

ADAM ŁOMNICKI

*Zakład Badania Ssaków PAN
17-230 Białowieża
E-mail: adam.lomnicki@uj.edu.pl*

DRYF GENETYCZNY

Dryf genetyczny jest zjawiskiem widocznym wyraźnie w małych populacjach, ale jego ważne konsekwencje występują także w populacjach dużych. Dlatego dla zrozumienia dryfu należy najpierw przedstawić jego działanie w bardzo małych populacjach. Pełne zrozumienie ewolucyjnych konsekwencji dryfu wymaga dobrej znajomości analizy matematycznej i rachunku prawdopodobieństwa, którą dysponują zawodowcy matematy-

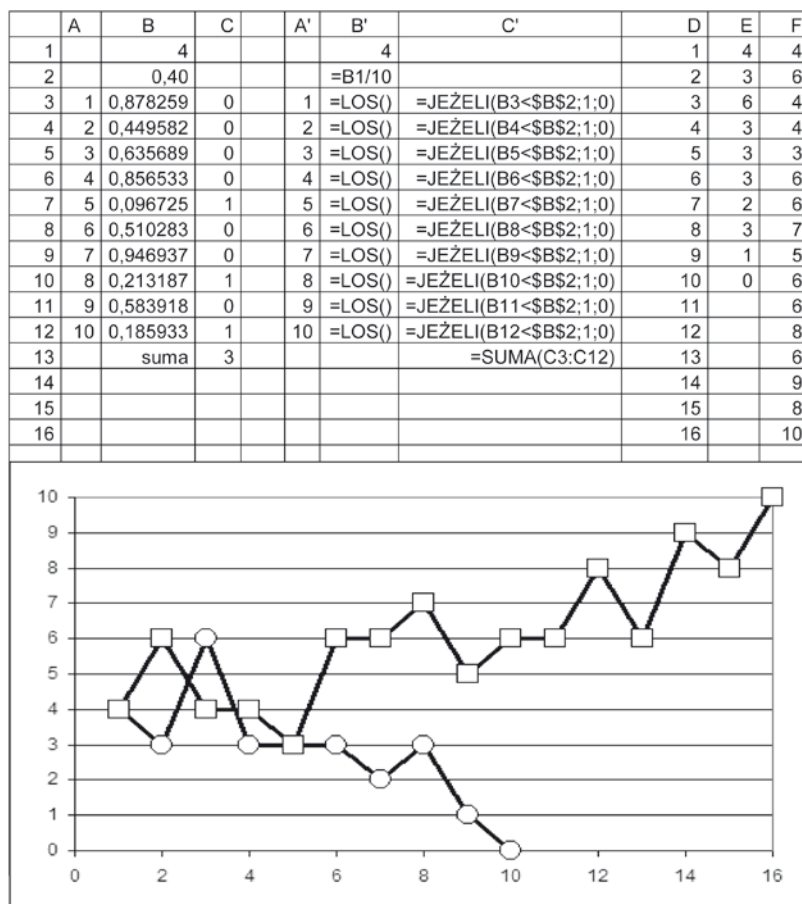
cy. Aby umożliwić zrozumienie dryfu i jego konsekwencji czytelnikowi nie dysponującemu taką wiedzą, rozważać tu będziemy bardzo specyficzny przykład, w dużej mierze nierealistyczny, i prezentować wynik komputerowych naśladowań, czyli symulacji dryfu w nadziei, że pozwoli to na przynajmniej intuicyjne zrozumienie jego mechanizmów i konsekwencji.

JEDNA BARDZO MAŁA POPULACJA

Wyobraźmy sobie populację wodnych zwierząt hermafrodytycznych, z nie zachodzącymi na siebie pokoleniami, w małym siedlisku, które może pomieścić zaledwie 5 osobników, u których częstość allelu a wynosi $q = 0,4$. Zakładamy, że w populacji nie działa dobór na ten gen, nie powstają w tym locus nowe mutacje, ani nie ma imigracji i emigracji. Wyobraźmy sobie dodatkowo, że zapłodnienie jest zewnętrzne i że każdy osobnik produkuje setki gamet, a następnie ginie. Następne pokolenie tworzone jest z gamet znajdujących się w wodzie w ten sposób, że losowo wybieranych jest 10 gamet, z których powstaje 5 zygot. Jest to sytuacja taka jak z urną, w której jest bardzo dużo kul z tym, że 40% tych kul jest czarnych, reprezentujących allel a , zaś 60% jest białych reprezentujących inne allele. Jeśli kule czarne i białe są dokładnie wymieszane i wybieramy z urny 10 kul po omacku, to proporcja kul czarnych w grupie 10 kul może być różna od 0,4. Powiedzmy, że wynosi w następnym pokoleniu 0,3. W naszym przykładzie oznacza to, że 10 kul musimy teraz wybierać z urny, w której jest 30% kul czarnych. Żeby prześledzić to zjawie-

sko nie jest nam do tego potrzebna urna z tysiącem kul. Do naśladowania dryfu wystarczy za pierwszym razem urna z 4 kulami czarnymi i 6 białymi, a za drugim razem z 3 kulami czarnymi i 7 białymi. Stosujemy wówczas losowanie ze zwracaniem, po każdym wylosowaniu kuli zapisujemy jej kolor i zwracamy z powrotem do urny. Dzięki temu proporcja kul czarnych w urnie nie zmienia się.

