



# EVOLÚCIÓ

## Az evolúciókutatás perspektívái

Szerkesztette  
VIDA GÁBOR

**NATURA**

# Tartalom

## Írta

Tóthmérész Béla 1. fejezet  
Pásztor Erzsébet 2. fejezet  
Molnár István és  
Vida Gábor 3. fejezet  
Vida Gábor 4. fejezet

## Lektorálta

Bacsokay Zoltán  
Juhász-Nagy Pál  
Tóth Bálint  
Vekkerdi László

<b>Előszó</b> . . . . .	7
<b>1. Az evolúció új típusú modelljeiről</b>	
1.1. . . . .	9
1.2. Bevezetés . . . . .	10
1.3. Alapmodell . . . . .	11
1.4. További elemi megfontolások . . . . .	13
1.5. A szelekció egyenlete . . . . .	14
1.6. Rekombináció . . . . .	15
1.7. Mutáció . . . . .	18
1.8. Némi genetikai statisztika . . . . .	19
1.9. A természetes szelekció Fisher-féle alaptétele . . . . .	21
1.10. A Kimura-féle maximumelv . . . . .	21
1.11. Matematikai kitérő . . . . .	22
1.12. Shahshahani-féle belső sorozat . . . . .	25
1.13. Szelekciós vektormező . . . . .	26
1.14. Genetikai távolságok . . . . .	29
1.15. Epilógus . . . . .	30
Irodalom . . . . .	32

## 2. A természet rendje és az evolúcióökológia

2.1. Az evolúcióbiológia mint tudomány . . . . .	34
2.2. Rátermettség és szelekció . . . . .	36
2.3. Mi az evolúcióökológia? . . . . .	40
2.31. Miért nem élhetnek ugyanabban a környezetben az elefántok és a hangyák? . . . . .	42
2.32. A táplálékszerzés optimális módjai. . . . .	43
2.33. Milyen mértékben hasonlíthatnak egymásra a versenytárs fajok? . . . . .	45
2.34. Szaporaság és halandóság. . . . .	46
2.35. Újabb szintézisek az evolúcióökológiai modellezésben . . . . .	48
2.4. Kitekintés . . . . .	49
Irodalom . . . . .	50

© Vida Gábor, 1985

ETO 576.1  
ISBN 963 233 114 1  
Összkiadásszám: ISSN 963 233 082 X

# 1. Az evolúció új típusú modelleiről

TÓTHMÉRÉSZ BÉLA

## 3. Mikroevolúció és makroevolúció

3.1. Evolúcióképek kavargása . . . . .	53
3.2. A makroevolúciós mintázat . . . . .	62
3.2.1. Filétikus folytonosság és pontozott egysúlyok . . . . .	62
3.2.2. Globális makroevolúciós mintázatok . . . . .	66
3.3. Az evolúciós mechanizmusok hierarchiája . . . . .	72
3.3.1. A hierarchia és evolúciós jelentősége . . . . .	72
3.3.2. A genom mint evolúciós szintér. . . . .	75
3.3.3. Az egyedfejlődés evolúciós transzformációi. . . . .	80
3.3.4. Populációk és populáció-rendszerek mint a mikroevolúció fő szinterei . . . . .	89
3.3.5. Koevolúció, biocönózis és kihalás mint a makroevolúciós mintázat formálói . . . . .	93
3.4. Konklúziók . . . . .	99
Irodalom . . . . .	100

## 4. Az evolúciókutatás perspektívái

4.1. Kiütkeresés a Darwin-centenárium zűrzavarából. . . . .	107
4.2. Kladisták – evolúció nélkül. . . . .	109
4.3. Neolamarckizmus szomatikus szelekcióival és retrovírussal . . . . .	110
4.4. Az evolúció neutrális elmélete. . . . .	112
4.5. Lesz-e új szintézis? . . . . .	117
4.6. Zárszó . . . . .	119
Irodalom . . . . .	121

## 1.1. Előszó

E fejezet a mikroevolúciós változások genetikai tényezőinek és mechanizmusainak matematikai modellezésével foglalkozik. A modern populációgenetika a biológia egyik leginkább formalizált területe. A tudományterület végső céjaként magában foglalja az evolúciós folyamat jellegének megértését. Az evolúciókutatással számos gyakorlati probléma is összefügg, pl. a mesterséges szelekció problémái az állat- és növénynevelésben. Ezen gyakorlati kérdéseknek is komoly elméleti háttérre van, tekintélyes matematikai apparátussal. (Pl. ilyen a path-analízis, amely kimondottan a gyakorlat igényei hatására, állattenyésztési problémák megoldására jött létre [vö. Wright, 1921; Wright, 1934; Wright, 1968]. Természetesen ma már ennél sokkal szélesebb körben alkalmazzák [l. Précésényi – Bárdos, 1974; Li, 1975; Eötv, 1981].) Egy egész könyv keretében is nehéz volna akár csak megemlíteni is az összes matematikai módszert, amelyet a modern populációgenetika – evolúcióelmélet használ, itt csak tehát néhány részletre tudunk kitérni.

Még egy mozzanatot figyelembe kell vennünk. Nevezetesen a fejezet sajátos, határterületi jellegét. Ebből adódóan tartalmát matematikai szempontok is befolyásolták. Azonban mindvégig a biológiai oldalt igyekszünk hangsúlyozni.

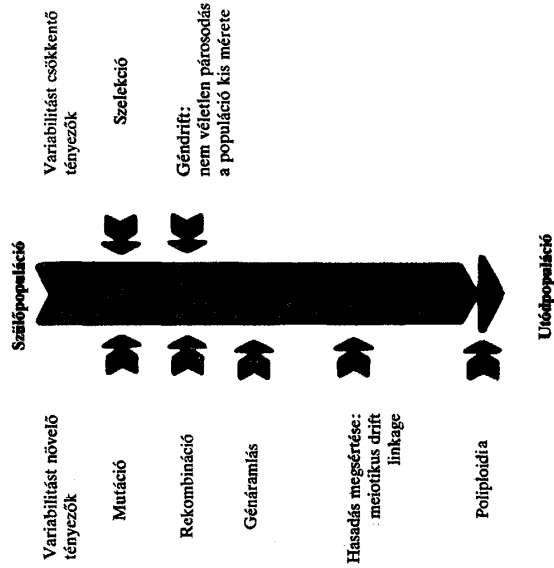
Feltételezzük, hogy az olvasó ismeri a populációgenetika klasszikus fogalmait, modelleit. Ezek számos formában rendelkezésre állnak: elsősorban az „Evolúció” sorozat első kötetét és Wilson – Bossert könyvét tudjuk ajánlani [Vida, 1981; Wilson – Bossert, 1981]. Idegen nyelven számos további kiváló munka ismerteti ezeket a modelleket [Li, 1955; Crow – Kimura, 1970; Dobzhansky, 1970; Spiess, 1977; Solbrig – Solbrig, 1979].

Minden függvényről, amelyet a fejezetben használunk, feltesszük, hogysima, azaz az összes rendű vegyes parciális deriváltja létezik és folytonos.

## 1.2. Bevezetés

Wright szerint [Wright, 1931]: „Az evolúció a populáció genetikai transzformációja.” Ez a definíció némileg egyoldalú, hiszen az evolúciós folyamat jellemző sajátossága az irányultság. Nevezetesen, hogy valamely hipotetikus fitness függvényt maximalizál\* [Kojima, 1970; Akin, 1979; Juhász-Nagy, 1981]. Azonban ennek ellenére a fenti állítást kiinduló munkahipotézisként jól használhatjuk. Eszerint az „evolúciós folyamat” működését egy  $T: \Delta \rightarrow \Delta, p \mapsto T(p)$ : =  $q$  transzformáció írja le, ahol  $p$  a szülőpopuláció gamétagyakoriság-vektora,  $q$  az utódpopuláció gamétagyakoriság-vektora,  $\Delta$  pedig a populáció összes lehetséges gamétagyakoriságainak tere. A  $T$  transzformáció biológiai összetevőit, azaz az evolúció hatótényezőit az 1-1. ábra mutatja.

A mikroevolúciós folyamatok populációs szinten zajlanak. Legfontosabb tényezői a populáció egyedeinek genetikai variabilitása, ill. az ezt korlátozó, szabályozó mechanizmusok. Ennek megfelelően tárgyalásunk központi része az evolúciós változás (pontosabban a szelekció hatására történő evolúciós változás) sebességének a populáció genetikai variabilitásához való viszonyáról szóló Fisher-féle alaptétel és e változás irányáról kimondott Kimura-féle maximumelv kapcsolatának megmutatása.



1-1. ábra. Az evolúció tényezői

\* A matematikában az ilyen függvényre a célfüggvény elnevezést szokás használni.

## 1.3. Alapmodell

A populációgenetika számos vonatkozásban örzi a „mendeli örökséget”. Nevezetesen a modellek túlnyomó többsége *autoszómás* géneket vizsgál, és feltételezi a populációról, hogy *pánmixtikus*, azaz a populáció egyedei egymással véletlenszerűen, bármely kombinációban egyforma valószínűséggel párosodnak. (Szokás azt is mondani, hogy a párosodás *Hardy – Weinberg-értelemben véletlenszerű*.) Ugyanakkor a populáció igen sok *egyedből áll*. A populáció egyedeinek *rátermettsége* (fitnesse) *állandó*. A populáció egyedei kétivarúak, vagy ha egyivarúak, akkor a *nemek rátermettsége azonos*. További lényeges feltevés, hogy ha csak néhány lokuszt vizsgálunk két vagy több alternatív allélformával, akkor a genom többi génhelyén (lokuszán) levő gének nem befolyásolják a rátermettséget. Az ilyen populációkat *ideális* vagy *mendeli* populációknak szokás nevezni. Ezek a megszorítások a fejezetben tárgyalt modellekben is érvényesek.

A továbbiakban a populációgenetika jól ismert jelöléseit vezetjük be, amelyek a további tárgyaláshoz szükségesek.

Vizsgáljunk egy tetszőlegesen nagy egyedszámú populációt, amelyet ivarosn szaporodó diploid egyedek alkotnak. Legyen a populációban  $n$  különböző típusú haploid gaméta (ivarsejt), és indexezzük ezeket az  $I = \{1, \dots, n\}$  indexhalmazzal, azaz lesz 1-típusú, 2-típusú, ...,  $n$ -típusú gamétánk.

