

EFOP-3.4.3-16-2016-00014

MOLEKULÁRIS ÖKOLÓGIA: IDEÁLIS POPULÁCIÓ

AP4_TTIK Kárpát-medencei oktatási tér
kialakítása**PÉNZES ZSOLT
MARKÓ BÁLINT**

SZÉCHENYI 2020

MAGYARORSZÁG
KORMÁNYAEurópai Unió
Európai Szociális
Alap

BEFEKTETÉS A JÖVŐBE

A molekuláris ökológia előadások célja a molekuláris módszerek néhány alkalmazási lehetőségének bemutatása ökológiai és evolúcióböiológiai problémák megfogalmazásában/megválaszolásában. Kérdéseink populációkra, fajokra vonatkoznak – például populációk izolációjának mértéke, egy invazív faj eredete, leszármazási kapcsolatok. A válasz keresése során a molekuláris módszerek eszközként szolgálnak.

Az előadáson az ideális populáció koncepcióját, mint a generációról generációra történő változás elméleti keretét tárgyaljuk.

Ideális populáció – koncepció

- Változás generációról generációra egy populációban (evolúciós változás) – genotípus és allél gyakoriság?
- Alapeset: ivaros szaporodás, mendeli öröklődés szabályszerűségei → következmény a populáció genetikai változatosságára
 - mendeli karakter, marker
 - modellek: karakter eloszlás (mérőszámok) változása – a várt mintázat
 - teszt: várt és tapasztalt eloszlás összevetése
- Logikai lépések:
 - ① változás az ideális populációban (null modell)
 - egy lokuszon
 - több lokuszon (kapcsoltság)
 - ② eltérés a tapasztalt mintázattól?
 - ③ eltérés magyarázata? – pl. génáramlás, drift, szelekció következtében?

A populáció **genetikai változatosságát** egy adott időpontban több különböző módon jellemeztük. A változatosság azonban generációról generációra módosulhat, melynek számos oka lehet. Mivel a **változás iránya és mértéke** (a **változás sebessége**) eltérhet a különböző tényezők hatására, az allél és/vagy genotípus gyakoriság változás vizsgálatával ez utóbbiakba is betekintést nyerhetünk. De ehhez formálisan is ismernünk kell ezeknek a tényezőknek a hatását. A változás mechanizmusára történő következtetés alapja a különböző tényezőket figyelembe vevő elméleti alapon **várt** és a természetes populáció **tapasztalt** változatosságának hasonlósága.

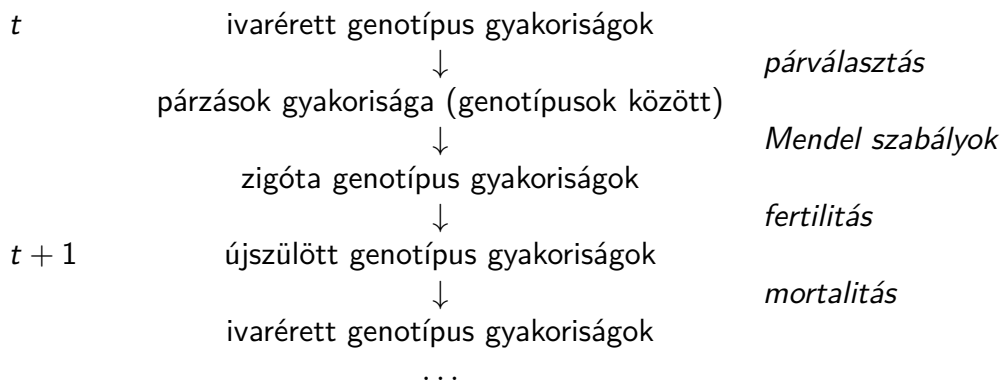
A lehetséges alternatív magyarázatok közötti döntéshez a várt és a tapasztalt változatosság eltérését valahogy számszerűsíteni kell. Első lépésként a természetes populációt gyakran egy elméleti **ideális populációra** vonatkoztatva jellemezzük. Ez utóbbiban a változatosságot generációról generációra kizárólag az öröklődés szabályszerűségei (esetünkben ivaros szaporodással a mendeli öröklődés törvényszerűségeinek megfelelően) formálják. Logikai lépések:

- változás modellezése a feltételezett, változást eredményező tényezők nélkül (nullmodell) – az ideális populáció;
- a tapasztalt változatosság becslése és az ideális populációban várttól való eltérés meghatározása.