Ponieważ czytelnik może uznać, że nabyć urny i odpowiednich kul o dwóch kolorach jest kłopotliwe, można to naśladowanie przeprowadzić w programie Microsoft Excel, tak jak przedstawiono na Ryc. 1. Przy pierwszej symulacji częstość allelu a wahała się z tendencją wzrostową i ostatecznie w 16. pokoleniu allel ten został utrwalony, eliminując zupełnie allel alternatywny. W drugiej symulacji wahania frekwencji miały tendencję malejącą i doprowadziły do pełnej eliminacji allelu a i utrwalenia się allelu alternatywnego. Gdyby czytelnik usiłował powtórzyć te symulacje według przepisu podanego na Ryc. 1, to za każdym razem otrzymałby inny rezultat, ponieważ wynik w pojedynczej populacji jest nieprzewidywalny. Mamy tu do



Ryc. 1. Naśladowanie dryfu genetycznego za pomocą oprogramowania *Microsoft Excel*.

Naśladowujemy tu dryf w małej ograniczonej liczbowo populacji pięciu zwierząt wodnych, diploidalnych, hermafrodytycznych, składających swe gamety do wody. Pięć zygot, z których powstało te 5 osobników, mogło być nosicielami zaledwie 10 alleli. Załóżmy, że na początku 4 allele z tych 10 to allele a . Liczba 4 jest wpisana w komórce B1. Oznacza to, że częstość występowania allelu a wynosi $q = 0,4$, co jest wpisane w komórce B2. Przy założeniu braku doboru i nacisku mutacyjnego i przy produkcji bardzo dużej liczby (setek i tysięcy) gamet, proporcja gamet z allelem a będzie wynosić $q = 0,4$. Ponieważ w tej populacji może przeżyć tylko 5 osobników, zatem wybrać możemy losowo do następnego pokolenia jedynie 10 gamet, z których powstaną tych 5 przeżywających osobników. Z prawdopodobieństwem $q = 0,4$ będą to gamety z allelem a , a z prawdopodobieństwem $(1 - q) = 0,6$ z innym allelem. Przy tym naśladowaniu dryfu podejmiemy losowo decyzję, która z 10 gamet będzie nosicielem allelu a . W tym celu w kolumnie B od B3 do B12 wpisujemy funkcję liczby losowej w granicach od 0 do 1. W kolumnie B' podane jest jak tak funkcja jest zapisywana. Wybór losowy polega na tym, że dana gameta staje się nosicielem allelu a , gdy liczba losowa jest mniejsza od 0,4. Opisuje to funkcja warunkowa w kolumnie C od C3 do C12, która przyjmuje wartość 1 dla allelu a i wartość 0 dla alternatywnego allelu. W komórce C13 znajduje się suma wszystkich jedynek, czyli liczba gamet, które przeszły do następnego pokolenia z allelem a . W ten sposób naśladowaliśmy zmiany w ciągu jednego pokolenia i wyszło nam, że tylko 3 gamety są nosicielem allelu a . Czytelnikowi usiłującemu powtórzyć to naśladowanie może wyjść nie 3, ale jakakolwiek inna liczba od 0 do 10 z tym, że najbardziej prawdopodobna jest liczba 4. Aby naśladować kumulatywne działanie doboru przechodzimy do następnego pokolenia wpisując do komórki B1 liczbę 3, co powoduje, że w komórce B2 pojawia się nowa częstość allelu recesywnego $q = 0,3$. Po każdym kolejnym pokoleniu (kolumna D) w kolumnach E lub F wpisujemy liczby alleli a . W pierwszym przykładzie naśladowania dryfu (kolumna E) allel a znikł z populacji po 10 pokoleniach, pozostawiając tylko allel alternatywny, natomiast w drugim przykładzie (kolumna F) allel a wyparł zupełnie allel alternatywny w po 16 pokoleniach. Przedstawiono to na podanym poniżej wykresie pokazującym, że w małych populacjach losowe zmiany częstości w wyniku dryfu prowadzą do eliminacji jednego lub drugiego allelu po mniejszej lub większej liczbie pokoleń.

czynienia z małą populacją, dlatego istnieje duże prawdopodobieństwo, że po kilkunastu pokoleniach nastąpi utrwalenie jednego z alleli lub eliminacja allelu alternatywnego. Podobnie jest z cząsteczką poruszającą się ruchem Browna w rurze, której ściany są ekranami pochłaniającymi: prędzej czy później cząsteczka zostanie pochwycona przez ten ekran.