Mivel diploid szervezetek populációját vizsgáljuk, így egy egyed (egy diploid zigóta = megtermékenyített petesejt) két haploid gamétából tevődik össze. A populáció genetikai összetételének leírása úgy történik, hogy a zigótát (megtermékenyített petesejtet) azonosítjuk a felnőtt egyeddel, és elhanyagoljuk azokat a hatásokat, amelyek a petesejt megtermékenyülésétől az ivaréretté válásig az egyedre érik. Az egyedek (amelyeket a diploid zigótákkal azonosítottunk) haploid ivarsejteket (gamétákat) termelnek. Ezen ivarsejtek egyesülésével jön létre a populáció egy új egyede.

A populáció egyedeit genotípusai szerint az  $\{i, j\}$  rendezetlen párokkal írhatjuk le. Ezzel a leírással ekvivalens, ha rendezett párokat használunk, és minden kétindexes függvény szimmetrikus az indexben. Így a továbbiakban ezt a konvenciót követjük. Az  $\{i, j\}$  genotípusú egyedek számát jelöljük  $x_{ij}$ -vel, empirikus eloszlásukat  $\{p_{ij}\}$ -vel. Ekkor a populáció egyedszáma  $\sum_{i,j} x_{ij}$ . A populációnak azonos értékű leírása valószínűleg meg, ha ismerjük az  $i$ -típusú gaméták számát,  $x_i$ -t, és empirikus relatív gyakoriságeloszlásukat,  $\{p_i\}$ -t. Amennyiben egy halmaz elemeinek számát  $| \cdot |$ -vel jelöljük, úgy az  $X$  populáció gamétáinak száma  $|X| = \sum_i x_i$  és  $p_i = x_i / |X|$ .

A populáció genetikai állapotát adott időpontban megfelelően jellemzi az egyes gamétatípusok egymáshoz viszonyított aránya, azaz a gaméták relatív gyakoriságának  $p = (p_1, \dots, p_n)$  eloszlása. Az összes lehetséges gamétaeloszlások egy teret alkotnak, a gamétaeloszlások  $\Delta$  terét:

$$\Delta = \{p = (p_1, \dots, p_n); p_i \geq 0 \text{ és } \sum p_i = 1\}.$$

Matematikai szempontból  $\Delta$  egy szimplex, egy  $(n-1)$ -dimenziós részhalmaza  $\mathbb{R}^n$ -nek.

Feltételezzük, hogy a populáció egyedeinek genotípusa egyértelműen meg-

határozza a biológiai jellemzőiket, így többek között a születési és halálzási rátát. Legyen az  $\{i, j\}$  genotípus születési rátája  $b_{ij}$  és a halálzási rátája  $d_{ij}$ . Így az  $\{i, j\}$  genotípus  $m_{ij} = m_j$  szelekciós előnye vagy fitnessse:

$$m_{ij} = b_{ij} - d_{ij},$$

azaz a születési és halálzási ráta közötti különbség.  $m_{ij}$  megjelölésére a fitness mellett a rátermettség kifejezés is használatos. Az  $i$ -típusú gaméták rátermettsége legyen  $m_i = \sum_j p_j m_{ij}$ , azaz a  $j$ -re vonatkozó súlyozott átlag, míg a populáció átlagos rátermettsége:

$$\bar{m} = \sum_j p_j m_{ij},$$

ami nem más, mint a populáció egyes genotípusai rátermettségének számtani átlaga.

A gaméták (ivarsejtek) génjei kromoszómákba rendezetten fordulnak elő. A különböző génhelyeket, lokuszokat jelöljük az  $L = \{1, \dots, \alpha, \dots, l\}$  halmaz elemeivel. Az  $\alpha$  lokuszban (génhelyen) ( $\alpha = 1, \dots, l$ )  $n_\alpha$  különféle típusú allél (gén) fordulhat elő, amelyek egy  $I_\alpha$  véges halmazt alkotnak:  $|I_\alpha| = n_\alpha$ . Ezek alapján egy  $i$ -típusú haploid gaméta  $I$  darab allél kiválasztását jelenti (minden lokuszra egyet), azaz  $i = (i_1, i_2, \dots, i_l) \in (I_1 \times I_2 \times \dots \times I_l) = \prod_{\alpha=1}^l I_\alpha = I$ , ahol  $I_\alpha$  a lehetséges allélek halmaza a vizsgált  $\alpha$ -adik lokuszban  $|I_\alpha| = n_\alpha$  az  $\alpha$ -adik lokuszban előforduló allélek száma,  $n_1 \cdot n_2 \cdot \dots \cdot n_l = \prod_{\alpha=1}^l n_\alpha = n$  pedig a genotípusok száma a populációban.

Egy kétlokuszos, kétalléles modell a következőképpen mondható el ezzel a formalizmussal. A lokuszok halmaza  $L = \{1, 2\}$ ,  $l = 2$ , azaz mindössze két lokuszt vizsgálunk. A lokuszokban két-két allél fordul elő, az 1. lokuszban:  $A$  és  $a$ , míg a 2. lokuszban:  $B$  és  $b$ . Azaz:

$$I_1 = \{A, a\}, I_2 = \{B, b\}, |I_1| = n_1 = 2, |I_2| = n_2 = 2.$$

Mivel  $I = I_1 \times I_2$ , így:

$$I = \{A, B\}, \{A, b\}, \{a, B\}, \{a, b\},$$

azaz a gaméták megszámozásával:  $1: = AB, 2: = Ab, 3: = aB, 4: = ab$ ,

$$I = \{1, 2, 3, 4\}$$

a genotípusok halmaza. Továbbá  $|I| = n = \prod_{\alpha=1}^2 n_\alpha = n_1 \cdot n_2 = 2 \cdot 2 = 4$ .

## 1.4. További elemi megfontolások

Mint közismert, a populációgenetika modeljeinek legtöbbje az egylokuszos, kétalléles, ill. az egylokuszos  $n$ -alléles esetre vonatkozik. A kétlokuszos esetben már jelentős bonyodalmak lépnek fel [vö. Nagylaki, 1977]. Az egyik legjelentősebb ezek közül az *episztázis*, vagyis az a jelenség, hogy az egyik lokuszban elhelyezkedő gén, az ún. *episztatikus gén* más gén, az ún. *hiposztatikus gén* vagy génnek hatását befolyásolja, szélsőséges esetben teljesen elnyomja. Az episztázis nagyságának kvantifikálása a többlokuszos modellek egyik fontos feladata.

További bonyodalom a többlokuszos modelleknél, ha két vagy több gén azonos kromoszómán lokalizálódik, akkor ezeknek az átörökítés folyamán úgy kellene viselkedniük, mint egyetlen génnek. Azaz nem kombinálódhatnak szabadon, egymással kapcsolódva kellene öröklődniük. Ezt a helyzetet azonban a homológ kromoszómák közötti *génkicserélődés*, a *crossing over* módosítja. A *kapcsoltság*, *linkage* jellemzésére szolgál a modellezés során a *linkage-egyensúly* fogalma.

További nehézséget jelent, hogy a szelekció a fenotípusra hat, ugyanakkor genetikusan öröklődő változások révén valósul meg. A populáció egyedeinek valamely metrikus jellemzőjét vizsgálva különböző nagyságú variabilitást tapasztalhatunk. Ezt a variabilitást megfelelően jellemezhetjük az adott metrikus jellemző populációbeli eloszlásának varianciájával,  $V_P$ -vel. Ez a fenotípusos variabilitás részben genetikai okokra, részben környezeti hatásokra vezethető vissza. Így egy genetikai variancia-komponensre ( $V_G$ ) és egy környezeti variancia-komponensre ( $V_K$ ) bontható:

$$V_P = V_G + V_K,$$

amennyiben feltételezzük, hogy a genetikai és a környezeti hatások függetlenek. A genetikai variancia sem egységes, különböző genetikai tényezők (dominancia, episztázis stb.) eltérő mértékben befolyásolják a genetikailag meghatározott variabilitást. Így a genetikai variabilitás függ a gének egyedi hatásától, a dominanciaviszonyoktól és az ún. nem allélikus génközös hatásoktól (ezek legfontosabbika az episztázis, ezért szokás egyszerűen csak episztatikus kölcsönhatásról beszélni). Ennek megfelelően:

$$V_G = V_A + V_D + V_I,$$

ahol  $V_A$  az additív genetikai variancia,  $V_D$  a dominanciavariancia és  $V_I$  a génközös hatásokból adódó variancia. A variancia-komponensek ismeretében meg tudjuk határozni, hogy egy metrikus jellemző varianciáját milyen mértékben befolyásolják genetikai és környezeti tényezők. Egy metrikus jellemző fenotípusos varianciájának azt a hányadát, amely a gének átlagos hatásától függ, a jellemző *örökölhetőségének* (heritabilitásának) nevezzük, és  $h^2$ -tel jelöljük:

$$h^2 = \frac{V_G}{V_P}.$$

A szelekció hatékonysága közvetlenül függ az örökölhetőségtől.

