'A'	1	1	1-s	1-s	$\frac{X}{1-sZ}$	$\frac{Y}{1-sZ}$	$\frac{(1-s)Z}{1-sZ}$
Całkowita dominacja II selekcja przeciw A-	1-s	1-s	1	1	$\frac{(1-s)X}{1-s(1-Z)}$	$\frac{(1-s)Y}{1-s(1-Z)}$	$\frac{Z}{1-s(1-Z)}$
Kodominacja selekcja przeciw A'	1	$1 - \frac{s}{2}$	1-s	1-s	$\frac{X}{1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)}$	$\frac{\left(1 - \frac{s}{2}\right)Y}{1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)}$	$\frac{(1-s)Z}{1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)}$
Naddominacja selekcja przeciw AA i A'A'	1-s ₁	1	1-s ₂	1-s ₂	$\frac{(1-s_1)X}{1-s_1X-s_2Z}$	$\frac{Y}{1-s_1X-s_2Z}$	$\frac{(1-s_2)Z}{1-s_1X-s_2Z}$

Tabela 2

Typy i częstotliwości występujących kojarzeń oraz częstotliwości genotypów otrzymanego potomstwa w przypadku całkowitej dominacji, gdy selekcja jest skierowana przeciw recesywnej homozygotie

Koja- rzenia	Częstotliwości kojarzeń	Częstotliwości genotypów potomstwa		
		AA	AA'	A'A'
AA AA	$\frac{X^2}{(1-sZ)^2}$	$\frac{X^2}{(1-sZ)^2}$		
AA AA'	$2 \frac{XY}{(1-sZ)^2}$	$\frac{XY}{(1-sZ)^2}$	$\frac{XY}{(1-sZ)^2}$	
AA A'A'	$2 \frac{(1-s) XZ}{(1-sZ)^2}$		$2 \frac{(1-s) XZ}{(1-sZ)^2}$	
AA' AA'	$\frac{Y^2}{(1-sZ)^2}$	$\frac{Y^2}{4(1-sZ)^2}$	$\frac{Y^2}{2(1-sZ)^2}$	$\frac{Y^2}{4(1-sZ)^2}$
AA' A'A'	$2 \frac{(1-s) YZ}{(1-sZ)^2}$		$\frac{(1-s) YZ}{(1-sZ)^2}$	$\frac{(1-s) YZ}{(1-sZ)^2}$
A'A' A'A'	$\frac{(1-s)^2 Z^2}{(1-sZ)^2}$			$\frac{(1-s)^2 Z^2}{(1-sZ)^2}$
Całość	1	$\frac{\left(X + \frac{1}{2} Y\right)^2}{(1-sZ)^2}$	$2 \frac{\left(X + \frac{1}{2} Y\right) \left[\frac{1}{2} Y + (1-s)Z\right]}{(1-sZ)^2}$	$\frac{\left[\frac{1}{2} Y + (1-s)Z\right]^2}{(1-sZ)^2}$

tabela 1). Tak np. częstotliwość kojarzenia osobników AA i AA' wynosi $2XY/(1-sZ)^2$, przy czym połowa otrzymanego potomstwa, a więc $XY/(1-sZ)^2$ jest homozygotami AA a druga połowa heterozygotami AA'. Suma wartości w kolumnach AA, AA' i A'A' daje częstotliwości — odpowiednio X_1 , Y_1 i Z_1 — tych genotypów w populacji potomstwa:

$$X_1 = \frac{\left(X + \frac{1}{2} Y\right)^2}{(1-sZ)^2} \quad (1a)$$

$$Y_1 = 2 \frac{\left(X + \frac{1}{2} Y\right) \left[\frac{1}{2} Y + (1-s) Z\right]}{(1-sZ)^2} \quad (1b)$$

$$Z_1 = \frac{\left[\frac{1}{2} Y + (1-s) Z\right]^2}{(1-sZ)^2} \quad (1c)$$

Tabela 3 podaje częstotliwości genotypów u potomstwa, w czterech przypadkach wyszczególnionych w Tabeli 1.