Założenie, że symulacje tu przeprowadzone dotyczą organizmów wodnych wyrzucających gamety do wody można pominąć, chociaż dla takich zwierząt najłatwiej sobie wyobrazić gamety z allelami A i a na wzór urny z kulami białymi i czarnymi. Gamet produkowanych przez organizmy lądowe też jest

też dużo i jest przypadkiem losowym, które z nich wejdą do następnego pokolenia liczącego 5 osobników. Gdybyśmy mieli do czynienia z organizmami rozdzielнопłciowymi, to przy pięciu osobnikach stosunek liczbowy płci nie byłby 1:1, co przy dryfie wymaga dodatkowych modyfikacji, o których będzie mowa dalej.

Z tych pierwszych symulacji wynika, że przy niewielkiej liczbie osobników w populacji (i) zmiany w częstości alleli mogą być poważne mimo braku doboru oraz (ii) prędzej lub później allele utrwalą się lub znikną, co ostatecznie prowadzi do genetycznej homogeniczności na wszystkich loci, czyli do utraty zmienności.

DUŻA POPULACJA ROZBITA NA BARDZO WIELE MAŁYCH POPULACJI

Aby dowiedzieć się więcej o efektach dryfu należy opisać tu symulacje powtórzyć na przykład tysiąc razy i zobaczyć, do czego one prowadzą. Wyobraźmy sobie, że mamy jedną dużą populację z proporcją allelu a równą $q_0 = 0,4$, która rozbita została na 1000 małych całkowicie izolowanych populacji po 5 osobników każda. Liczba populacji z daną liczbą alleli a ma w pierwszym pokoleniu po rozbięciu ($t = 1$) rozkład bliski rozkładowi dwumianowemu, czyli binominalnemu, z parametrami $n = 10$ (gdyż taka jest liczba alleli), $p = 0,4$ (Ryc. 2). Opis tego rozkładu znajduje się we wszystkich lepszych podręcznikach statystyki i w elementarnych podręcznikach rachunku prawdopodobieństwa. Z Ryc. 2 dla $t = 1$ wyraźnie wynika, że już w pierwszym pokoleniu po rozbięciu pojawiają się populacje, w których allel a znikł z tym, że najwięcej jest populacji z czterema allelami a , co oznacza, że w około $\frac{1}{4}$ wszystkich populacji częstość q tego allelu nie zmieniła się, zmieniła się natomiast w $\frac{3}{4}$ pozostałych populacji.

Kumulatywne działanie dryfu polega na tym, że każda pojedyncza mała populacja zmienia się z prawdopodobieństwami danymi przez rozkład dwumianowy, ale już po pierwszym pokoleniu wspomniane tu małe populacje różnią się proporcją allelu a i do następnych pokoleń startują od tych swoich nowych proporcji. Prowadzi to do dalszego spłaszczenia rozkładu i wzrostu wariancji, czyli zmienności między populacjami. W pokoleniu $t = 2$, to spłaszczenie jest niewielkie,

ale przybywa populacji, w których allel a znikną, a w pokoleniu $t = 5$ spłaszczenie to jest wyraźne, a populacje bez allelu a są już najliczniejsze. W dalszych pokoleniach dochodzi do wzrostu liczby populacji, w których jeden z alleli utrwalili się, eliminując allel alternatywny, przez co rozkład przybiera kształt litery U, a w pokoleniu $t = 70$ dochodzi do utrwalenia jednego z alleli we wszystkich populacjach – populacji z dwoma allelami już nie ma. Tu warto zauważyć i zapamiętać dla dalszych rozważań o dryfie: we wszystkich małych populacjach razem wziętych częstość allelu a nie zmienia się w wyniku dryfu. Zatem jeśli jakiś allel ma początkową częstość q_0 , to w wyniku długotrwałego działania dryfu utrwali się z prawdopodobieństwem q_0 , a zniknie z prawdopodobieństwem $(1 - q_0)$. Widoczne to jest na wykresie dla $t = 70$: w około 600 populacjach allel a znikł, a w około 400 – utrwalili się.