## 1.5. A szelekció egyenlete

Feltételezzük, hogy egy  $\{i, j\}$  genotípusú egyed egyenlő arányban termel  $i$ - és  $j$ -típusú ivarsejteket. Egy  $\{i, j\}$  homozigóta egyed csak  $i$ -típusú ivarsejteket termel. Egy „egyed születése” egy  $i$  és egy  $j$ , vagy két  $i$  gaméta újratermelését jelenti a populációban. Ekkor az  $i$ -típusú gaméták számának változása egy kicsiny  $dt$  idő alatt arányos lesz az  $i$ -típusú gaméták számának és rátermettségének a szorzatával, azaz

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^n m_j x_{ij} + 2m_{ii} x_{ii} = m_i x_i. \quad [1]$$

Hasonló egyenlet érvényes a populációbeli gaméták számának,  $|X|$ -nek a változására:

$$\frac{d|X|}{dt} = |X| \bar{m}. \quad [2]$$

Az  $i$ -típusú gaméták  $p_i$  relatív gyakoriságának a változása

$$\begin{aligned} \frac{dp_i}{dt} &= \frac{d\left(\frac{x_i}{|X|}\right)}{dt} = \frac{\frac{dx_i}{dt} |X| - x_i \frac{d|X|}{dt}}{|X|^2} = \\ &= \frac{x_i m_i |X| - x_i |X| \bar{m}}{|X|^2} = \frac{x_i}{|X|} m_i - \frac{x_i}{|X|} \bar{m} = p_i(m_i - \bar{m}). \end{aligned}$$

(A levezetés során az első lépésnél a  $p_i = x_i/|X|$  összefüggést, a másodikknál két függvény hányadosának deriváltjára vonatkozó szabályt alkalmaztuk. Ezek után [1]-et és [2]-t behelyettesítve és az egyenleteket átrendezve jutunk a végeredményhez.) Ez a

$$\frac{dp_i}{dt} = p_i(m_i - \bar{m}), \quad i = 1, \dots, n \quad [3]$$

differenciálegyenlet-rendszer modellezi a szelekció hatását, ezért *szelekciós differenciálegyenleteknek* nevezzük őket. Az egyenletek biológiai tartalmát a következőképpen fogalmazhatjuk. Ha az  $i$ -típusú gaméta  $m_i$  rátermettsége nagyobb, mint a populáció  $\bar{m}$  átlagos rátermettsége, akkor  $m_i - \bar{m}$  pozitív lesz, és így az  $i$ -típusú gaméta el fog terjedni a populációban. Ha az  $i$ -típusú gaméta rátermettsége kisebb, mint a populáció  $\bar{m}$  rátermettsége, akkor  $m_i - \bar{m}$  negatív lesz, és így az  $i$ -típusú gaméta kiszorul a populációból. Az  $m_i - \bar{m}$  különbséget az interpretációból adódóan szokás az  $i$ -típusú gaméta átlagos előnyének (average excess) nevezni. Így [3] a következő formába írható

$$\frac{dp_i}{dt} = A_i p_i, \quad i = 1, \dots, n,$$

ahol  $A_i = m_i - \bar{m}$ .

Az  $i$ -típusú gaméta elterjedése vagy kiszorulása a populációból két tényezőtől függ: (a)  $A_i$ -től, az  $i$ -típusú gaméta átlagos előnyétől, (b)  $p_i$ -től, az  $i$ -típusú gaméta populációbeli relatív gyakoriságától, azaz egy gyakori gaméta típus gyorsabban terjedhet el, ill. nehezebben szorul ki.

A szelekciós differenciálegyenlet származtatása során feltételeztük, hogy a populáció egy  $\{i, j\}$  genotípusú egyede utódainak az  $i$ , ill.  $j$  ivarsejtet adja tovább. Ez azonban csak abban az ideális esetben fordulna elő, ha nem lenne rekombináció és mutáció sem.

## 1.6. Rekombináció

Vizsgáljunk egy kétlokuszos modellt, mindegyik lokuszban két alléllal ( $A, a$  és  $B, b$ ). Tehát négytípusú gamétánk lesz. Számozzuk meg a gamétákat 1-től 4-ig, a következők szerint:  $AB, Ab, aB, ab$ . Így a gamétaeloszlás egy vektor lesz a

$$A = \{p = (p_1, p_2, p_3, p_4); p_i \geq 0, \quad i = 1, \dots, 4 \text{ és } \sum p_i = 1\}$$

szimplexben. Egy eloszlást belsőnek nevezünk, ha mind a négy gaméta előfordul, azaz minden  $p_i > 0$ . A peremeloszlásokat, amelyek biológiai szempontból az egyes lokuszokbeli géneloszlásoknak felelnek meg, a

$$p_A = p_1 + p_2, \quad p_B = p_1 + p_3,$$

$$p_a = p_3 + p_4, \quad p_b = p_2 + p_4,$$

összefüggések révén kaphatjuk meg.

Definiáljuk a  $D$  mennyiséget a következőképpen:

$$D = p_1 p_4 - p_2 p_3. \quad [4]$$

Ekkor könnyű igazolni, hogy

$$p_1 = p_A p_B + D, \quad p_3 = p_a p_B - D,$$

$$p_2 = p_A p_b - D, \quad p_4 = p_a p_b + D.$$

$D$  alkalmas a *kapcsolási egyenlőtlenség* (linkage disequilibrium) mérésére, ugyanis  $D$  akkor és csak akkor nulla, amikor a két lokusz független, azaz szabadon rekombinálnának a különböző lokuszok alléljai.

Ekkor a szelekció és rekombináció együttes hatását leíró differenciálegyenletek:

$$\frac{dp_i}{dt} = p_i(m_i - \bar{m}) - r b D \delta_i, \quad i = 1, \dots, 4, \quad [5]$$

$$\text{ahol } \delta_i = \begin{cases} +1, & \text{ha } i = 1, 4, \\ -1, & \text{ha } i = 2, 3, \end{cases}$$

és  $r$  a rekombinációs gyakoriság,  $b = b_{14} = b_{23}$  a kétszeres heterozigóták születési rátája. Az egyenletek részletesen kiírva:

$$\begin{aligned} \frac{dp_1}{dt} &= p_1(m_1 - \bar{m}) - rbD, \\ \frac{dp_2}{dt} &= p_2(m_2 - \bar{m}) + rbD, \\ \frac{dp_3}{dt} &= p_3(m_3 - \bar{m}) + rbD, \\ \frac{dp_4}{dt} &= p_4(m_4 - \bar{m}) - rbD. \end{aligned}$$

Ezeket az egyenleteket először Kimura (1956) kapta meg.

Más módja is létezik a kapcsoltsági egyensúlytól való távolság mérésének. Ilyen pl. a

$$Z = \frac{p_1 p_4}{p_2 p_3} \quad [6]$$

érték, amely a kéttípusú heterozigóták gyakoriságának hányadosa, míg  $D$  a különbségük. A kapcsoltsági egyenlőtlenséget jellemző két mennyiség között a

$$D = p_2 p_3 (Z - 1)$$

összefüggés áll fenn.  $Z$ -nek az a tulajdonsága, hogy majdnem konstans, amikor a szaporodás véletlenszerű és a rekombináció nagy az episztázishoz viszonyítva. Az ilyen lassan mozgó egyensúlyt *kváziegyensúly*nak szokás nevezni.

Számoljuk ki  $Z$  természetes alapú logaritmusát:

$$\begin{aligned} \log_e Z &= \ln Z = \ln(p_1 p_2 / p_3 p_4) = \\ &= \ln p_1 p_2 - \ln p_3 p_4 = \\ &= \ln p_1 - \ln p_2 - \ln p_3 + \ln p_4. \end{aligned} \quad [7]$$

Bevezethetjük az  $L$  mennyiséget:

$$L = \ln p_1 - \ln p_2 - \ln p_3 + \ln p_4, \quad [8]$$

amely éppen  $\ln Z$ -vel egyenlő, és szintén a kapcsoltsági egyensúlytalanság bizonyosfajta jellemzését adja. Ez a két összefüggés a kapcsoltságra és az episztázisra vonatkozó modern differenciálgeometriai modellekben fontos szerepet játszik [I. Akin, 1979; Shahshahani, 1979].

Vizsgáljuk meg, hogy mi történik a kapcsoltsági egyensúlytalansággal, amikor szelekció hat. Ehhez vizsgáljuk meg  $\ln Z$  változási sebességét.

$$\frac{d(\ln Z)}{dt} = \frac{1}{Z} \frac{dZ}{dt} = \frac{1}{p_1} \frac{dp_1}{dt} - \frac{1}{p_2} \frac{dp_2}{dt} + \frac{1}{p_3} \frac{dp_3}{dt} - \frac{1}{p_4} \frac{dp_4}{dt} \quad (9)$$

[5] és [9] összevetésével:

$$\begin{aligned} \frac{1}{Z} \frac{dZ}{dt} &= m_1 - m_2 - m_3 + m_4 - rbD \left( \frac{1}{p_1} + \frac{1}{p_2} + \frac{1}{p_3} + \frac{1}{p_4} \right) = \\ &= E - rbDP, \end{aligned} \quad [10]$$

$$\text{ahol } P = \sum \frac{1}{p_i} \text{ és}$$

$$E = m_1 - m_2 - m_3 + m_4 \quad [11]$$

a lokuszok közötti episztázis mértéke.

A linkage (kapcsoltság) és az episztázis jellemzését általánosabb esetekben az tette lehetővé, hogy megjelenek a populációgenetikában olyan modellek, amelyek a (globális) differenciálgeometria matematikai apparátusát használják. Ugyanakkor ezek a modellek matematikai szempontból meglehetősen bonyolultak. Az ilyen modellek tanulmányozásához szükséges elemi lépéseket megteszük, a részletesebb elemzésre azonban a fejezetben nem kerül sor.

Első lépésként általánosítsuk a bemutatott egyszerű rekombinációs modelt többlokuszos, többalléles esetre. Legyen  $S$  egy részalmaz a lokuszok  $L = \{1, \dots, j\}$  halmazának,  $S \subset L$ . A crossing over (átkeresztződés) úgy történik, hogy az  $i$  és a  $j$  ivarsejt genetikai anyagát pontosan  $S$  lokuszokban vagy  $\bar{S} = L - S$  lokuszokban fogja kicserélni. Az utód ekkor  $i = i_S j_{\bar{S}}$  és  $j = j_{\bar{S}} i_S$  típusú gamétákból fog állni, ahol  $i = i_S j_{\bar{S}}$   $i$ -vel egyezik meg  $S$  lokuszokban és  $j$ -vel  $\bar{S}$  lokuszokban, hasonlóan  $j = j_{\bar{S}} i_S$   $j$ -vel egyezik meg  $S$  lokuszokban és  $i$ -vel  $\bar{S}$  lokuszokban.

Jelölje  $r_{ij}^S$  annak a valószínűségét, hogy egy  $\{i, j\}$  zigótában úgy történik átkeresztződés (crossing over), hogy  $i$  és  $j$  genetikai anyagát pontosan  $S$  vagy  $\bar{S} = L - S$  lokuszokban fogja kicserélni. Ekkor  $S$ -rekombinációról beszélünk. Feltételezzük, hogy  $r_{ij}^S = r_{ij}^{\bar{S}}$  = a tényleges rekombinációs valószínűség fele. Az  $\{i, j\}$  genotípust azért tüntetjük fel, mert mai nézeteink szerint a rekombináció gyakorisága genetikai szabályozás alatt áll.