Tabela 3

Częstotliwość genotypów w populacji potomstwa

Warunki dominacji	Częstotliwości genotypów potomstwa		
	AA	AA'	A'A'
Całkowita dominacja I	$\frac{\left(X + \frac{1}{2} Y\right)^2}{(1-sZ)^2}$	$2 \frac{\left(X + \frac{1}{2} Y\right) \left[\frac{1}{2} Y + (1-s)Z\right]}{(1-sZ)^2}$	$\frac{\left[\frac{1}{2} Y + (1-s)Z\right]^2}{(1-sZ)^2}$
Całkowita dominacja II	$\frac{\left[(1-s)\left(X + \frac{1}{2} Y\right)\right]^2}{[1-s(1-Z)]^2}$	$2 \frac{\left[(1-s)\left(X + \frac{1}{2} Y\right)\right] \left[\frac{1}{2}(1-s)Y + Z\right]}{[1-s(1-Z)]^2}$	$\frac{\left[\frac{1}{2}(1-s)Y + Z\right]^2}{[1-s(1-Z)]^2}$
Kodominacja	$\frac{\left[X + \frac{1}{2}\left(1 - \frac{s}{2}\right) Y\right]^2}{\left[1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)\right]^2}$	$\frac{\left[X + \frac{1}{2}\left(1 - \frac{s}{2}\right) Y\right] \left[\frac{1}{2}\left(1 - \frac{s}{2}\right) Y + (1-s)Z\right]}{\left[1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)\right]^2}$	$\frac{\left[\frac{1}{2}\left(1 - \frac{s}{2}\right) Y + (1-s)Z\right]^2}{\left[1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)\right]^2}$
Naddominacja	$\frac{\left[(1-s_1)X + \frac{1}{2} Y\right]^2}{(1-s_1 X - s_2 Z)^2}$	$2 \frac{\left[(1-s_1)X + \frac{1}{2} Y\right] \left[\frac{1}{2} Y + (1-s_2)Z\right]}{(1-s_1 X - s_2 Z)^2}$	$\frac{\left[\frac{1}{2} Y + (1-s_2)Z\right]^2}{(1-s_1 X - s_2 Z)^2}$

Zauważmy, że częstotliwości genotypów u potomstwa spełniają rozwinięcie kwadratu dwumianu $(K+L)^2$ gdzie $K = (X + \frac{1}{2} Y)/(1-sZ)$, $L = [\frac{1}{2} Y + (1-s) Z]/(1-sZ)$. To samo zachodzi w pozostałych trzech przypadkach (porównaj tabela 3). Zatem populacja potomstwa jest w stanie równowagi genetycznej niezależnie od tego w jakim stanie znajduje się populacja wyjściowa (rodzicielska). Wnosimy stąd, że każde następne pokolenie pozostaje w stanie równowagi genetycznej. Dlatego też w dalszym ciągu — nie zmniejszając ogólności rozumowania, a upraszczając obliczenia rachunkowe — przyjęto założenie, że populacja wyjściowa

jest w stanie równowagi genetycznej. Wtedy łatwo wyrazić częstotliwości X , Y i Z jako funkcje jednej ze zmiennych np. Z , następująco:

$$X = (1 - \sqrt{Z})^2, \quad Y = 2\sqrt{Z}(1 - \sqrt{Z}), \quad Z = Z \quad (2)$$

Związki te zostaną wykorzystane przy badaniu współzależności zmian częstotliwości genotypów.

Zmiana częstotliwości genotypu AA w ciągu jednego pokolenia wynosi:

$$\Delta X = X_1 - X$$

co po podstawieniu za X_1 ze wzoru 1a i przekształceniu daje:

$$\Delta X = \frac{\left(x + \frac{1}{2}y\right)^2 - X(1-sZ)^2}{(1-sZ)^2} \quad (3a)$$

analogicznie obliczamy:

$$\Delta Z = \frac{\left[\frac{1}{2}Y + (1-s)Z\right]^2 - Z(1-sZ)^2}{(1-sZ)^2} \quad (3b)$$

Zauważmy, że zmiana ΔY częstotliwości heterozygoty AA' jest wyznaczona jednoznacznie przez zmiany ΔX i ΔZ częstotliwości obu homozygot. Odejmując bowiem stronami równania $X+Y+Z=1$ oraz $X_1+Y_1+Z_1=1$ i wstawiając za X_1-X , Y_1-Y i Z_1-Z odpowiednio ΔX , ΔY i ΔZ otrzymujemy:

$$\Delta Y = -(\Delta X + \Delta Z)$$

Otrzymane ogólne wzory na zmianę częstotliwości genotypów w ciągu jednego pokolenia podają górne wiersze tabeli 4.