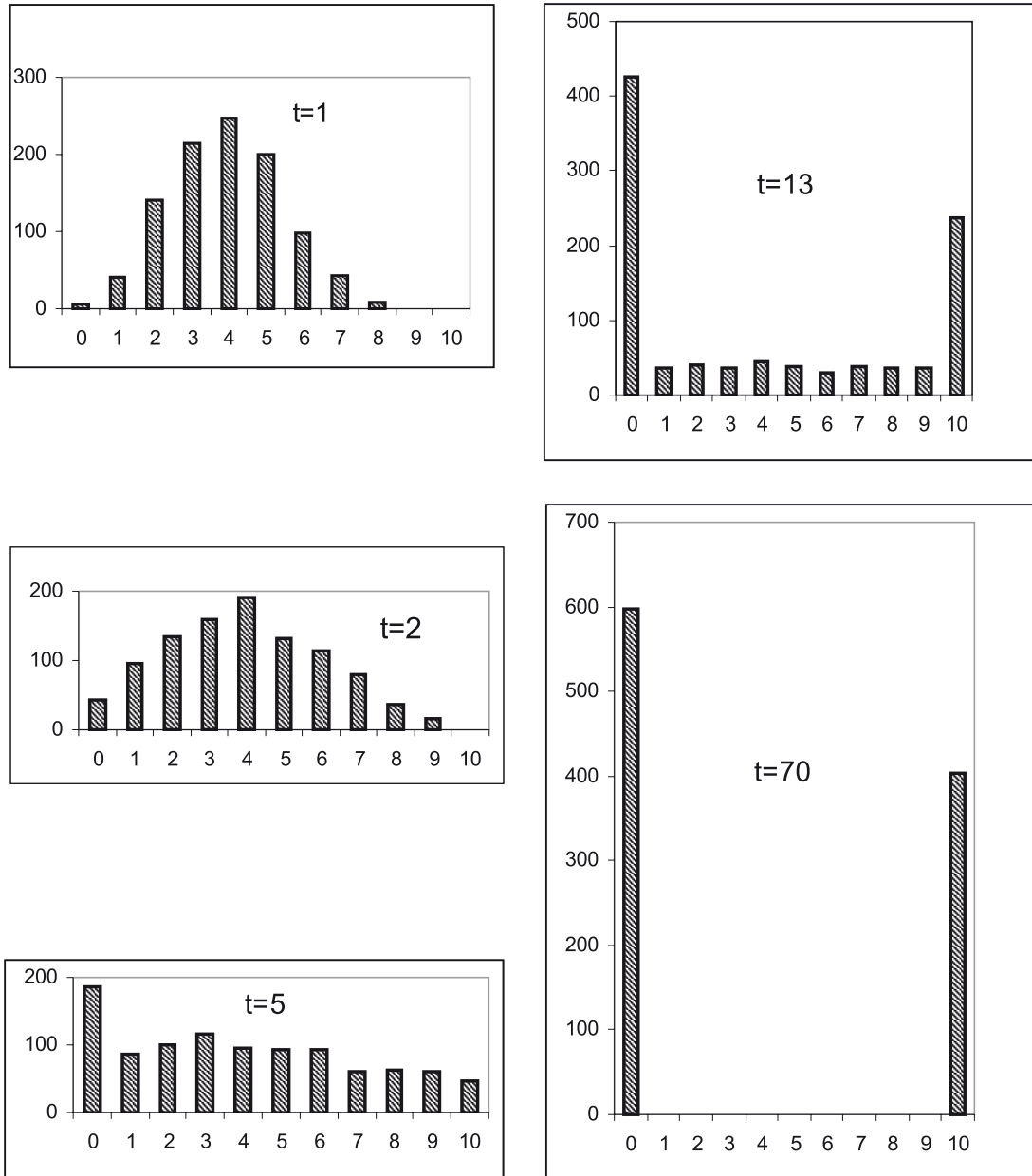
Jest sprawą oczywistą, że efektów dryfu w jednej populacji nie można przewidzieć. Nie wiemy, kiedy dojdzie do utrwalenia alternatywnych alleli i które to będą allele, ale rachunek prawdopodobieństwa pozwala obliczyć średni czas do czasu utrwalenia, a jak pokazano powyżej możemy ocenić prawdopodobieństwo, który z alleli utrwali się, a który zniknie. Średnia liczba pokoleń do utrwalenia się allelu \bar{t} dana jest wzorem¹

$$\bar{t} = -\frac{4N_e}{q_0} (1 - q_0) \ln(1 - q_0),$$

¹Znak minus w tym wzorze jest wprowadzony, ponieważ logarytm z liczby mniejszej od jednośc jest ujemny, a liczba pokoleń nie może być ujemna.

gdzie N_e oznacza tak zwaną efektywną wielkość populacji, o której będzie jeszcze mowa, zaś q_0 – początkową częstość allelu podlegającego utrwaleniu. Dla $q_0 = 0,4$ śred-

ni czas utrwalenia wynosi 15,3 pokolenia w populacji z 5 osobnikami, 153 pokolenia w populacji z 50 osobnikami i powyżej 15 milionów pokoleń w populacji z 5 miliona-



Ryc. 2. Przebieg dryfu genetycznego w 1000 izolowanych małych populacjach po 5 osobników każda.