Ideális populáció – koncepció

Feltételek 1.: diploid populáció, ivaros szaporodás; diszkrét, átfedés nélküli generációk; determinisztikus dinamika

Egy hipotetikus populáció dinamikája (generációk):



Alapeset: egy lokusz és két allél a populációban – autoszómás lokusz, hímeiben és nőstényekben az allélgyakoriság azonos.

Célunk egy tetszőlegesen kiválasztott generációból kiindulva meghatározni a következő generáció allél és genotípus gyakoriság értékeit rögzített feltételek mellett. A legegyszerűbb esetből indulunk ki, feltételezzük, hogy a generációk között nincs átfedés, vagyis a szülők populációjának egyedei szaporodnak, majd ezt követően elpusztulnak. Ilyen módon minden generáció egy időben elkülönülő egységet alkot. A **generációk közötti átmenetet** a következő lépésekre bontjuk az ivarérett egyedek szaporodásából kiindulva:

- „párválasztás”: szabályszerűségeit a genotípusokra vonatkoztatjuk – pl. mekkora egy Aa hím és egy Aa genotípusú nőstény szaporodásának a valószínűsége;
- ennek ismeretében az egyes zigóta genotípusok gyakorisága meghatározható – mendeli öröklődést feltételezve pl. a fenti párvászból 1:2:1 arányban várunk AA , Aa és aa genotípusokat;
- a különböző genotípusú egyedek túlélésében konzisztens különbségek lehetnek, ami hatással lehet az ivarérett kori genotípus gyakoriságokra is.

A genetikai változatosságra vonatkozóan is a legegyszerűbb esetből indulunk ki. Két allél fordul elő a populációban (A és a), illetve a hím és nőstény egyedekben a genotípus és allél gyakoriságokat azonosnak tekintjük a vizsgált autoszómás lokuszon.

Ideális populáció

- Az **ideális populáció – feltételek 2.**:
 - véletlenszerű kombinálódás (párválasztás, „párazás”) a kérdéses lokuszra nézve (*pánmixis*)
 - (végtelen) nagy populáció (nincs drift)
 - a populáció zárt (nincs migráció, így génáramlás)
 - mortalitás a genotípustól független (nincs szelekció)
 - nincs mutáció
- Kérdés: allél ($f_A(t)$, és $f_a(t) = 1 - f_A(t)$) és genotípus ($f_{AA}(t)$, $f_{Aa}(t)$, $f_{aa}(t)$, és $f_{AA}(t) + f_{Aa}(t) + f_{aa}(t) = 1$) gyakoriságok változása a populációban
- Két ekvivalens értelmezési mód:
 - génkészlet – allélok (gaméták) véletlenszerű kombinálódása
 - genotípuskészlet – genotípusok véletlenszerű kombinálódása (párválasztási szabályok)

Ahhoz, hogy a generációk közötti átmenetre következtessünk, tehát a genotípus/allél kombinálódás szabályszerűségeit is meg kell adnunk az elméleti populációban. Tételezzük fel, hogy a párválasztás véletlenszerű a kérdéses lokusz genotípusaira (így az allélokra is), ezt **pánmixisnek** nevezzük. A véletlenszerűség a kiválasztott (marker) lokuszra vonatkozik, nem szükségszerűen kell teljesülnie minden egyéb lokuszra. Ez a kombinálódás egy végtelen nagy populációban történik, ezzel a véletlenszerű ingadozás hatását (genetikai sodródást) kizárjuk. Például ha a két heterozigóta szülőnek csak egy utódja lenne, akkor az 1:2:1 genotípus arány nem realizálódhatna – de sok utóddal ezt az arányt várjuk. A populációnk elszigetelt, így a ki és bevándorlás a gyakoriság értékekre nincs hatással (migráció/génáramlás) és új allél sem keletkezhet (mutáció). Végül a mortalitás a genotípustól független, vagyis egy AA genotípusú egyed ugyanakkora eséllyel éri meg az ivarérett kort mint a többi genotípusú (nincs túlélésen keresztül realizálódó természetes szelekció a kérdéses lokuszra).