Nyilvánvalóan számunkra azok a modellek fontosak biológiai tartalmuk révén, amelyekben a lokuszok egyetlen kromoszómán találhatók.

A rekombináció hatását leíró differenciálegyenlet a következőképpen adódik:  $x_{ij} p_{ij} dt$   $i$ -típusú ivarsejt születik az  $\{i, j\}$  genotípusú szülők utódaiként  $dt$  idő alatt. Ezek  $r_{ij}^S$  része elvész az  $S$ -rekombináció miatt. Másrészt  $r_{ij}^{\bar{S}} x_{ij} dt$  számú  $i$ -típusú gaméta keletkezik az  $\{i, j\}$ -típusú zigóták  $S$ -rekombinációja révén. Így

$$\begin{aligned} \left(\frac{dx_i}{dt}\right)_R &= \sum_{j \neq i} (r_{ij}^s b_{ij} x_{ij} - r_{ij}^s b_{ij} x_{ij}) = \\ &= -x \sum_{j \neq i} (r_{ij}^s b_{ij} p_{ij} - r_{ij}^s b_{ij} p_{ij}). \end{aligned} \quad [12]$$

Ezeket a tagokat összegezve nullát kapunk, ami azt jelenti, hogy a rekombináció hatása a gamétapopuláció növekedési sebességére nulla, azaz  $(d|X|/dt)_R = 0$ . Ez nyilvánvaló, hiszen a populáció egyedszáma a rekombináció miatt nem változik. Ez a biológiai interpretáció szempontjából evidens. Így a rekombináció hatását leíró differenciálegyenlet genotípusgyakoriságban kifejezve:

$$\left(\frac{dp_i}{dt}\right)_R = -\sum_{j \neq i} (r_{ij}^s b_{ij} p_{ij} - r_{ij}^s b_{ij} p_{ij}). \quad [13]$$

(A levezetéshez ugyanazokat a megfontolásokat alkalmaztuk, mint a [3] egyenlet esetén.)

A rekombinációs differenciálegyenlet sokkal egyszerűbb, ha  $r_{ij}^s$  és  $b_{ij}$  teljesen szimmetrikus, azaz  $r_{ij}^s = r_{ji}^s$  és  $b_{ij} = b_{ji}$  minden  $i, j$ -re és  $S$ -re. Biológiaiilag ezt úgy interpretálhatjuk, hogy a zigóta fenotípusos jellemzői, nevezetesen  $b_{ij}$ ,  $d_{ij}$  és  $r_{ij}^s$  csak a génektől függenek, s attól nem, hogy a gének hogyan helyezkednek el a kromoszómán. Természetesen ez a feltétel számos esetben nem teljesül, ekkor az ún. *pozícióeffektus (helyezethatás)* érvényesül.

Teljes szimmetria esetén:

$$\left(\frac{dp_i}{dt}\right)_R = -\sum_{j \neq i} r_{ij}^s b_{ij} (p_{ij} - p_i p_j). \quad [14]$$

Ha

$$D_{ij}^s = p_i p_j - p_i p_j,$$

akkor a kétlokuszos, kétálléles esethez hasonló

$$\left(\frac{dp_i}{dt}\right)_R = -\sum_{j \neq i} r_{ij}^s b_{ij} D_{ij}^s$$

egyenletet kapunk, amely [5]-tel analóg.

## 1.7. Mutáció

Legyen  $n_{ij}$  annak a valószínűsége (relatív gyakorisága), hogy az  $i$  gaméta a  $j$  gamétává transzformálódik mutáció révén ( $i \neq j$ ). Ekkor a mutáció hatását leíró differenciálegyenlet:

$$\left(\frac{dx_i}{dt}\right)_N = \sum_{j \neq i} (x_j n_{ji} - x_i n_{ij}) = x \sum_{j \neq i} (p_j n_{ji} - p_i n_{ij}), \quad [15]$$

ami biológiai szempontból mindössze annyit jelent, hogy  $x_i$  változásának sebessége az  $i$  gaméták keletkezésének és vesztésének sebessége közötti különbség.

Ha minden  $i \in I$ -re összegezzük a tagokat, akkor ismét nullát kapunk, azaz  $(d|X|/dt)_N = 0$ . Így a mutáció hatását leíró differenciálegyenlet genotípusgyakoriságokban kifejezve:

$$\frac{dp_i}{dt}_N = \sum_{j \neq i} (p_j n_{ji} - p_i n_{ij}). \quad [16]$$

(A levezetésnél ugyanazokat a megfontolásokat alkalmaztuk, mint a [3] egyenlet esetén.)

## 1.8. Némi genetikai statisztika

Tekintsük a  $\xi_{ij}$  metrikus jellemzőt, amelyet mint a zigotikus genotípus valós változás függvényét képzeljük el. Bármely  $p \in \Delta$  eloszláshoz a gametikus genotípusból függő  $\xi_i$  metrikus jellemző  $\xi_i = \sum_j p_j \xi_{ij}$  által definiált. Így a szokásos *statisztikai függvényeket* a következőképpen definiáljuk. Az *átlag*:

$$\bar{\xi} = \sum_j p_j \bar{\xi}_i = \sum_{i,j} p_i p_j \xi_{ij}, \quad [17]$$

a *szórásnégyzet* vagy *variancia*:

$$\text{var}(\bar{\xi}) = \sum_j p_j (\bar{\xi}_i - \bar{\xi})^2 = \sum_{i,j} p_i p_j (\xi_{ij} - \bar{\xi})^2, \quad [18]$$

és két adott változó,  $\xi$  és  $\eta$  kovarianciája:

$$\text{cov}(\xi, \eta) = \sum_j p_j (\xi_i - \bar{\xi})(\eta_j - \bar{\eta}) = \sum_{i,j} p_i p_j (\xi_{ij} - \bar{\xi})(\eta_{ij} - \bar{\eta}). \quad [19]$$

Az evolúció modellezéséhez szükséges annak nyomon követése, hogy valamely szelekciós hatásra a vizsgált metrikus jellemzők hogyan változnak. Ilyen szempontból fontos, hogy a különböző lokuszok vagy a lokuszok egy csoportja milyen mértékben járul hozzá a teljes hatáshoz, és mekkora a lokuszok közötti kölcsönhatás, az episztázis.

Ilyen szempontból vizsgálva egy jellemzőt *additívnek* nevezzük, ha a teljes hatás a különböző lokuszokbeli hatások összege, azaz  $\xi_i$ -t egy  $\sum_a \varphi^a(i_a)$  összegként írhatjuk, ahol  $\varphi^a: I_a \rightarrow \mathbb{R}$ , azaz:

$$\xi(i_1, \dots, i_l) = \sum_a \varphi^a(i_a). \quad [20]$$

Egy pozitív jellemzőt *multiplikatívnak* nevezzük, ha logaritmusos additív.

Abban az esetben, amikor  $\xi_i$  gametikus rátermettsége  $m_i$ , az additivitás az *episztázis hiányára* vagy *nulla episztázisra* utal.



Sok esetben fordulunk intuíciónak ahhoz a speciális esethez, amikor a különböző lokuszok egymástól függetlenek, vagyis amikor a  $p$  eloszlás az  $I$  szorzathalmazon éppen az  $I_i$  faktorokon való  $p^i$  marginális eloszlásokból (généloszlásokból) kapott szorzateloszlás. Ez a

$$p^{(i_1, \dots, i_t)} = p^{(i_1)} \cdot p^{(i_2)} \cdot \dots \cdot p^{(i_t)} \quad [21]$$

összefüggéssel ekvivalens. Ha [21] érvényes, akkor azt mondjuk, hogy a lokuszok *linkage-egyensúlyban* vannak. A linkage-egyensúlyban levő eloszlások halmaza, azaz amelyekre [21] érvényes, egy  $\mathcal{A}$  részhalmaza az összes eloszlások  $\mathcal{A}$  halmazának, és *Wright-sokaságnak* nevezzük. (Az elnevezés Shahshahaniól származik.) Ha  $p$ -t egy metrikus jellemzőként képzeljük el, vagyis egy valós értékű függvényként  $I$ -n, akkor, ha  $p$   $\mathcal{A}$ -ban van, [21]-ből következik, hogy  $p$  multiplikatív, azaz logaritmus additív. Azaz  $\ln p$ -nek nulla episztázisa van. Az állítás fordítottja is igaz. Részben ez indokolja  $\mathcal{A}$  kulcsszeretepét.

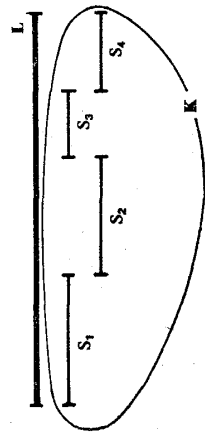
Legyen  $K$  egy olyan nem üres összessége  $L$  részhalmazainak, hogy  $S_1 \subset K$  esetén, ha  $S_1 \subset S_2$ , akkor ebből következik  $S_2 \in K$ . Egy ilyen összességet *lokuszok komplexének* vagy *K-komplexnek* fogunk nevezni. Ha  $K$  lokuszok egy komplexe, akkor azt fogjuk mondani, hogy a  $\xi: I \rightarrow IR$  jellemzőnek  $K$ -típusú episztázisa van, avagy a  $\xi$  jellemző  $K$  által hordozott, meghatározott, ha létezik olyan  $\varphi^S: I_S \rightarrow IR$  függvény  $S \in K$ -ra, hogy

$$\xi_i = \sum \varphi^S(i_S); \quad S \in K.$$

Azaz a  $\xi$  jellemzőnek  $K$ -típusú episztázisa van, ha olyan függvények összessége, amelyek mindegyike csak  $K$ -beli lokuszoktól függ.

Némi magyarázatot kell még ehhez hozzáfűznünk annak megvilágítására, hogy milyen biológiai objektumok alapján absztraháltuk a fogalmakat.