Wykresy dla pokoleń $t = 1, 2, 5, 13$ i 70 przedstawiają liczbę populacji (oś pionowa) w których występuje liczba alleli a reprezentowana na osi poziomej. Wykresy dotyczą sytuacji, gdy duża populacja z częstością allelu a równą $q = 0,4$ zostaje rozbita na 1000 małych populacji po 5 osobników każda. W pierwszym pokoleniu po rozbiu ($t = 1$) mamy już pierwsze efekty dryfu: pojawiają się populacje z różną liczbą alleli od 0 do 8, co oznacza, że bezpośrednio po rozbiu w niektórych małych populacjach może zniknąć allel rzadszy a zaś allel alternatywny zostać utrwalony. W dalszych pokoleniach dochodzi do spłaszczenia rozkładu ($t = 2$ i $t = 5$), przybrania kształtu litery U ($t = 13$), a wreszcie do utrwalenia obu alleli we wszystkich populacjach ($t = 70$). W tym ostatnim przypadku wyraźnie widać, że dryf nie zmienił frekwencji allelu a we wszystkich populacjach razem wziętych. Jest ona taka sama jak na początku i wynosi $q = 0,4$.

mi osobników. Dla wyższych początkowych częstości alleli, na przykład dla $q_0 = 0,9$, przy $N_e = 5$ średni czas utrwalenia wynosi tylko 5 pokoleń, ale dla $q_0 = 0,1$ aż 19 pokoleń, o ile oczywiście utrwali się ten allel, a nie allel alternatywny. Z podanego powyżej wzoru można wyliczyć, że w dużej populacji, na przykład $N_e = 5000$ osobników, allel o bardzo

niskich częstościach, na przykład $q_0 = 0,0001$, wymaga dla swego utrwalenia 19999 pokoleń², o ile nie zniknie, co może się zdarzyć z prawdopodobieństwem 0,9999. Ogólnie przy tak niskich częstościach średni czas potrzebny do utrwalenia jest doskonale przybliżony prostszym wzorem, wynosi mianowicie $\bar{t} = 4N_e$.

EFEKTYWNA WIELKOŚĆ POPULACJI

Z tego, co powiedziano powyżej wyraźnie wynika, że dryf zależy w dużej mierze od wielkości populacji. W przypadku dryfu nie chodzi tu o wszystkie osobniki w populacji, ale tylko te biorące udział w rozrodzie. Jeśli wśród tych osobników stosunek liczbowy płci nie wynosi 1:1, lecz na przykład jest to populacja składająca się z jednego samca i 9 samic biorących udział w rozrodzie, to efektywna wielkość tej populacji nie wynosi 10, lecz zaledwie $N_e = 3,6$. Oznacza to, że zjawiska związane z dryfem przebiegają tak jak w populacji składającej się z około 4 osobników a nie 10. W podobny sposób, gdy liczebność populacji zmienia się z pokolenia na pokolenie, to jej efektywna wielkość jest obliczana

jako średnia harmoniczna z poszczególnych pokoleń, która znacznie bardziej niż średnia arytmetyczna zbliżona jest do swych niższych wartości, co prowadzi także do spadku efektywnej wielkości populacji. Dokładne opisy obliczania efektywnej wielkości populacji znajdują się w podręcznikach genetyki populacyjnej. Warto tu zwrócić uwagę, że dobre oszacowanie efektywnej wielkości populacji wymaga znajomości wielu szczegółów biologii danego gatunku, jednak wszystkie dalsze rozważania używające parametru N_e są już uniwersalne. Jest to kolejny doskonały przykład potęgi genetyki populacji (patrz też artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU).

KONSEKWENCJE DRYFU GENETYCZNEGO

Dryf ma duże znaczenie w ochronie przyrody i w badaniach populacyjnych w laboratorium. W laboratoryjnych badaniach dbać należy, aby populacje nie były utrzymywane w małych liczbach przez wiele pokoleń, bo może to doprowadzić do utrwalenia się jednego allelu na wielu lub na wszystkich loci, czyli do genetycznej homogeniczności populacji. Także efekty doboru sztucznego na zbyt małej populacji mogą nie być widoczne, ponieważ może je zasłaniać dryf genetyczny (patrz dalej). Taki spadek zmienności może być tym szybszy, im bardziej zmienna jest wielkość populacji z pokolenia na pokolenie i im bardziej odbiegający od stosunku liczbowego 1:1 jest stosunek liczbowy płci. Należy więc przy utrzymywaniu populacji laboratoryjnych unikać „wąskich gardeł” liczebności i utrzymywać podobną liczebność obu płci.