Ezekkel a feltételekkel definiáljuk az **ideális populációt**, kérdésünk hogyan változik az allél és genotípus gyakoriság ebben a populációban. Lényegében a mendeli öröklődés következményeit vizsgáljuk egy nagy populációban, ha az allél kombinálódás véletlenszerű.

Ideális populáció

Párvás típusa	gyakorisága	Utód genotípus arányok		
		AA	Aa	aa
AA x AA	f_{AA}^2	1		
AA x Aa	$2f_{AA}f_{Aa}$	1/2	1/2	
AA x aa	$2f_{AA}f_{aa}$		1	
Aa x Aa	f_{Aa}^2	1/4	1/2	1/4
Aa x aa	$2f_{Aa}f_{aa}$		1/2	1/2
aa x aa	f_{aa}^2			1
Σ	1	f'_{AA}	f'_{Aa}	f'_{aa}

Genotípus gyakoriság a következő generációban:

$$f'_{AA} = f_{AA}^2 + \frac{2f_{AA}f_{Aa}}{2} + \frac{f_{Aa}^2}{4} = (f_{AA} + \frac{f_{Aa}}{2})^2 = f_A^2$$

$$f'_{Aa} = 2(f_{AA} + \frac{f_{Aa}}{2})(f_{aa} + \frac{f_{Aa}}{2}) = 2f_A f_a$$

$$f'_{aa} = (f_{aa} + \frac{f_{Aa}}{2})^2 = f_a^2$$

A genotípus gyakoriság az első generáció után változatlan:

$$f''_{AA} = f'_{AA}, f''_{Aa} = f'_{Aa}, f''_{aa} = f'_{aa}$$

Az allél gyakoriság változatlan:

$$f'_A = f'_{AA} + \frac{f'_{Aa}}{2} = f_A^2 + \frac{2f_A f_a}{2} = f_A(f_A + f_a) = f_A, f'_a = 1 - f'_A = f_a$$

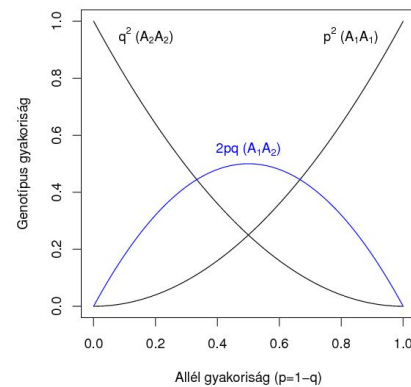
A következő generáció genotípus (f'_{AA} , f'_{Aa} , f'_{aa}) és allél (f'_A , f'_a) gyakorisága így már meghatározható. Mivel 3 genotípus fordulhat elő (apai is anyai azonos gyakorisággal), összesen 9 lehetséges genotípus kombináció létezik. Ezek valószínűsége a genotípus gyakoriságok szorzata: véletlenszerű kombinálódás egy nagy homogén populációban, egyes kombinációk két különböző módon állhatnak elő. Pl. AA x aa típus esetén AA lehet a hím és nőstény egyed genotípusa egyaránt (a genotípus gyakoriságok azonosak mindkét ivarban). Ezzel súlyozva az egyes kombinációk mendeli arányait kapjuk a következő generáció genotípus gyakoriságait (zigóta és így ivarérett egyedekre vonatkozóan). Egy adott utód genotípus több szülői kombinációból keletkezhet (pl. AA utódra a 3 különböző kombináció: AA x AA 100%, AA x Aa 50%, Aa x Aa 25% valószínűséggel – ezek gyakoriságát összegezzük).