Celem przebadania współzależności zmian częstotliwości genotypów przedstawiamy je jako funkcje jednej zmiennej Z . Wstawiając ze wzoru 2 do wzorów 3a i 3b otrzymujemy po przekształceniu:

$$\Delta X = \frac{sZ(1-\sqrt{Z})^2(2-sZ)}{(1-sZ)^2} \quad (4a)$$

$$\Delta Z = - \frac{sZ\sqrt{Z}(1-\sqrt{Z})(2-s\sqrt{Z}-sZ)}{(1-sZ)^2} \quad (4b)$$

Otrzymane wzory na zmianę częstotliwości genotypów w ciągu jednego pokolenia, jako funkcje jednej zmiennej Z — a więc przy założeniu równowagi genetycznej populacji wyjściowej — podają dolne wiersze tabeli 4.

Rozważmy obecnie co mówią otrzymane wzory o efektywności selekcji.

Tabela 4

Zmiana częstotliwości genotypów w ciągu jednego pokolenia. Górne wiersze: wzory ogólne. Dolne wiersze: wzory dla przypadku równowagi genetycznej populacji wyjściowej

Warunki dominacji	Zmiana częstotliwości genotypów	
	ΔX	ΔZ
Całkowita dominacja I	$\frac{\left(X + \frac{1}{2}Y\right)^2 - X(1-sZ)^2}{(1-sZ)^2}$	$\frac{\left[\frac{1}{2}Y + (1-s)Z\right]^2 - Z(1-sZ)^2}{(1-sZ)^2}$
	$\frac{sZ(1-\sqrt{Z})^2(2-sZ)}{(1-sZ)^2}$	$-\frac{sZ\sqrt{Z}(1-\sqrt{Z})(2-s\sqrt{Z}-sZ)}{(1-sZ)^2}$
Całkowita dominacja II	$\frac{\left[\frac{1}{2}(1-s)Y + Z\right]^2 - Z[1-s(1-Z)]^2}{[1-s(1-Z)]^2}$	
	$\frac{\left[(1-s)\left(X + \frac{1}{2}Y\right)\right]^2 - X[1-s(1-Z)]^2}{[1-s(1-Z)]^2}$	
	$-\frac{sZ(1-\sqrt{Z})^2[2(1-s)+sZ]^2}{[1-s(1-Z)]^2}$	$\frac{sZ\sqrt{Z}(1-\sqrt{Z})[2(1-s)+s\sqrt{Z}(1+\sqrt{Z})]}{[1-s(1-Z)]^2}$
Kodominacja	$\frac{\left[X + \frac{1}{2}\left(1 - \frac{s}{2}\right)Y\right]^2 - X\left[1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)\right]^2}{\left[1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)\right]^2}$	
	$\frac{\left[\frac{1}{2}\left(1 - \frac{s}{2}\right)Y + (1-s)Z\right]^2 - Z\left[1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)\right]^2}{\left[1 - \frac{s}{2}(1-X+Z)\right]^2}$	
	$\frac{s\sqrt{Z}(1-\sqrt{Z})^2(4-3s\sqrt{Z})}{4(1-s\sqrt{Z})^2}$	$-\frac{sZ(1-\sqrt{Z})(4-s-3s\sqrt{Z})}{4(1-s\sqrt{Z})^2}$

$$\frac{\left[\left(1-s_1\right) X + \frac{1}{2} Y \right]^2 - X(1-s_1 X - s_2 Z)^2}{(1-s_1 X - s_2 Z)^2}$$

Naddominacja

$$\frac{(1-\sqrt{Z})^2 \sqrt{Z} [s_2 \sqrt{Z} - s_1 (1 - \sqrt{Z})] [2 - s_2 Z - s_1 (1 - \sqrt{Z}) (2 - \sqrt{Z})]}{[1 - s_1 (1 - \sqrt{Z}) - s_2 Z]^2}$$

$$\frac{\left[\frac{1}{2} Y + (1-s_2) Z \right]^2 - Z(1-s_1 X - s_2 Z)^2}{(1-s_1 X - s_2 Z)^2}$$

$$\frac{(1-\sqrt{Z}) Z [s_1 (1 - \sqrt{Z}) - s_2 \sqrt{Z}] [2 - s_1 (1 - \sqrt{Z})^2 - s_2 \sqrt{Z} (1 + \sqrt{Z})]}{[1 - s_1 (1 - \sqrt{Z})^2 - s_2 Z]^2}$$