To samo co obserwujemy w laboratorium może stanowić zagrożenie dla rzadkich gatunków roślin i zwierząt w terenie. Gdy populacja zmniejsza się do niewielkiej liczby

osobników, dryf prowadzić może do szybkiej utraty zmienności genetycznej i homozygotyczności w wielu loci. Takie zjawisko dotyczy między innymi afrykańskich gepardów i europejskich żubrów. Żubry zostały ostatecznie wyteńczone w Białowieży w czasie I Wojny Światowej i restytuowane z kilkudziesięciu osobników pochodzących z ogrodów zoologicznych i sprowadzonych z Kaukazu. Przy zmianach w środowisku, które wymagają przystosowania się do nich drogą doboru, może dojść do takiego spadku zmienności, który uniemożliwia zdobycie odpowiednich adaptacji na drodze doboru naturalnego. A niezależnie od tego homozygotyczność w wyniku dryfu daje takie efekty obniżające dostosowanie jak chów wsobny.

Mniej niebezpieczna dla gatunku jest czasowa fragmentacja dużej populacji na wiele populacji małych, po której następuje przełamanie izolacji między tymi populacjami. Co prawda w każdej z tych małych populacji dochodzi do spadku zmienności, ale losowe

²Częstość 0,0001 w populacji liczącej 5000 osobników oznacza jednostkową mutację.

zmiany w częstości alleli w wielu różnych loci mogą być bardzo duże i przypadkowo okazać się korzystne, ponieważ pozwalają częstościom różnych alleli przejść przez ob-

szar niższego dostosowania, taki jak opisano przy doborze przeciw heterozygotom (por. artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU).

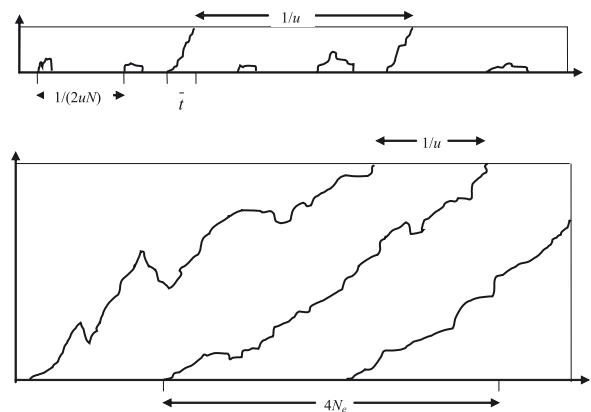
DZIAŁANIE DRYFU NA MUTACJE NEUTRALNE

Mutacje neutralne, to takie mutacje, których częstość nie zmienia się w wyniku doboru, a więc wszelkie zmiany ich częstości są wynikiem dryfu. Neutralna mutacja pojawia się u jednego z osobników w jednym z dwóch alleli, a więc w populacji pojawia się średnio w liczbie $2Nu$ na pokolenie, gdzie N to wielkość populacji, zaś u częstość mutacji w przeliczeniu na allel na pokolenie. Natomiast prawdopodobieństwo, że ten nowopowstały neutralny allel zostanie utrwalony zależy od jego początkowej częstości, tak jak opisano wyżej. Gdy w populacji N osobników jeden allel uległ mutacji, to jego częstość wynosi $1/(2N)$. Ponieważ średnio powstaje $2Nu$ mutacji w każdym pokoleniu, prawdopodobieństwo, że jeden z nowopowstałych w danym pokoleniu alleli zostanie utrwalony wynosi

$$2Nu \times \frac{1}{2N} = u,$$

zgodnie z teorią utrwalania się neutralnych mutacji japońskiego genetyka Motoo Kimury.

Podane powyżej stwierdzenie, że prawdopodobieństwo utrwalenia w populacji nowopowstałej mutacji równe jest prawdopodobieństwu mutacji, może nie być dla czytelnika intuicyjnie oczywiste, choć jego założenia zostały tu wcześniej przedstawione. Wróćmy do nich, aby zapewnić ich lepsze zrozumienie. Dla uproszczenia, będziemy tu rozpatrywać populacje z tą samą liczbą samców i samic, utrzymującą tę samą wielkość przez wiele pokoleń. Częstość mutacji jednego z alleli w całej populacji jest iloczynem częstości mutacji na allel na pokolenia u pomnożonej przez liczbę tych alleli $2N$, czyli wynosi $2Nu$. Oznacza to na przykład, że w populacji składającej się z 50 osobników jest 100 alleli, które mogą podlegać mutacji i przy założeniu, że częstość mutacji $u = 10^{-5}$, częstość pojawiania się mutacji w tej populacji powinna wynosić $2Nu = 10^{-3}$, z czego wynika, że pojaw takiej mutacji powinien mieć miejsce średnio raz na tysiąc pokoleń, a średni odstęp między dwoma takimi pojawieniami wynosi $1/(2Nu) = 1000$ pokoleń. Natomiast średni czas między dwoma utrwaleniami wynosi



Ryc. 3. Schematyczny obraz działania dryfu na mutacje neutralne.