- Igazoltuk, hogy a genotípus arányok az előző generációbeli allélgyakoriság alapján meghatározhatók – az allélok véletlenszerűen kombinálódnak.
- Igazolható, hogy a további generációkban genotípus gyakoriság már nem változik.
- Igazoltuk, hogy az allélgyakoriság nem változik.

Hardy-Weinberg egyensúly

A **Hardy-Weinberg (HW) szabály (eloszlás, arányok)**: (1) az allél gyakoriság nem változik, (2) az első utód generációtól a genotípus gyakoriságok is változatlanok, (3) értékük: $f_{AA} = f_A^2$, $f_{Aa} = 2f_A f_a$, $f_{aa} = f_a^2$ (két allél: binomiális eloszlás)

- Allél gyakoriságból genotípus gyakoriság becsülhető
- Hardy-Weinberg parabola
 - $f_A = f_a = 0,5$ esetén a legnagyobb a heterozigóta arány, $f_{Aa} = 0,5$
 - kis f_a esetén szinte az összes A allél heterozigótákban ($2f_A f_a \gg f_A^2$)



Hardy-Weinberg egyensúly: genotípusok aránya a HW eloszlással prediktálható – stabil egyensúly, a polimorfizmust megőrzi

A **Hardy-Weinberg szabály** kimondja, hogy az ideális populációban az allél gyakoriság nem változik és az első generációt követően a genotípus gyakoriságok is változatlanok. Továbbá az allél és genotípus gyakoriságok közötti kapcsolat is egyértelműen meghatározott, a genotípus gyakoriságok (a **Hardy-Weinberg arányok**) az ideális populációban meghatározhatóak az allélgyakoriságok alapján.

Belátható, hogy az ideális populációban akkor van a legtöbb heterozigóta egyed, ha az allél gyakoriságok azonosak. Két allélra: $f_A = f_a = 0,5$; ekkor a heterozigóták populációbeli aránya 50%. Másrészt ha az allél ritka, elsősorban heterozigóta egyedekben van jelen. Pl. ha A gyakorisága 1% ($f_A = 0,01$ és $f_a = 0,99$), az AA genotípusúak gyakorisága mindössze 0,01% ($f_{AA} = f_A^2 = 10^{-4}$), míg a heterozigóta gyakoriság $f_{Aa} = 2f_A f_a = 2 * 0,01 * 0,99 = 0,0198$, vagyis közel 2%. A populáció közel 98%-a aa homozigóta.

Az ideális populációban egy generációt követően beáll az egyensúlyi állapot (**Hardy-Weinberg egyensúly**). Ez stabil egyensúly, hiszen ha a genotípus arányok megváltoznak, a behatás megszűnését követően a gyakoriságok ismét a Hardy-Weinberg arányoknak megfelelőek lesznek a következő generációtól.

Hardy-Weinberg egyensúly

- „Véletlenszerű párválasztás” = kérdéses genotípustól független → véletlenszerű allél kombinálódás a populációban
- Jelentősége:
 - allél gyakoriság alapján a genotípus gyakoriság megjósolható
 - egy generációban véletlenszerű párválasztás: HW arányok – korábbi (genotípus gyakoriságot érintő) hatásoktól függetlenül
 - Mendeli genetika a változatosságot megőrzi → egyéb folyamatok hatására változik
 - új allél gyakoriság is változatlan
- Nullmodell:
 - elméleti keret
 - eltérés a HW arányoktól (teszt) → oka pl. genotípus-függő mortalitás (szelekció)?
 - de HW arányok a populációban \neq ideális populáció – adott mintázat több különböző mechanizmussal (pl. szelekciós egyensúlyok)

A véletlenszerű genotípus kombinálódás egyben véletlenszerű **allél kombinálódást** is jelent a kérdéses lokuszon, amennyiben a lokusz alléljai egymástól függetlenül szegregálódnak.