$$\Delta Y = -(\Delta X + \Delta Z)$$

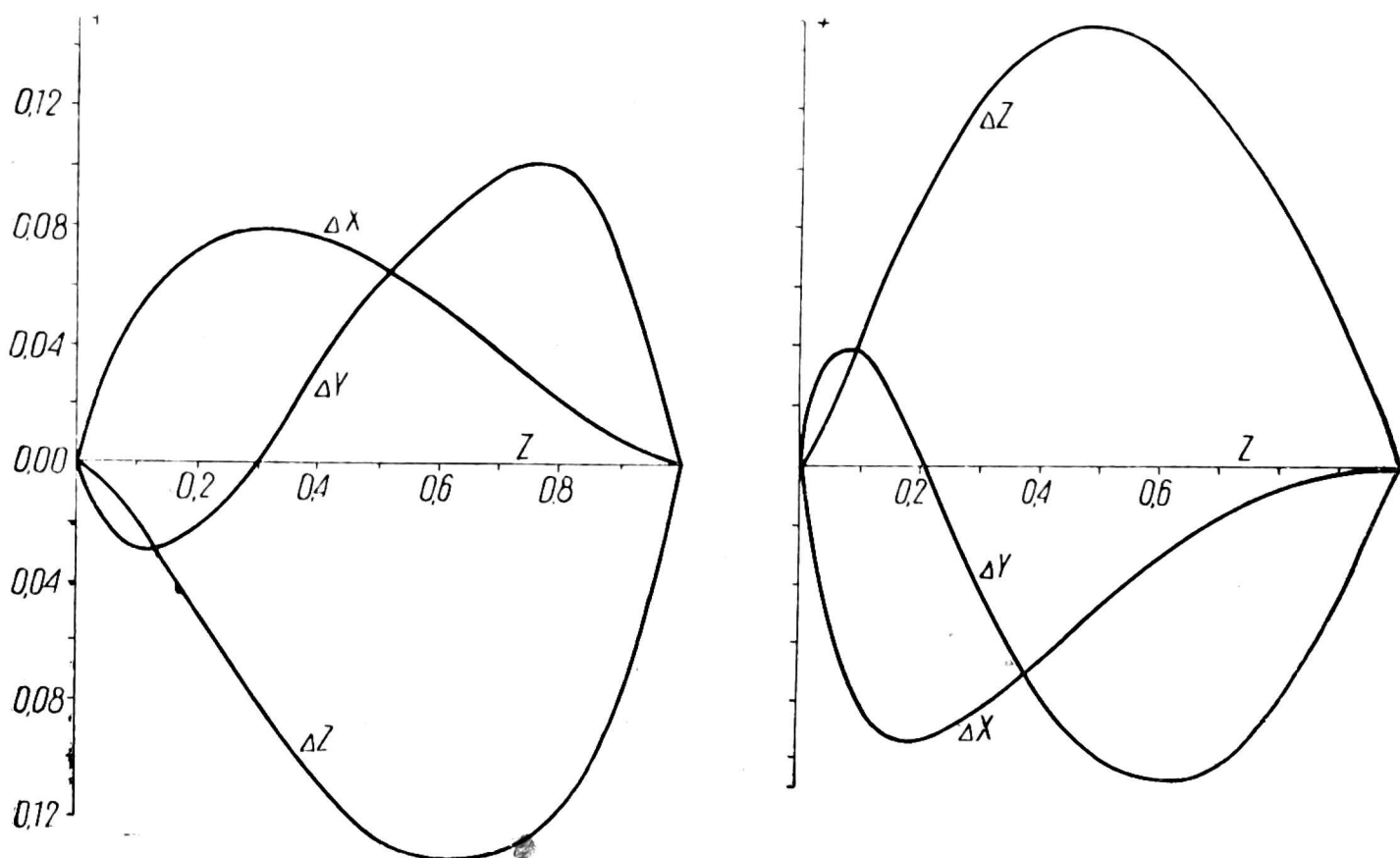
Efektywność selekcji i stan stałości równowagi genetycznej.

Widzimy ze wzorów na efektywności selekcji to jest bezwzględne wartości wielkości ΔX , ΔY i ΔZ , że one zależą w ogólności od początkowej częstotliwości genotypów lub tylko od częstotliwości jednego genotypu, gdy populacja wyjściowa znajduje się w stanie równowagi genetycznej. Tą drugą zależność badamy obliczając ΔX , ΔY i ΔZ przy różnych wartościach Z , zmieniających się od 0 do 1. W tym celu bierzemy trzy współczynniki selekcji 0,2; 0,5 i 1,0, eliminujące odpowiednio piątą część, połowę i wszystkie osobniki niepożądane.