Az  $L = \{1, \dots, l\}$  halmaz, mint ez már a korábbiakból is világos, a genom-ban levő összes lokuszok halmaza, azaz  $L$  maga a genom (annak megjelölése nélkül, hogy az egyes lokuszokban mely allélek vannak).  $K$  egy nem üres összessége  $L$  részhalmazainak úgy, hogy  $L$  minden eleme tagja a  $K$ -t alkotó valamely részhalmaznak. Eszerint a  $K$ -komplex nem más, mint az  $L$  genom felosztásának módja kromoszómák- vagy kapcsolódási csoportokra (1-2. ábra). Így tehát  $S$  ( $S \subset L$ ), amelyet lokuszok



1-2. ábra. A  $K$ -komplex  $L$  a genom-ban levő összes lokuszok halmaza,  $S_i$  a lokuszok egy blokkja

egy blokkjaként emlegetünk, a kromoszómafogalom általánosítása. Azonban az absztrakció eredményeképpen, ha  $S$  a lokuszok egy blokkja (azaz  $S \subset L$ ), akkor  $S$  összes részhalmazával együtt maga is egy komplex lesz (amelyet egyébként nem különböztetünk meg  $S$ -től).

### 1.9. A természetes szelekció Fisher-féle alaptétele

Fishertől származik a szelekció hatására végbemenő evolúciós változás sebessége és a populáció genetikai variabilitása közötti összefüggés felismerése, amelyet felfedezője nyomán a *természetes szelekció Fisher-féle alaptételének* nevezünk. Ez mai napig a populációgenetika egyik központi eredménye, s azt mondja ki, hogy a populáció átlagos rátermettségének növekedése arányos a populáció rátermettségének (additív) genetikai varianciájával.

Vizsgáljunk egy egylokuszos, kétalléles modellt. Legyen a két allél  $A_1: = 1$  és  $A_2: = 2$ ; az egyes allélok relatív gyakorisága pedig  $p_1$  és  $p_2$ . Az átlagos rátermettség ebben az esetben:

$$\bar{m} = \sum_{i,j} p_i p_j m_{ij} = p_1^2 m_{11} + 2p_1 p_2 m_{12} + p_2^2 m_{22}.$$

Így az átlagos rátermettség változási sebessége:

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{m}}{dt} &= 2(p_1 m_{11} + p_2 m_{12}) \frac{dp_1}{dt} + 2(p_1 m_{12} + p_2 m_{22}) \frac{dp_2}{dt} = \\ &= 2m_1 \frac{dp_1}{dt} + 2m_2 \frac{dp_2}{dt}. \end{aligned}$$

Ez a [3] szelekciós differenciálegyenlet felhasználásával tovább alakítható:

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{m}}{dt} &= 2p_1 m_1 (m_1 - \bar{m}) + 2p_2 m_2 (m_2 - \bar{m}) = \\ &= 2p_1 (m_1 - \bar{m})^2 + 2p_2 (m_2 - \bar{m})^2. \end{aligned} \quad [22]$$

[22] jobb oldalán álló kifejezés éppen a rátermettség additív genetikai varianciája [vö. Crow – Kimura, 1970, 117 p.]. Így az  $\bar{m}$  átlagos rátermettség növekedése a rátermettség additív genetikai varianciájának kétszeresével egyenlő. A természetes szelekció Fisher-féle alaptétele pedig éppen ezt állítja.

### 1.10. A Kimura-féle maximumelv

A természetes szelekció Fisher-féle alaptételéhez kapcsolódik az a jóval későbbi eredmény, amely arra a kérdésre próbál válaszolni, hogy olyan-e a géngyakoriság változása, amely a rátermettség növekedését maximalizálja. A kérdésre Motoo Ki-

mura adott pozitív választ. Nevezetesen: a természetes szelekció úgy hat, hogy a populáció átlagos rátermetiségének növekedési sebességét maximalizálja. Ez az eredmény *Kimura-féle maximumelv*-ként ismert.

A fentieket jól szemléltethetjük a *Wright-féle adaptív felület (adaptive landscape)* segítségével, amelynek lényege tömören a következő. A populáció minden  $p = (p_1, \dots, p_n)$  összetételéhez tartozik egy  $\bar{m}$  átlagos rátermetiségérték. Az összes lehetséges  $\bar{m}$  érték egy kétallás (egyetlen lokuszos) rendszer esetén éppen egy felület, amelyet Wright nyomán *adaptív felületnek* nevezünk. Többallásos rendszer esetén ez egy „sokdimenziós” felület lesz. A természetes szelekció úgy változtatja a populáció genetikai összetételét, szemléletesen fogalmazva, úgy mozgatja ezen a felületen a populáció jellemző pontot, hogy adott helyről elindulva mindig a legmeredekebb domboldalon „másson föl”. Ez a Kimura-féle maximumelv szemléletesen fogalmazott mondanója.

### 1.11. Matematikai kitérő

A továbbiak tárgyalásához néhány további fogalomra lesz szükségünk. Ezekről szólunk néhány szót.

Legyen  $\mathbb{R}$  a valós számtest,  $V$  pedig egy nem üres halmaz. Ekkor  $V$ -t a valós számok teste feletti *vektortérnek (lineáris tér)* nevezzük, ha értelmezve van két művelet:

$$\begin{aligned} \Phi: V \times V &\rightarrow V, \quad \Phi(x, y) = x + y \quad (\text{vektortér elemei közötti összeadás}), \\ \psi: \mathbb{R} \times V &\rightarrow V, \quad \psi(a, y) = ay \quad (a \text{ vektortér elemeinek skalárral való szorzása}), \end{aligned}$$

amelyek kielégítik a következő axiómákat minden

$v, w, x \in V$ -re és minden  $a, b \in \mathbb{R}$ -re:

1. Kommutativitás  $v + w = w + v$ .
2. Asszociativitás  $(v + w) + x = v + (w + x)$ .
3. Nullvektor létezése  $(\emptyset \in V) v + \emptyset = v$ .
4. Ellentett vektor létezése  $v + (-v) = \emptyset$  ( $-v \in V$ ).
5.  $a(v + w) = av + aw$ .
6.  $(a + b)v = av + bv$ .
7.  $(ab)v = a(bv)$ .
8.  $1v = v$ .

Az axiomatikusan nézőpont biztosítja a fogalom általános, jól alkalmazható voltát. Ezt lehet új vektorterek konstruálására felhasználni. Például két vektortér közötti lineáris leképezések halmaza maga is egy vektortér. A  $V_1$  és  $V_2$  vektorterek között egy

$$T: V_1 \rightarrow V_2$$

leképezést lineárisnak nevezünk, ha

$$\begin{aligned} T(v + w) &= T(v) + T(w) \quad v, w \in V_1; \\ T(tv) &= tT(v) \quad v \in V_1 \text{ és } t \in \mathbb{R}. \end{aligned}$$

A  $V_1$  és  $V_2$  vektorterek közötti összes lineáris leképezések halmazát  $L(V_1, V_2)$ -vel jelöljük. Ez szintén egy vektortér, ha az összeadást és a skalárral való szorzást a következőképpen definiáljuk:

$$\begin{aligned} (T_1 + T_2)(v) &= T_1(v) + T_2(v) \quad (T_1, T_2 \in L(V_1, V_2), v \in V_1); \\ (tT)(v) &= tT(v) \quad (T \in L(V_1, V_2), v \in V_1, t \in \mathbb{R}). \end{aligned}$$

$L(V_1, V_2)$  elemeit *lineáris leképezéseknek* vagy *lineáris operátoroknak* nevezzük. A lineáris leképezések vektortérnek fontos speciális esete a  $V$  vektortér duális tere, amely  $L(V, \mathbb{R})$ , vagyis  $V$ -ből a valós számok halmazára való lineáris leképezések tere, amelyet  $V^*$ -gal szokás jelölni.

A lineáris műveletek lehetővé teszik, hogy új vektortereket konstruáljunk a régiékből. Nevezetesen, ha  $v_1, \dots, v_n$   $V$ -beli vektorrendszer és  $a_1, \dots, a_n$  skalárok egy összessége, akkor a  $v = a_1v_1 + \dots + a_nv_n = \sum_{i=1}^n a_i v_i$  vektort a  $v_1, \dots, v_n$  vektorok *lineáris kombinációjának* nevezzük. A  $v_1, \dots, v_n$  vektorrendszer *lineárisan függetlennek* nevezzük, ha a  $\sum_{i=1}^n a_i v_i = 0$  egyetlennek nincs triviálisól különböző megoldása, azaz  $\sum_{i=1}^n a_i v_i = 0$  akkor és csak akkor, ha  $a_1 = \dots = a_n = 0$ . Ha  $V$ -ben minden vektor egy  $v_1, \dots, v_n$  lineárisan független vektorrendszer kombinációja, akkor azt mondjuk, hogy ez egy *bázis*  $V$ -re. A  $V$  vektortér bármely bázisának számossága ugyanaz. Ezt a számot a tér (algebrai) *dimenziójának* nevezzük. Amennyiben a  $V$  vektortérnek  $v_1, \dots, v_n$  egy bázisa, akkor a  $v \in V$  vektor  $v = \sum_{i=1}^n a_i v_i$  egyértelmű felbontásában szereplő  $(a_1, \dots, a_n)$  számokat a  $v$  vektor  $v_1, \dots, v_n$  bázisra vonatkozó *komponenseinek* vagy *koordinátáinak* nevezzük.

Két vektorteret,  $V_1$ -et és  $V_2$ -t *izomorfoknak* nevezzük, ha megadható közöttük egy olyan  $T: V_1 \rightarrow V_2$  leképezés, amely bijektív és lineáris. A  $T$  leképezést (a  $V_1$  és  $V_2$  vektorterek közötti) *izomorfizmusnak* nevezzük.

A  $V$  vektorteret euklideszinek nevezzük, ha a fentiekén kívül értelmezett benne egy harmadik művelet is, a *vektorok skaláris vagy belső szorzata*

$$(\cdot, \cdot): V \times V \rightarrow \mathbb{R},$$

amely a következő axiómákat elégíti ki:

9. Pozitív definit:  $(x, x) \geq 0$  és  $(x, x) = 0$  csak ha  $x = 0$   $x \in V$ .
10. Szimmetrikus:  $(x, y) = (y, x)$   $x, y \in V$ .
11. Lineáris a változókkalban:  $(ax + by, z) = a(x, z) + b(y, z)$   $x, y, z \in V$ ;  $a, b \in \mathbb{R}$ .