Na osi poziomej przedstawiono czas mierzony w pokoleniach, na osi pionowej częstość powstałego w wyniku mutacji allelu; może to być za każdym razem inny allel, ale na tym samym locus. Górny wykres wyobraża małą populację, z tym że proporcje wysokości między tymi dwoma wykresami nie oddają proporcji między wielkością małej i dużej populacji. W małej populacji rzędu kilku lub kilkudziesięciu osobników, mutacje w zdarzają się rzadko, średnio raz na $2uN$ pokoleń (N – wielkość populacji, u – częstość mutacji na allel na pokolenie), co oznacza, że średni czas między dwoma mutacjami wynosi $1/(2uN)$. Nowa mutacja utrwała się średnio raz na $1/u$ pokoleń, a czas jej utrwalenia jest stosunkowo krótki dany wzorem na t w tekście. Takie działanie mutacji i dryfu powoduje, że w każdym locus jest tylko jeden allel i populacja jest homozygotyczna na wszystkich loci. Dolny wykres wyobraża bardzo dużą populację rzędu milionów osobników. W tak dużej populacji nowe mutacje pojawiają się w każdym pokoleniu i dlatego te, które się pojawiają, lecz nie zostaną utrwalone, nie mogą być na tym wykresie przedstawione. Tutaj także nowa mutacja utrwała się średnio raz na $1/u$ pokoleń, ale czas utrwalania jest znacznie dłuższy, ponieważ zależy od wielkości populacji, czyli wynosi $t = 4N_e$ pokoleń. Ponieważ czas utrwalania jest znacznie dłuższy, aniżeli czas między dwoma utrwaleniami, dlatego w populacji utrzymuje się wiele alleli neutralnych i nie jest ona genetycznie homogeniczna.

$1/u = 1000 \times 100 = 10^5$. Z wzoru na średni czas utrwalania można obliczyć, że jeśli allel ten w ogóle się utrwali, to średni czas utrwalania wyniesie $\bar{t} = 199$ pokoleń, a według uproszczonego wzoru $\bar{t} = 4N_e = 200$ pokoleń. W stosunku do średniego czasu między dwoma utrwaleniami $1/u = 100\,000$ sam średni czas utrwalania jest krótki i dlatego w większości pokoleń mamy do czynienia z identycznymi allelami neutralnymi na wszystkich loci. W takiej małej populacji dryf przeważa nad naciskiem mutacyjnym. Przedstawiono to na górnym wykresie Ryc. 3.

Gdy mamy do czynienia z dużą populacją, na przykład 5×10^5 osobników, to w każdym pokoleniu i w jednym z alleli w każdym locus, mutacja pojawia się w populacji średnio $2Nu = 2 \times 10^{-5} \times 5 \times 10^5 = 10$ razy na pokolenie, czyli praktycznie we wszystkich pokoleniach, czyniąc populację heterozygotyczną na wszystkich loci (por. Ryc. 3, dolny wykres). Prawdopodobieństwo, że taka mutacja utrwali się jest bardzo niskie, ale nie zerowe, wynosi bowiem $1/(2N) = 10^{-6}$, natomiast jeśli się utrwali, to czas jego utrwalania zajmie, tak jak o tym wspomniano wcześniej aż $4N_e = 2 \times 10^6$ pokoleń. Ponieważ średni czas między dwoma utrwaleniami jest taki sam jak w małej populacji i wynosi zaledwie $1/u = 10^5$ pokoleń, zatem w każdym locus można spo-

dziewać się wielu alleli neutralnych, których utrwalenie trwa 20 razy dłużej niż czas między dwoma utrwaleniami.

Jeśli przyjmiemy, że efektem działania dryfu genetycznego jest homozygotyczność na wszystkich loci, to dryf będzie przeważał nad naciskiem mutacyjnym, gdy czas między dwoma utrwaleniami będzie dłuższy, aniżeli czas utrwalania, czyli jeśli spełniony będzie warunek: $1/u > 4N_e$.

Ten warunek, do którego jeszcze wrócimy, może być spełniony tylko w małej populacji.

Bardzo ważną sprawą, która wynika z teorii Kimury, jest stwierdzenie, że niezależnie od wielkości populacji utrwalenia nowych neutralnych mutacji zachodzą z częstością równą częstości mutacji u w przeliczeniu na allel i na pokolenie. Wiele procesów determinujących proces ewolucyjny, takich jak zmienność środowiska, wielkość populacji, jej zagęszczenie, dostosowanie a tym samym współczynniki doboru oraz dyspersja są bardzo zmienne. Wśród tych procesów częstość mutacji u jest stosunkowo mało zmienna, dlatego może wyjaśniać podobne tempo ewolucji molekularnej neutralnych alleli, a po kalibracji danymi paleontologicznymi pozwala opisać różnicowanie się organizmów w czasie.