Rysunki 1—4 ilustrują otrzymane wyniki dla środkowego współczynnika selekcji (0,5). Z przeprowadzonych badań wynikają dwa następujące wnioski.

1. Różnice w efektywnościach selekcji między poszczególnymi przypadkami dominacji i selekcji są na ogół nieduże.
2. Efektywność selekcji zależy od:
 - a) współczynnika selekcji, powiększając się wraz z jego wzrostem, przy ustalonej wartości Z . W szczególności selekcja całkowita powoduje eliminację wszystkich osobników o niepożądanym genotypie w przypadku całkowitej dominacji II, natomiast w przypadku naddominacji zmienia proporcję genotypów AA, AA' i A'A' na 0,25:0,50:0,25.

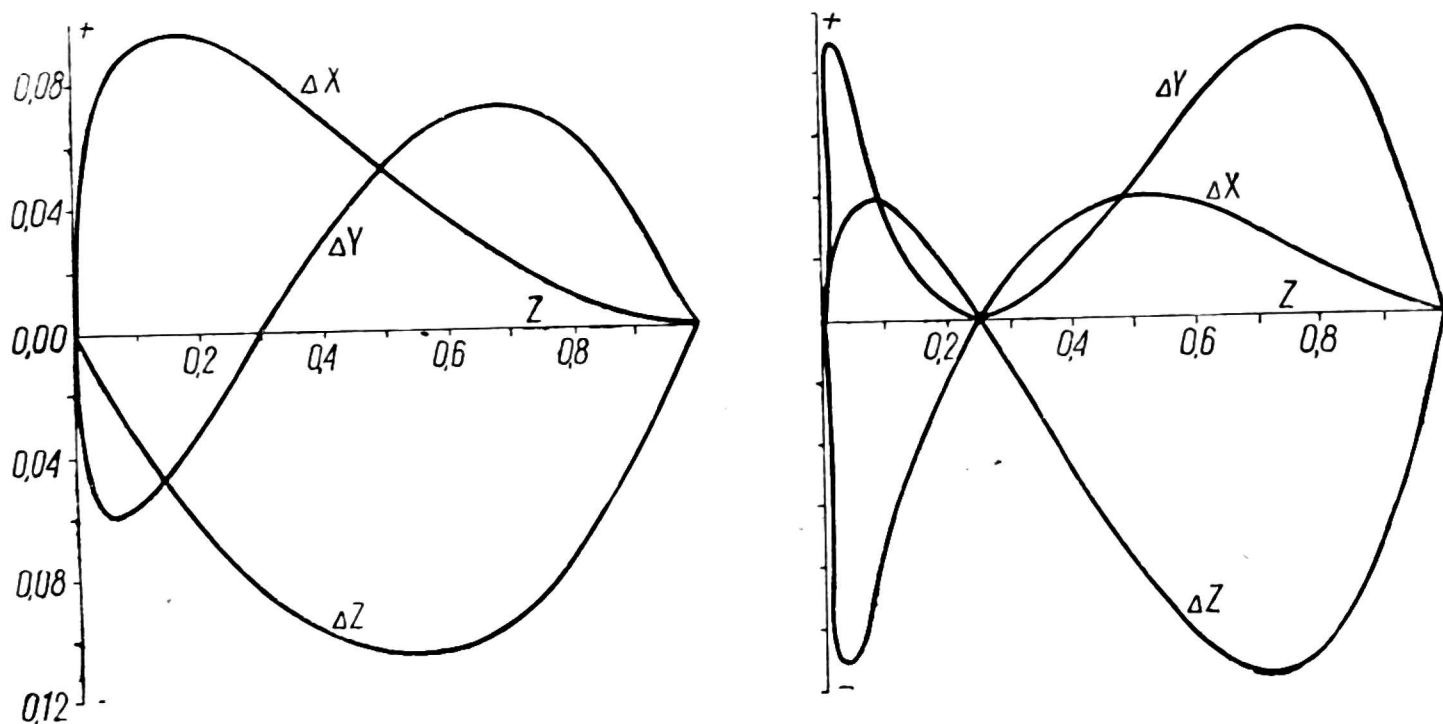
- b) wartości Z . I tak efektywność ΔX jest bardzo mała, gdy Z jest duże, a ΔY osiąga minimum — równe 0 — w przedziale $(0; 0,5)$ we wszystkich czterech przypadkach. Efektywność ΔZ jest bardzo mała dla Z bliskiego 0, gdy selekcja jest skierowana przeciw recesywnemu genotypowi. Każda z efektywności jest mała, gdy Z jest bliskie 0 lub 1. Co do maksimum efektywności można stwierdzić ogólnie, że wartości Z , w których one są przyjmowane rosną wraz ze wzrostem współczynnika selekcji, gdy dana zmiana częstotliwości genotypu jest dodatnia, a gdy ujemna — maleją.