A belső szorzatból számos fogalom származtatható. Így definiálni tudjuk egy *vektor hosszát* vagy *normáját*

$$\|x\| = (x, x)^{1/2} \quad [23]$$

segítségével. Ezzel az euklideszi téren egy *metrikát (távolságot)* értelmezhetünk:

$$d(x, y) = \|x - y\|. \quad [24]$$

A belső szorzat és a norma segítségével két vektor szögének koszinuszát

$$\cos(x, y) = \frac{(x, y)}{\|x\| \cdot \|y\|}, \quad x, y \in V \quad [25]$$

révén kaphatjuk meg.

Jelölje  $\mathbb{R}^n$  az  $x = (x_1, \dots, x_n)$  valós szám- $n$ -esek halmazát. Az  $x_1, \dots, x_n$  számokat  $x$  koordinátáinak,  $\mathbb{R}^n$  elemeit pedig *pontoknak* vagy *vektoroknak* nevezzük.  $\mathbb{R}^n$ -en az ún. *szokásos belső szorzat*

$$(x, y) = \sum_{i=1}^n x_i y_i, \quad x, y \in \mathbb{R}^n \quad [26]$$

által adott.  $\mathbb{R}^n$ -t a [26] belső szorzattal és az ebből származó normával  *$n$ -dimenziós euklideszi térnek* nevezzük.

Az  $f: V_1 \rightarrow V_2$  leképezés deriváltja az  $x \in V_1$  pontban egy  $d_x f: V_1 \rightarrow V_2$  lineáris leképezés (ha létezik), amelyet úgy definiálunk, hogy az  $f(x) + d_x f(h)$  függvény ( $x$  rögzített és  $h$  változó) a legjobb approximációja  $f$ -nek  $x$  közelében, azaz:

$$f(x+h) = f(x) + d_x f(h) + o(h),$$

hol az  $o(h)$  hibategy

$$\lim_{h \rightarrow 0} \frac{o(h)}{\|h\|} = 0$$

teljesül. Ha egy ilyen  $d_x f$  létezik, azt mondjuk, hogy az  $f$  leképezés deriválható az  $x$  pontban.

Amikor  $V_1 = \mathbb{R}$  és  $V_2 = V$ , azaz  $f: \mathbb{R} \rightarrow V$ , akkor  $d_x f$  helyett egyszerűen csak  $f'(x)$ -t vagy  $f'$ -t írunk.

Az  $f: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  függvény  $m$  pontbeli *gradiensét*, amelyet  $\nabla_m f$ -fel fogunk jelölni,

$$(\nabla_m f, h) = d_m f(h) \quad [27]$$

segítségével definiáljuk, ahol  $(\cdot, \cdot)$  egy tetszőleges skalárszorzat  $\mathbb{R}^n$ -ben.

Amennyiben  $U$  egy altere  $\mathbb{R}^n$ -nek vagy valamely alterének eltoltja, akkor  $\nabla_m(f|U)$   $\nabla_m f$ -nek az  $U$  halmazra való merőleges vetítése, azaz:

$$\nabla_m(f|U) = \nabla_m f - (\nabla_m f, m)m. \quad [28]$$

Legyen  $J \subset \mathbb{R}$  nyílt intervallum.  $\mathbb{R}^n$  egy pontján átmenő görbe egy olyan

$c: J \rightarrow \mathbb{R}^n$  differenciálható leképezés, hogy valamely  $t \in J$ -re  $c(t) = x$  ( $x \in \mathbb{R}^n$ ). A deriváltakat véve  $t$ -ben a  $c'(t)$  vektort kapjuk, amelyeket  $\mathbb{R}^n$   $x$ -beli *érintővektorának* nevezzük. Az  $x$ -beli érintővektorok összességét  $\mathbb{R}^n$   $x$ -beli érintőtérének nevezzük, és  $T_x \mathbb{R}^n$ -nel jelöljük.  $\mathbb{R}^n$  érintőtereinek

$$T\mathbb{R}^n = \bigcup \{T_x \mathbb{R}^n; x \in \mathbb{R}^n\}$$

unióját  $\mathbb{R}^n$  *érintőnyalábjának* nevezzük.  $\mathbb{R}^n$ -en egy  $X$  vektormező egy

$$X: \mathbb{R}^n \rightarrow T\mathbb{R}^n, \quad x \mapsto X(x)$$

leképezés, ahol  $x \in \mathbb{R}^n$  és  $X(x) \in T_x \mathbb{R}^n$ .

Az  $X$  vektormező által meghatározott differenciálegyenletnek nevezzük a

$$\frac{dx}{dt} = X(x), \quad x \in \mathbb{R}^n \quad [29]$$

egyenletet.  $\mathbb{R}^n$ -t a [29] egyenlet *állandóterének* szokás nevezni.

Egy  $c: J \rightarrow \mathbb{R}^n$  görbe az  $X$  vektormező *megoldásgörbéje*, ha  $t \in J$  esetén

$$c'(t) = X(c(t))$$

teljesül. Az a tény, hogy  $c$  az  $X$  vektormező megoldásgörbéje a

$$\frac{dc_i}{dt} = X_i(c_1(t), \dots, c_n(t)), \quad i = 1, \dots, n, \quad [30]$$

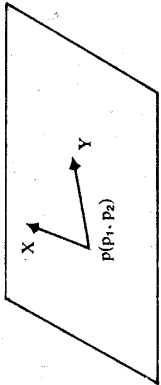
egyenlőségek teljesülésével ekvivalens, azaz az  $X$  vektormező megoldásgörbéje a [30] közönséges differenciálegyenlet-rendszer által adott. Szokás azt mondani, hogy a differenciálegyenletekhez tartozó vektormező a [29].

## 1.12. Shahshahani-féle belső sorozat

A természetes szelekció Fisher-féle alaptétele a korábbi megfogalmazást némileg módosítva azt állítja, hogy a [3] szelekciós differenciálegyenlet megoldásgörbéi mentén az  $\bar{m}$  átlagos rátermetség növekszik.

A Kimura-féle maximumelv szerint a természetes szelekció úgy hat, hogy a populáció átlagos rátermetségének növekedési sebességét maximalizálja.

A két eredmény összevetése azt sugallja, hogy a szelekciós differenciálegyenlethez tartozó vektormező éppen az  $\bar{m}$  átlagos rátermetségi függvény gradiense  $\Delta$ -n. Ezt a sejtést a következő gondolatmenet indokolja. Ha  $h$  egy egységnyi hosszúságú vektor  $\mathbb{R}^n$ -ben, akkor  $f: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ -nek a  $h$  irányba való irány menti deriváltja



$$(X, Y) = \sum_{i=1}^n p_i^{-1} X_i Y_i$$

1-3. ábra. A Shahshahani-féle belső szorzat

A belső szorzat értéke pontonként változik, a pont koordinátáitól függ

$$d_x f(h) = (\nabla_x f, h) = \|\nabla_x f\| \cdot \cos \gamma, \quad [31]$$

ahol  $\gamma$  a  $h$  és a gradiensvektor közötti szög. Nyilvánvalóan ez akkor lesz a legnagyobb, amikor  $\cos \gamma = 1$ , azaz  $\gamma = 0$ . Így a gradiens az  $f$  függvény legnagyobb növekedésének iránya.

Ha kiszámoljuk az  $\bar{m}$  átlagos rátermettségi függvény gradiensét a szokásos belső szorzatot használva  $\mathbb{R}^n$ -en, akkor nem kapunk helyes eredményt, nem a szelekciós vektormozgáshoz jutunk. A probléma megoldása ott keresendő, hogy a gradiens függ a belső szorzattól amint az [31]-ből jól látható. Így, ha  $\nabla_p(\bar{m} | \Delta)$ -t\* az  $\mathbb{R}^n$ -en szokásos belső szorzattal számoljuk ki, és nem kapunk helyes eredményt, akkor valamilyen más skaláris szorzatot kell keresni.

A megfelelő skaláris szorzat  $\mathbb{R}^n$ -en (1-3. ábra):

$$(X, Y)_p = \sum_{i=1}^n p_i^{-1} X_i Y_i, \quad X, Y \in \mathbb{R}^n, \quad p \in \Delta. \quad [32]$$

Ezt felfedezője nyomán *Shahshahani-féle belső szorzatnak* nevezzük.

### 1.13. Szelekciós vektormező

A szelekciós modellek néhány egyszerű tulajdonságát vizsgáljuk a fejezetben a Shahshahani-féle belső szorzat adatai felhasználásával. Először megmutatjuk, hogy a szelekciós vektormező az  $\bar{m}(p_1, \dots, p_n) = \sum_{i,j} p_i p_j m_{ij}$  átlagos fitness 1/2-szeresének gradiense  $\Delta$ -n. Ez a természetes szelekció Fisher-féle alaptételének és a Kimura-féle maximumelvnek az összekapcsolódásából adódik.

\*  $\Delta = \{p \in \Delta; p_i > 0 \text{ minden } i\text{-re}\}$ , azaz nem engedjük meg, hogy valamelyik  $i$  genotípus relatív gyakorisága 0 legyen. Ezt a korlátozást a Shahshahani-féle belső szorzat miatt kell megtennünk, ugyanis  $p_i^{-1}$  nincs értelmezve, ha  $p_i = 0$

$(\frac{1}{2} \bar{m})$ -nek a Shahshahani-féle belső szorzat felhasználásával kapott gradiense\*  $\Delta$ -n:

$$\begin{aligned} \nabla_p \left( \frac{1}{2} \bar{m} \right) &= \nabla_p \left( \frac{1}{2} \bar{m} \right) - \left( \nabla_p \left( \frac{1}{2} \bar{m} \right), p \right)_p p = \\ &= \sum_{i,j} p_i p_j m_{ij} \frac{\partial}{\partial x_i} - p \sum_{i,j} p_i p_j m_{ij} \frac{\partial}{\partial x_i} = \\ &= \sum_{i,j} p_i p_j m_{ij} \frac{\partial}{\partial x_i} - \sum_{i,j} p_i p_j m_{ij} \frac{\partial}{\partial x_i} = \sum_{i,j} p_i p_j m_{ij} \frac{\partial}{\partial x_i} - \bar{m} \sum_{i,j} p_i \frac{\partial}{\partial x_i} = \\ &= \sum_{i,j} p_i (m_{ij} - \bar{m}) \frac{\partial}{\partial x_i}. \end{aligned}$$

Ezen vektormező által a meghatározott differenciálegyenlet  $\Delta$ -n éppen a [3] szelekciós differenciálegyenlet,

$$\pi = \nabla_p \left( \frac{1}{2} \bar{m} \right) = \sum_{i,j} p_i (m_{ij} - \bar{m}) \frac{\partial}{\partial x_i} \quad [33]$$

pedig a szelekciós vektormező.