Az ideális populáció jelentősége elsősorban elméleti. Ekkor a genotípus gyakoriság az allél gyakoriság alapján megjósolható. Természetes populációban ez gyakran nem teljesül, hiszen a kombinálódás sokszor nem véletlenszerű (de genotípusból allél gyakoriság mindig számolható). Másrészt elegendő ha egy generációban véletlenszerű, ekkor a következő generációban HW arányokat várunk. Ezzel minden korábbi, a genotípus gyakoriságokat érintő tényező hatása törődik (lásd pl. beltenyésztettség). Egy példa az indirekt következtetés korlátaira: pusztán a jelenben becsült mintázat alapján nem mindig tudunk a múltbeli eseményekre visszakövetkeztetni.

Az allél és genotípus gyakoriságok akkor változnak, ha valamelyik HW feltétel nem teljesül. A mendeli öröklődés a genetikai változatosságot megőrzi, egy újonnan a populációba bekerült allél (mutáció, migráció) gyakorisága sem változik. De az ideális populáció allél és genotípus gyakorisága közötti összefüggés kimutatása nem szükségszerűen jelenti azt, hogy a vizsgált populációnk közel ideális. Egy adott mintázat több különböző módon is előállhat, különböző folyamatok eredőjeként.

Hardy-Weinberg egyensúly

- Példa: *MC1R* gén – várt *TT* genotípus gyakoriság a HW populációban ($f_T = 0,08$)?
 - várt genotípus gyakoriság: $0,08^2 = 0,0064$
 - 0,64%-nál a vörös hajúak aránya nagyobb → egyéb tényezők
- Példa: ember albinizmusa (recesszív)
 - albinó fenotípus: $f_{aa} = 1/40000$ (0,0025%)
 - recesszív allél gyakorisága: $f_a = \sqrt{f_{aa}} = 0,005$
 - hordozók: $H = 2 * 0,005 * 0,995 = 0,00995$ ($\approx 1\%$)
 - egy ideális populációban, egy lokusz – két allél rendszernek tekintve...
- Erős feltételek – de gyakran HW közeli állapot, ha:
 - nagy populáció
 - véletlenszerű párválasztás a kérdéses jellegre
 - mutációs ráta kicsi ($10^{-5} - 10^{-6}$ /lokusz/generáció)
 - bevándorlás mértéke csekély (vagy azonos allél gyakoriság a populációkban)
 - szelekció (pl. recesszív öröklődő betegségek): hátrányos allél ritka, szinte csak egészséges fenotípusú heterozigótákban

A két példa a HW koncepció alkalmazását illusztrálja. Feltételezve az ideális populációt, az allélgyakoriság ismeretében megjósoljuk a genotípus, esetleg a fenotípus gyakoriságát is, ha ez utóbbi változatosságot a kérdéses lokusz változatossága határozza meg számottevően. Az albinizmus esetén feltételezzük, hogy egy autoszómás lokusz változatossága áll a fenotípusos változatosság háttérében. Az allélok két csoportját különítettük el ezen a lokuszon (függetlenül a tényleges allélszámtól), ezek egyike (*a*-val jelölt) homozigóta formában albinizmust eredményez.

Azonban tekinthetőek-e például a fenti humán populációk ideálisnak a kérdéses lokuszokra? A populáció mérete biztosan véges, azonban ha a mérete nagy, a random fluktuáció hatása elhanyagolható kis időléptékben. De a génáramlás hatásával is akkor kell számolnunk, ha (jelentős) gyakoriság eltérések vannak a populációk között. Amennyiben a szelekció csak a ritka allélra homozigóták ellen hat, amelyek szintén ritkák, a hatása már nem számottevő. Tehát nem meglepő, ha például egy marker lokuszra egy nagy populációban véletlenszerű genotípus kombinálódással, például egy mikroszatellitrel, a populációt közel ideálisnak találjuk.