WSPÓŁDZIAŁANIE DRYFU Z INNYMI PROCESAMI OKREŚLAJĄCYMI CZĘSTOŚĆ GENÓW

Popatrzmy raz jeszcze na Ryc. 2, opisującą rozkłady częstości alleli w tysiącu populacji od czasu rozbitcia jednej dużej populacji na wiele małych do czasu utrwalenia się alleli we wszystkich małych populacjach. Są to przejściowe rozkłady częstości alleli zmieniające się z pokolenia na pokolenie, za wyjątkiem ostatniego rozkładu w pokoleniu 70., który jest już stacjonarnym rozkładem częstości genów nie zmieniającym się z pokolenia na pokolenie. Jak wynika z przedstawionych tu rozważań dryf prowadzi do utrwalenia jednego z alleli na każdym z loci, czyli do homogeniczności całej populacji. Tak się dzieje tylko wtedy, gdy nie działają inne procesy: dobór, mutacje i migracje, czyli przepływ genów. W takiej sytuacji spodziewać się można stacjonarnego rozkładu częstości alleli.

Inaczej ma się rzecz, gdy do dryfu dołączymy inny proces działający przeciw utrwalaniu jednego z alleli w każdym locus. Takim procesem może być na przykład dobór przeciw homozygotom lub brak pełnej izo-

lacji lokalnej populacji prowadzący do przepływu genów, a także wspomniany tu już nacisk mutacyjny neutralnych mutacji. Przy takim stałym działaniu dwóch różnych przeciwdziałających procesów może ukształtować się stacjonarny rozkład częstości alleli nie powodujący utrwalenia jednego allelu w populacji, ale będący czymś pośrednim między rozkładem losowym a rozkładem stacjonarnym, gdy jedynym procesem jest dryf. Teoretyczna genetyka populacji pozwala na przewidywanie takiego stacjonarnego rozkładu przy danej efektywnej wielkości populacji N_e i sile procesu przeciwnemu dryfowi, czyli na przykład doborowi opisanemu współczynnikiem doboru s lub naciskiem mutacyjnym opisanym częstością mutacji u . Są to obliczenia skomplikowane wykraczające poza zakres tego artykułu.

Aby dać czytelnikowi ogólny obraz znaczenie dryfu w stosunku do innych procesów ewolucyjnych, można przyjąć przybliżoną zasadę, że dryf będzie przeważał nad doбором,

jeśli spełniony będzie warunek $4N_e s < 1$. Warunek ten oznacza, że w populacji o efektywnej wielkości 10 osobników dryf będzie wpływać silniej na częstość alleli niż dobór, jeśli współczynnik doboru s jest niższy niż $1/40=0,025$ (patrz też artykuł Jerzmanowskiego w tym zeszycie).

W podobny sposób dryf będzie przeważał nad naciskiem mutacyjnym, jeśli spełniony będzie warunek $4N_e u < 1$. Jak wspomniano wcześniej, ta zasada w stosunku do nacisku mutacyjnego daje się odczytać z Ryc. 3. Jeżeli czas między dwoma utrwaleniami nowej mutacji $1/u$ jest dłuższy od czasu trwania samego utrwalenia $4N_e$, to wówczas nacisk mutacyjny w stosunku do dryfu jest słaby i stacjonarny rozkład częstości jest bliski utrwaleniu

jednego z alleli w każdym z locus. Jeśli jest przeciwnie, czyli gdy czas między dwoma utrwaleniami jest krótszy od czasu samego utrwalania, to w populacji znajduje się wiele różnych mutacji i stacjonarny rozkład częstości alleli jest daleki od utrwalenia jednego z nich w każdym locus. Ponieważ jest to przybliżona zasada a mamy do czynienia ze zjawiskami losowymi, nie można powiedzieć, że zawsze, gdy spełniona jest opisana tu nierówność, dryf przeważa nad naciskiem mutacyjnym, przeważa dopiero wtedy gdy $1/u$ jest kilkakrotnie większe od $4N_e$, jeśli natomiast te dwie wartości są bliskie sobie nie można ignorować ani dryfu, ani nacisku mutacyjnego. To samo dotyczy współdziałania dryfu z doбором i z przepływem genów.

GENETIC DRIFT

Summary

This article is a short account of the theory of the genetic drift and some of its important consequences. In order to explain this theory simple simulation in Microsoft Excel is applied to show what one can expect in a large population divided into many small populations and some very basic for-

mula concerning the genetic drift are introduced. These introductions allow the presentation of the fate of neutral mutations in small and large populations and the Kimura theory. The relations of drift to other pressures: mutation and selection are shortly discussed.