Rys. 1 i 2. Zmiana częstotliwości genotypów pod wpływem selekcji dla różnych wartości częstotliwości Z homozygoty $A'A'$ (populacja wyjściowa znajduje się w stanie równowagi genetycznej). Współczynnik selekcji wynosi 0,5. Rys. z lewej: całkowita dominacja — selekcja skierowana przeciw recesywnej homozygotie; z prawej: całkowita dominacja — selekcja skierowana przeciw heterozygotie i dominującej homozygotie. Oś pozioma — wartości Z , oś pionowa — zmiana częstotliwości genotypów

Selekcja powoduje zmianę, wzrost lub spadek proporcji osobników homozygotycznych w populacji. Z całą pewnością ta proporcja wzrasta w przypadku całkowitej dominacji I i kodominacji, a maleje w przypadku całkowitej dominacji II, gdy Z jest bliskie 0 (por. 5, 8 i 12). Gdy Z jest bliskie 1 zmiany są odwrotne. W przypadku naddominacji pro-

porcja homozygot pomniejsza się, z wyjątkiem $Z = 0,25$, dla którego ona nie zmienia się.



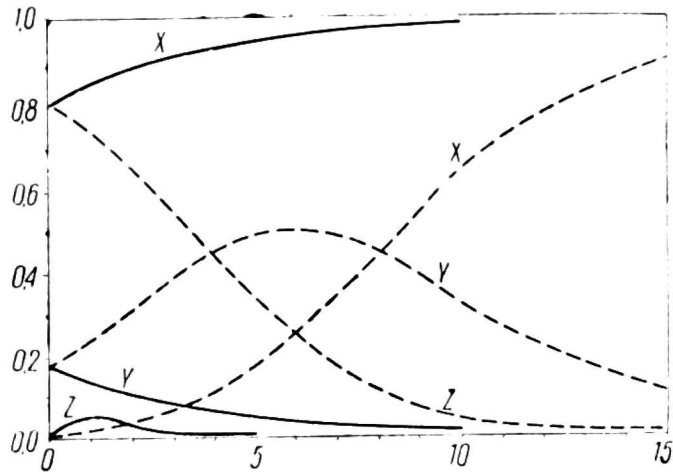
Rys. 3 i 4. Kodominacja — selekcja skierowana przeciw niepożądanemu genowi — rys. z lewej. Rys. z prawej: naddominacja — selekcja skierowana przeciw obu homozygotom

Celem dokładniejszego scharakteryzowania wpływu początkowej częstotliwości genotypów i współczynnika selekcji na jej efektywność badamy zmiany częstotliwości genotypów wskutek selekcji z biegiem pokoleń. Bierzymy dwie serie wartości częstotliwości genotypów: 1) $X = 0,81$, $Y = 0,18$, $Z = 0,01$; 2) $X = 0,01$, $Y = 0,18$, $Z = 0,81$. Do każdej serii stosujemy trzy współczynniki selekcji 0,2; 0,5 i 1,0. Do obliczenia częstotliwości genotypów w dowolnym n -tym pokoleniu zastosowano n -tą iteratę funkcji X_1 , Y_1 i Z_1 podanych w tabeli 3. Każde doświadczenie prowadzimy aż do chwili otrzymania stanu stałości (stability) równowagi genetycznej (zob. 9). Przyjmujemy, że stan stałości równowagi jest osiągnięty, gdy największa ze zmian częstotliwości genotypów w ciągu jednego pokolenia jest mniejsza niż $1,0 \times 10^{-6}$.