Vizsgáljuk meg, hogyan változik a populáció átlagos rátermettsége szelekció hatására:

$$d_p m(\pi) = 2(\pi, \pi)_p = 2 \sum_{i,j} p_i (m_{ij} - \bar{m})^2 = 2 \text{ var}_p(m). \quad [34]$$

Ez mindenütt pozitív, kivéve, ahol a szelekciós vektormező eltűnik, azaz az egyensúlyt kivéve. Így az átlagos fitness állandóan növekszik, és a növekedés sebessége a fitness additív varianciájának kétszeresével egyenlő. A kapott eredmény pontosan az – a várakozásnak megfelelően –, amit a természetes szelekció Fisher-féle alaptétele állít. [34] lehetővé teszi a fitness additív varianciájának geometriai interpretációját is:

$$\text{var}_p(m) = \sum_{i,j} p_i (m_{ij} - \bar{m})^2 = (\pi, \pi)_p = \|\pi\|^2, \quad [35]$$

azaz a fitness additív varianciája az evolúciós vektormező Shahshahani-féle belső szorzat szerint vett normájának négyzeteként interpretálható.

Legyen  $a_{ij}$  valamilyen metrikus jellemző, amely a zsigotikus genotípustól függ.  $\bar{a} = \sum_{i,j} p_i p_j a_{ij}$  a jellemző átlaga a populációban és  $a_i = \sum_{j} p_j a_{ij}$  az átlagos értéke,

\*  $\nabla_p f$ -fel jelöljük az  $f$  függvény Shahshahani-féle belső szorzat szerint vett gradiensét, míg  $\nabla_p f$ -fel a szokásos belső szorzat szerint vett gradiensét.

amikor az egyik gaméta a zigótában  $i$ . A szelekció hatására történő változás  $\bar{a}$ -ban (mivel a  $p$  gamétaeloszlás változása a szelekciónak köszönhető):

$$d_p a(\tau) = (\tau, \bar{V}_p a)_p = 2 \sum_p p_i (m_i - \bar{m}) (a_i - \bar{a}) = 2 \text{cov}_p(m_i, a_i) \quad [36]$$

Ez azt jelenti, hogy a vizsgált metrikus jellemző átlagának változási sebessége, ha csak a szelekció hat, pontosan akkora, mint a jellemző és a fitness kovarianciájának kétszerese.

Vizsgáljunk a továbbiakban csak egyetlen lokuszt,  $n$  alléllal. A fitnesset additívnek vagy dominanciamentesnek nevezzük, ha  $m_{ij}$  a két gaméta hozzájárulásának összege, azaz:

$$m_{ij} = k_i + k_j. \quad [37]$$

Ekkor legyen  $\bar{k} = \sum_p p_i k_i$ , így:

$$m_i = k_i + \bar{k},$$

$$\bar{m} = 2\bar{k},$$

$$m_i - \bar{m} = k_i - \bar{k}.$$

Amennyiben  $m_{ij}$  nem dominanciamentes, akkor mi lesz  $m_{ij}$  legjobb dominanciamentes approximációja rögzített  $p \in \Delta$ -ra (lévén, hogy ezek az értékek függenek  $p$ -től)? A kérdés megválaszolása genetikai modelljeink szempontjából fontos [J. Crow – Kimura, 1970]. Az alábbiakban ezt a kérdést tanulmányozzuk geometriai módszerek segítségével.

Tekintsük az  $m_{ij}$  vektorok  $V$  vektorterét, amely a

$$p(m_{ij}, n_{ij}) = \sum_{i,j} p_i p_j m_{ij} n_{ij} \quad m_{ij}, n_{ij} \in V, p_i, p_j \in \Delta \quad [38]$$

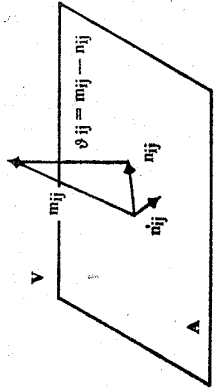
belső szorzattal van ellátva. A dominanciamentes vektorok  $A$  halmaza  $V$ -nek egy zárt altere lesz. A fenti kérdés matematikailag úgy fogalmazható, hogy az  $m_{ij} \in V$  vektornak mi lesz a legjobb approximációja az  $A$  alterben, azaz mi a legjobb dominanciamentes approximáció?

A választ a lineáris algebra egy jól ismert tétele segítségével kaphatjuk meg: Legyen  $V$  egy vektorteret és  $A$  egy altere. Ha  $m_{ij} \in V$ , akkor egyértelműen létezik olyan  $m'_{ij} \in A$  vektor,  $m_{ij}$  legjobb dominanciamentes approximációja  $A$ -ban, hogy:

$$\|m_{ij} - n_{ij}\| \leq \|m_{ij} - n'_{ij}\|, \quad n'_{ij} \in A.$$

Pontosan ekkor  $\phi_{ij} = m_{ij} - n_{ij}$  ortogonális minden  $A$ -beli  $n'_{ij}$  vektorra. Ekkor  $m_{ij}$  legjobb dominanciamentes approximációjának

$$n_{ij} = m_i + m_j - \bar{m}$$



1-4. ábra. Az  $m_{ij}$  vektor legjobb dominanciamentes approximációja adódik (1-4. ábra). Az ortogonalitás nyilvánvaló, hiszen:

$$p(m_{ij}, \phi_{ij}) = \sum_{i,j} p_i p_j m_{ij} \phi_{ij} = 0,$$

$$\begin{aligned} \text{mivel} \quad \phi_i &= \sum_j p_j \phi_{ij} = \sum_j p_j (m_{ij} - m_i + m_j - \bar{m}) = \\ &= m_i (1 - \sum_j p_j) + \bar{m} (1 - \sum_j p_j) = 0. \end{aligned}$$

A kapott eredményeket figyelembe véve a fitness genetikai varianciáját,  $V_G$ -t, fölbonthatjuk a dominanciamentes approximáció varianciájának (additív variancia:  $V_A$ ) és a  $\phi_{ij}$  hibetag varianciájának (dominanciavariancia:  $V_D$ ) összegére, azaz:

$$V_G = V_A + V_D = \sum p_i p_j (m_{ij} - \bar{m})^2,$$

$$V_A = 2 \sum p_i (m_i - \bar{m})^2,$$

$$V_D = \sum p_i p_j m_{ij}^2.$$

### 1.14. Genetikai távolságok

Az evolúció hatását, az evolválódás tényét azzal mérhetjük, hogy az egyes populációk „milyen távol kerülnek egymástól” az evolúció során. Pontosabban fogalmazva adott populációk genetikai távolsága mennyit változik (adott idő alatt).

A populációk távolságának mérése általában azon alapszik, hogy a populációt alkotó egyedek tulajdonságainak (amelyek lehetnek kvalitatív vagy kvantitatív) megadjuk egy listáját. [Pl. azon egyedek száma, amelyek rendelkeznek a populációban a vizsgált tulajdonsággal, vagy a populáció egyedei között valamely fenotípus(ok) gyakorisága.] A populációk genetikai távolságának mérése esetén bizonyos lokuszokban (vagy egy lokuszban) a különböző allélok gyakoriságának a megváltozása a vizsgált jellemző. Ennek megfelelően tekintjük  $X \in T_p^A$ -t a  $p$  gamétaeloszlásban történt kis változásként. Ekkor a változás nagyságának négyzete:

$$\|X\|_p^2 = (X, X)_p = \sum p_i^{-1} X_i^2 = \sum \frac{X_i^2}{p_i}. \quad [39]$$

[39]-ben  $X_i$  négyzetét  $p_i$  inverzével súlyozzuk, vagyis biológiai szemszögből arról van szó, hogy a kisebb  $p_i$  értékek (azaz a ritkább, eltűnőben levő gamétatípusok) változását tekintjük fontosabbnak. [39]-et ebben a formában a genetikai távolság mérésére szolgáló  $\chi^2$ -metrikának nevezzük [I. Jacquard, 1974., p. 427].

Tekintsük az  $f: \mathbb{R}_+^4 \rightarrow \mathbb{R}_+^4, z_i \mapsto z_i^2/4$  leképezést és a  $g: \mathbb{R}_+^4 \rightarrow \mathbb{R}_+^4, x \mapsto 2\sqrt{x_i}$  inverz leképezést. Ekkor  $g$  egy izometria a Shahshahani-féle belső szorzattal ellátott  $\mathbb{R}_+^4$  és a szokásos belső szorzattal ellátott  $\mathbb{R}_+^4$  között. Általánosan izometrián egy olyan leképezést értünk, amely megőrzi a belső szorzatotokat.

Ha  $S_2 = \{z \in \mathbb{R}^n; \sum_{i=1}^n z_i^2 = 4\}$  a 2-sugarú gömb  $\mathbb{R}^n$ -ben, akkor  $f^{-1}(\Delta) = S_2$ , és így  $g$  egy  $\Delta$  és  $S_2 \cap \mathbb{R}^n$  közötti izometriára korlátozódik. Ekkor, ha  $p, q \in \Delta$  két gamétaeloszlás-vektor, akkor a Shahshahani-féle belső szorzatból származó Shahshahani-metrikára vonatkozó geodetikus távolság  $d$ -n

$$d(p, q) = 2 \arccos \left( \sum_{i=1}^n \frac{1}{2} g_i(p) \frac{1}{2} g_i(q) \right) \quad [40]$$

által adott. Ez a távolság éppen a *Cavalli-Sforza- és Edwards-féle metrika*, pontosabban annak arkusza [I. Jacquard, 1974].