Hardy-Weinberg egyensúly

- Példa: *MN* vércsoport (*MN* lokusz), egy populáció
 - 2 allél és 3 genotípus – adatok (egyedszám, összesen $n=320$):
 $MM : 187, MN : 114, NN : 19$
 - populáció paraméterek becslése. . .
 - $f_{MM} = 187/320 = 0,584$; $f_{MN} = 0,356$; $f_{NN} = 0,059$ genotípus relatív gyakoriságok
 - *M* allél relatív gyakorisága $f_M = f_{MM} + f_{MN}/2 = 0,763$ és *N* gyakorisága $f_N = 0,237$
 - a lokusz polimorf ($f_M < 0,99$), heterozigotizás: $H = 0,356$
- A vizsgált populáció Hardy-Weinberg egyensúlyban van?
 - várt genotípus gyakoriságok:
 $f_M^2 * n = 186, 2f_M f_N * n = 116, f_N^2 * n = 18$
 - teszt pl. χ^2 -próbával (sokkal jobb módszerek is): az eltérés nem szignifikáns. . .

A példa a populációk genetikai változatossága elemzésének egy tipikus első lépését illusztrálja. A genotípus és allél gyakoriságok becslését követően teszteljük az eltérést a HW állapottól, vagyis az ideális populációban várt összefüggés fennáll-e a genotípus és allél gyakoriságok között. Erre különböző módszerek állnak rendelkezésre. A példában 18 *NN* vércsoportú egyedet várunk ha a populáció ideális. A tapasztalt érték 19, az eltérés a teszt eredménye alapján a random mintavételnek tulajdonítható (nincs evidencia arra, hogy a populációban a genotípusok a HW arányoktól eltérő arányokat mutatnának).

Hardy-Weinberg egyensúly – általánosítás

- HW szabály több allélra is kiterjeszthető (multiplex allélia)
- Átfedő generációk, ivari különbségek – egyensúlyi állapotig több generáció
- Ivari kromoszóma (pl. ember X kromoszómája egy lokusza):
 - allél gyakoriság konvergens oszcillációja hímekben és nőstényekben
 - de a populációban az allélgyakoriság változatlan

Az ideális populáció koncepciója egyéb esetekre is **kiterjeszhető**. Ha több allél van a populációban a kérdéses autoszómás lokuszon, a homozigóta gyakoriság az allél gyakoriság négyzete, a heterozigóta gyakoriság kétszer az allél gyakoriság szorzata a következő generációtól az egyensúlyi populációban. Amennyiben a generációk átfedőek, vagy különbségek vannak az ivarok allél gyakoriságában az egyensúlyi állapot elérése kettő vagy több generációt igényel.

A mindkét ivarban jelenlévő **ivari kromoszóma** (emberben ez az X kromoszóma) lokuszain a dinamika kissé összetettebb. Ideális populációban az allélgyakoriság nem változik, az ivarok közötti különbség fokozatosan csökken.

Hardy-Weinberg egyensúly – az eltérés oka

Valódi populáció gyakran nincs HW egyensúlyban – oka lehet:

- ① Asszortatív párosodás (kérdéses genotípusra), beltenyésztés (teljes genom) – eltérő genotípus gyakoriság
- ② Populáció szerkezet
 - szülő populáció mintázása nem véletlenszerű – pl. szigetek
 - asszortatív párosodás (kérdéses genotípusra), beltenyésztés speciális eset
 - migráció, génáramlás
- ③ Szelekció
 - genotípus (→ fenotípus) és túlélés, reprodukív siker kapcsolata az adott környezetben
 - pl. öröklődő betegség – hátrányos recesszív allél → nagyobb heterozigóta gyakoriság
- ④ Populáció méret – nem kumulatív hatás

Számos oka lehet annak, hogy egy populációt nem tekintünk ideálisnak, nincs Hardy-Weinberg egyensúlyban. Formálisan ez azt jelenti, hogy valamely feltétel sérülése következtében az allél és így a genotípus vagy csak a genotípus gyakoriság változik a populációban, vagy egyensúlyban a genotípus gyakoriságok nem mutatják a Hardy-Weinberg arányokat. Egy tipikus ok a nem véletlenszerű kombinálódás. Ez adódhat a párválasztás szabályszerűségeiből. A szaporodás történhet gyakrabban rokon egyedek között (**beltenyésztés**) a véletlenhez képest. Térbeli elkülönülés, nem homogén **populáció szerkezet** gyakori ok, pl. a szigeten élő egyedek egymás közötti szaporodása gyakoribb, mint a szaporodás a kontinensen élővel.