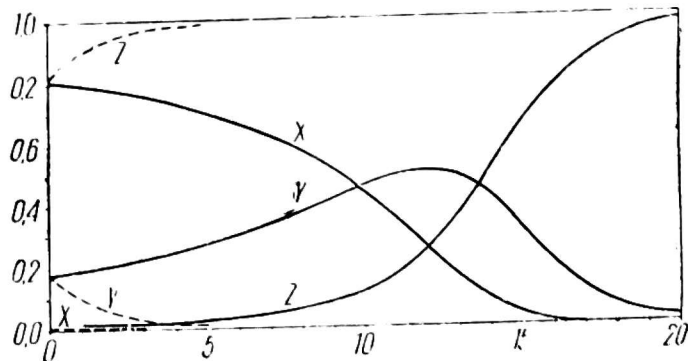
Rysunki 5—8 ilustrują pewne otrzymane wyniki dla środkowego współczynnika selekcji. Proces zmian częstotliwości genotypów z biegiem pokoleń jest powolny, gdy współczynnik selekcji jest mały i staje się coraz szybszy wraz z jego wzrostem. Zależy on także od początkowej częstotliwości genotypów. Genotypy, które mają lub osiągnęły z biegiem pokoleń częstotliwość bliską 0 lub 1, zmieniają ją powoli z pokolenia na pokolenie.

Charakterystyczne jest to, że każda z badanych serii, niezależnie od wielkości współczynnika selekcji, zmierza do identycznych wartości, które

określają stan stałości równowagi genetycznej. Wynoszą one: $\hat{X} = 1$, $\hat{Y} = 0$, $\hat{Z} = 0$ w przypadkach całkowitej dominacji I i kodominacji, $\hat{X} = 0$, $\hat{Y} = 0$, $\hat{Z} = 1$ w przypadku całkowitej dominacji II oraz $\hat{X} = 0,25$, $\hat{Y} = 0,50$ i $\hat{Z} = 0,25$ w przypadku naddominacji.



Rys. 5. Zmiana częstotliwości genotypów pod wpływem selekcji z biegiem pokoleń. Całkowita dominacja — selekcja skierowana przeciw recesywnej homozygocie



Rys. 6. Zmiana częstotliwości genotypów pod wpływem selekcji z biegiem pokoleń. Całkowita dominacja — selekcja skierowana przeciw heterozygocie i dominującej homozygocie.

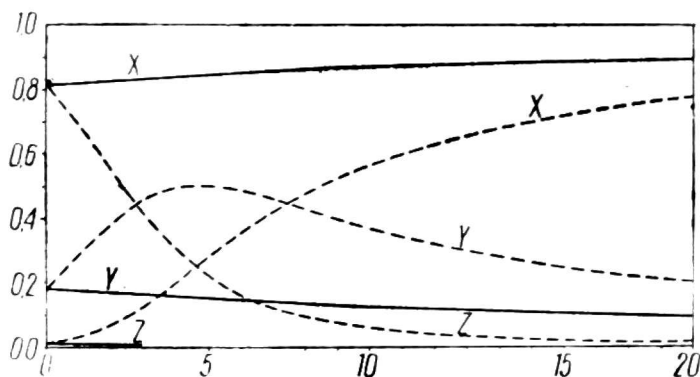
Objaśnienia dotyczące rysunków 5—8:

Początkowa proporcja genotypów AA, AA' i A'A' wynosi: linia ciągła 0,81:0,18:0,01, linia przerywana 0,01:0,18:0,81.

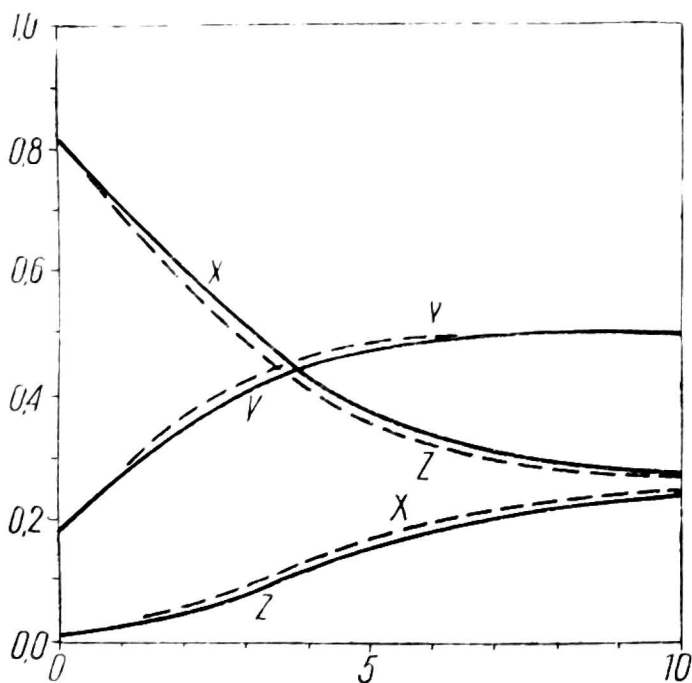
Współczynnik selekcji wynosi 0,5.