Az állítás nyilvánvaló, ugyanis az izometria megőrzi a geodetikus távolságokat, így a  $p$  és  $q$  közötti távolság  $\Delta$ -ban ugyanaz, mint a  $g(p)$  és  $g(q)$  közötti távolság  $S_2 \cap \mathbb{R}_+^4$ -ban. Az ismert, hogy egy gömbön a geodetikus távolság a sugár ( $= 2$ ) szorozva a  $g(p)$  és  $g(q)$  közötti radiánban mért szöggel. Ezen szög koszinusza pedig éppen a szokásos belső szorzat az  $\frac{1}{2} g(p)$  és  $\frac{1}{2} g(q)$  egységvektorok között. Végül, ezek a vektorok  $S_2 \cap \mathbb{R}_+^4$ -ban fekszenek, a belső szorzat pozitív, s így a [40] alatti arc cos érték 0 és 90° közé fog esni.

A fentiek alapján a genetikai távolság Cavalli-Sforza- és Edwards-féle metrikáját a  $\chi^2$ -metrika  $\Delta$ -beli geodetikus vonal mentén való integrálásával kapjuk. Alternatíván, a  $\chi^2$ -metrika az arc cos metrika „infimitezimális” változata.

Ennek a kapcsolatnak a kimutatása mindenképpen nagy jelentőségű, hiszen a két genetikai távolság a Shahshahani-féle belső szorzat felfedezése előtt született. Így a fentiek egyben az elmélet közvetett bizonyítékát is nyújtják.

## 1.15. Epilógus

Az evolúció problémaköre régóta foglalkoztatta az emberiséget. Ez a terület ma is az egyik legforrongóbb, leginkább fejlődő része a biológiának. Joggal mondhatjuk azt, hogy az evolúcióelmélet a modern biológiának központi része, s az „evolúciós gondolat” egész mai biológiánk rendező elve. Az evolúció eszméjének reneszánszát ez indokolja az egyik oldalról, nevezetesen az elméleti, teoretikus oldalról. Ugyanakkor a gyakorlat nyomása is óriási: a 70-es évekre hazánkban is a szupraindividuális organi-

záció kutatásának (ökológia, evolúcióelmélet, populációgenetika) előretörése volt a jellemző. A szupraindividuális organizáció kutatásának számos gyakorlati vetülete van.

A felderülő problémák megválaszolására, megoldására még csak reményünk sem lehet megfelelő elméleti háttér nélkül! Mindenesetre, ha a magyarul megjelent ilyen tárgyú könyveket végignézzük, akkor láthatjuk, hogy egyre többet vagyunk kénytelenek foglalkozni ezekkel a kérdésekkel. Azonban ha csak ezt a néhány művet nézzük végig, már ezekből is észrevehetjük, hogy mennyire nem látjuk még a megoldást.

Az evolúcióelmélet témakörében több könyvtármnyi művet írtak. A megközelítések hihetetlen sokféleségét ez a ötkötetes mű is kiválóan tükrözi. Ez a fejezet az evolúciós gondolat matematikai megragadására törekedett. Az evolúciós modellek kutatásának területén az elmúlt években alapvető szemléleti változás ment végbe. Ismeretes, hogy a korábbi populációgenetikai-evolúcióelméleti modellek egy-két lokuszos, két- $n$ -alléles modellek voltak. Shahshahani 1979-ben olyan modelleket javasolt, amelyek „kromoszómányi” méretűek voltak. Ugyancsak ő vette észre, hogy a populációgenetika folyamatai nem euklidesziek, és e jelenségek modellezésére a Riemann-geometriát alkalmazta. Az általa felfedezett nem konstans Riemann-metrika alapvető szerepet játszik a szelekció, rekombináció és mutáció folyamatainak geometriai interpretálásában. További komoly előrelépés volt a genotípusmodellek megjelenése, amit elsősorban Shahshahani forradalmi gondolatai és Akin jól átgondolt „könyvelési fogásai” tettek lehetővé. Két további fontos mozzanat a globális differenciálgeometria bizonyos módszereinek megjelenése, valamint a szingularitáselmélet apparátusának és szemléletmódjainak alkalmazása. (A szingularitáselmélet része pl. a közelmúltban oly sok vihart kavart katasztrófaelmélet.)

A genomszintű modellek jelentősége abban rejlik, hogy méretben sokszorosan felülmúlják a korábbiakat, s ennek révén számos evolúciós tényező hatását (szelekció, mutáció, rekombináció) komplexen, egymással kölcsönhatásban tudjuk vizsgálni. A szingularitáselméleti módszerek segítségével pedig ezen összetett folyamat, az evolúció kvantitatív jellemzését tudjuk adni. Márpedig éppen ez a legfontosabb: az evolúciós folyamat szingularitás pontjainak vizsgálata, föltárása. Ugyanis a szingularitás pontban a rendszer viselkedése lényegesen változik (tetszőlegesen kis hatásra). A változás dinamikája a szingularitás pont típusa által meghatározott. A szingularitáselmélet előretörését, s hogy napjaink matematikájának központi területe, éppen az segítette elő, hogy a matematika legabsztraktabb területeinek (algebrai és differenciálgeometria, valamint algebrai és differenciáltopológia, Lie-csoportok és Lie-algebra, komplex sokaságok, kommutatív algebra stb.) és a leginkább alkalmazott területeknek (differenciálegyenletek és dinamikai rendszerek: optimális szabályozás, bifurkáció és katasztrófaelmélet, geometriai és hullámoptika) a találkozásponthoz feleljenek.

A differenciálgeometriai modellek alkalmazásának további nagy előnye, hogy az evolúcióelmélet belső összhangját is tovább növelik. Nevezetesen a populációgenetika sztochasztikus modelljei is újszerűen tárgyalhatók, s így tárgyalva a klasszikus eredmények mellett számos új eredményt kapunk. Ilyen pl. az ún. Christoffel-erők fellépte, amely többek között azt is jelentheti, hogy a korábbiakban oly nagy becsben tartott „evolúciós óráink” bizonyos esetekben jelentősen félreirhatnának.

## Irodalom

- Akin, E. [1979]: The geometry of population genetics. Springer, Berlin
- Arnold, V. I. [1985]: A mechanika matematikai módszerei. Műszaki Könyvkiadó, Budapest.
- Arnold, V. I. [1985]: Differenciálegyenletek elmélete. Műszaki Könyvkiadó, (előkészületben)
- Baranyi K. [1979]: A biológiai modellezés matematikai alapjai I. Medicina
- Baranyi K. [1981]: A biológiai modellezés matematikai alapjai II. Medicina
- Coxeter, H. S. M. [1973]: A geometriák alapjai. Műszaki Könyvkiadó
- Crow, J. F.—Kimura, M. [1970]: An introduction to population genetics theory. Harper and Row, New York
- Eöry, A. [1981]: A new method of regression of time-series based on a mathematical connection between path and compartmental analyses. *Biom. J.*, 23. 663—674. p.
- Ewens, W. J. [1969]: With additive fitness, the mean fitness increases. *Nature*, 221. 1076. p.
- Ewens, W. J. [1969]: Population genetics. Methuen and Co., Ltd.
- Ewens, W. J. [1979]: Mathematical population genetics. *Biomathematics*, Vol. 9. Springer, Berlin
- Feller, W. [1978]: Bevezetés a valószínűségszámításba és alkalmazásai. Műszaki Könyvkiadó
- Fisher, R. A. [1930]: The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford
- Fried, E. [1977]: Klasszikus és lineáris algebra. Tankönyvkiadó
- Halmos, P. R. [1984]: Véges dimenziós vektorterek. Műszaki Könyvkiadó, Budapest
- Halmos, P. R. [1985]: Mértékelmélet. Gondolat, Budapest
- Hilbert, D. — Cohn-Vossen, S. [1982]: Szemléletes geometria. Gondolat
- Hirsch, M. — Smale, S. [1974]: Differential equations, dynamical systems, and linear algebra. Academic Press, New York
- Izsák J. — Juhász-Nagy P. — Varga Z. [1981]: Bevezetés a biomatematikába. Tankönyvkiadó
- Jacquard, A. [1974]: The genetic structure of populations. Springer, Berlin
- Juhász-Nagy P. [1981]: Az evolúciós gondolat. In: Vida G. szerk.: *Evolúció I. Az evolúció genetikai alapjai*. Natura
- Kimura, M. [1956]: A model of a genetic system which leads to closer linkage by natural selection. *Evolution*, 10. 278—287. p.
- Kolmogorov, A. N. — Fomin, Sz. U. [1983]: A függvényelmélet és a funkcionálanalízis elemei. Műszaki Könyvkiadó, Budapest
- Li, C. C. [1955]: Population genetics. Univ. of Chicago Press, Chicago
- Li, C. C. [1975]: Path analysis — a primer. The Boxwood Press, Pacific Grove, California
- Ljubits, Ju. I. [1971]: Basic concepts and theorems of evolution genetics of free populations. *Russian Math. Surveys*, 26. 51—123. p.
- Ljubits, Ju. I. [1978]: Algebraic methods in evolutionary genetics. *Biom. J.*, 20. 511—529. p.
- Nagyváki, Th. [1977]: Selection in one- and two-locus systems. Springer, Berlin
- Pontrjagin, L. Sz. [1972]: Közönséges differenciálegyenletek. Akadémiai Kiadó
- Précésényi I. — Bárdos Gy. [1974]: A path analysis új alkalmazásai. *Biológia*, 22. 87—96. p.
- Schubert, H. [1985]: Topológia. Műszaki Könyvkiadó, Budapest
- Shahshahani, S. [1979]: A new mathematical framework for the study of linkage and selection. *AMS Memoirs*, 211.
- Spitess, E. B. [1977]: Genes in populations. Wiley, New York
- Solbrig, O. T. — Solbrig, D. J. [1979]: Introduction to population biology and evolution. Addison-Wesley, Reading
- Vida G. [1981]: Elemi evolúciós változás a populációban. In: Vida G. (szerk.): *Evolúció I. Az evolúció genetikai alapjai*. Natura
- Wilson, E. O. — Bossert, W. H. [1981]: Bevezetés a populációbiológiába. Gondolat
- Wright, S. [1921]: Correlation and causation. *J. Agric. Res.*, 20. 557—585. p.
- Wright, S. [1931]: Evolution in mendelian populations. *Genetics*, 16. 97—159. p.
- Wright, S. [1968]: Evolution and the genetics of populations I. Genetic and biometric foundations. Univ. of Chicago Press, Chicago