Oś pozioma — ilość pokoleń,

oś pionowa — częstotliwość genotypów



Rys. 7. Kodominacja — selekcja skierowana przeciw niepożądanemu genowi



Rys. 8. Naddominacja — selekcja skierowana przeciw obu homozygotom

Zatem selekcja powoduje, po pewnej ilości pokoleń, całkowitą eliminację niepożądanych genotypów w pierwszych trzech przypadkach (tabela 1). Oznacza to ustalenie się w populacji genu (i genotypu) pożądanego i jest zgodne z wynikami podanymi przez Falconera (4) i Kimurę (7). W przypadku naddominacji strata homozygot jest częściowa i ustala się najkorzystniejsza proporcja pożądanego heterozygot. W szczególności gdy selekcja niepożądanych osobników jest całkowita, stan stałości równowagi genetycznej zostaje osiągnięty, w pierwszym i ostatnim przypadku, w ciągu jednego pokolenia.

Zbadaliśmy także przypadek częściowej dominacji, gdy przystosowalność heterozygoty jest bliższa przystosowalności pożądaney, niż niepożądaney homozygoty, a selekcja jest skierowana przeciw recesywnej homozygotie. Otrzymanych wyników nie przedstawiamy. Są one pośrednie między wynikami otrzymanymi w przypadkach całkowitej dominacji I i kodominacji; w szczególności punkty określające stan stałości równowagi genetycznej są identyczne jak w tych dwu przypadkach.

W n i o s k i

1. Efektywność selekcji zależy od początkowej częstotliwości genotypów i od wielkości współczynnika selekcji.
2. Selekcja powoduje zmianę, wzrost lub spadek, proporcji osobników homozygotycznych w populacji. W przypadku naddominacji ta proporcja nigdy nie wzrasta, a w ogólności maleje.
3. W przypadku naddominacji selekcja całkowita zmienia proporcję genotypów na 0,25 : 0,50 : 0,25.
4. W przypadkach dominacji i kodominacji następuje po pewnej ilości pokoleń całkowita eliminacja niepożądanych genotypów i ustalenie się pożądanego genu.
5. Losowe kojarzenie doprowadza do stanu równowagi genetycznej pierwszego pokolenia selekcionowanego, a z biegiem pokoleń zostaje osiągnięty stan stałości równowagi genetycznej, określony przez następujące wartości:

Warunki dominacji	Częstotliwości genotypów		
	\hat{X}	\hat{Y}	\hat{Z}
Całkowita dominacja I	1	0	0
Całkowita dominacja II	0	0	1
Kodominacja	1	0	0
Naddominacja	0,25	0,50	0,25

Serdecznie dziękuję dr Marianowi Różyckiemu za przeczytanie rękopisu i cenne uwagi.

LITERATURA

1. DuMouchel W. H., and W. W. Anderson: Genetics 58, 435—449 (1968).
2. Ewens W. J.: Genetics 63, 531—537 (1969).
3. Falconer D. S.: Symposium on Genetics of Population Structure, Instituto di Genetica, Universita di Pavia, Italy, August 20—23, 1953. Un. Int. Sci. Biol., 15, 16—41 (1954).
4. Falconer D. S.: Introduction to Quantitative Genetics. Oliver and Boyd, Edinburgh and London 1960.

5. Fisher R. A.: *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press, Oxford 1930.
6. Kimura M.: *Heredity* 12, 145—167 (1958).
7. Kimura M. and J. F. Crow: *Genetics* 49, 725—738 (1964).
8. Lasley J. F.: *Genetyczne podstawy doskonalenia zwierząt*. Warszawa 1969.
9. Lewontin R. C.: *Genetics* 43, 419—434 (1958).
10. Li C. C.: *Population Genetics*, University of Chicago Press, Chicago 1955.
11. Robertson A.: *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* 20, 225—229 (1955).
12. Wright S.: *Genetics* 16, 97—159 (1931).