Természetes szelekció egy további gyakori ok. Például az eltérő genotípusú egyedek túlélésében különbségek lehetnek egy adott környezetben. A nagyobb túlélési esély nagyobb mértékű hozzájárulást eredményez a következő generációkhoz – az előnyös allél gyakorisága nő. Ha az allél kombinálódás véletlenszerű, akkor a következő generációban HW arányokat várunk (egy nagy populációban). Azonban az allél gyakoriság változás miatt a genotípusé is változik.

Noha az allél gyakoriság fluktuációk mértéke függ a **populáció méretétől**, nem kumulatív hatásról beszélünk. Ez a genetikai sodródás azonban a változatosság gyakran egy meghatározó tényezője.

Hardy-Weinberg egyensúly – az eltérés jellemzése

- HWE-től eltérés jellemzése: beltenyésztési együttható (F)
 - nem csak beltenyésztés esetén
 - heterozigotitás csökkenése a populációban HWE-re vonatkoztatva, két allélos lokuszra

$$F = \frac{2f_A f_a - f_{Aa}}{2f_A f_a}$$
 - HWE: várt heterozigotitás ($H_0 = 2f_A f_a$)
 - heterozigóta arány (H): $f_{Aa} = 2f_A f_a(1 - F)$
 - heterozigotitás csökkenés: $0 \leq F \leq 1$ ($F = 0$: HWE, $F = 1$: csak homozigóták) – de több heterozigóta: $F < 0$
 - alternatív értelmezési mód: allél eredet (autozigóta egyed, pedigree elemzések)
- Példa: hélazab (*Avena fatua*)
 - genotípus gyakoriságok egy lokuszon (marker): $f_{AA} = 0,58$, $f_{Aa} = 0,07$, $f_{aa} = 0,35$
 - allél gyakoriság: $f_A = 0,58 + 0,07/2 = 0,615$, $f_a = 1 - 0,615 = 0,385$
 - $F = 0,852$ – jelentős mértékben önbeporzás...

A Hardy-Weinberg egyensúlytól való eltérés egyik leggyakrabban használt mérőszáma a **beltenyésztési együttható** (F). Az elnevezése megtévesztő lehet, mivel nem csak a beltenyésztettség jellemzésére használjuk. Lényegében az ideális populációra vonatkoztatott relatív heterozigotitás csökkenéssel definiáljuk. Ideális populációban F értéke 0. A heterozigotitás (H) változás központi jelentőségű a hagyományos populációgenetikában, kiválóan alkalmazható különböző folyamatok követésére. Az együttható egy eltérő, de ezzel ekvivalens eredményt adó értelmezési megközelítési módját használjuk a családfa elemzésekben. A modern populációgenetika másféle megközelítési módot használ, amelyet érinteni fogunk.

A példa F alkalmazását illusztrálja. A fenti képletbe behelyettesítve az találjuk, hogy a megfigyelt heterozigóta arány (a heterozigotitás becslése) jelentősen eltér az ideális populációban várttól. Ennek oka lehet az öntermékenyítés.

Ellenőrző kérdések

- ① Melyek az ideális populáció feltételei?
- ② Mi a Hardy-Weinberg szabály?
- ③ Mikor van a legtöbb heterozigóta az ideális populációban?
- ④ Természetes populáció lehet-e Hardy-Weinberg egyensúlyban?
- ⑤ Mekkora a genotípus gyakoriságok egy két allélos autoszómás lokuszon egy ideális populációban, ha az egyik allél gyakorisága 0,2?
- ⑥ Mekkora az allél gyakoriságok az ideális populációban, ha a populációban két allél ismert a kérdéses lokuszra és az egyikre nézve homozigóta gyakorisága 0,6?
- ⑦ Mennyi a hátrányos allélt hordozók aránya egy populációban (azt ideálisnak tekintve), ha az allélra homozigóták gyakorisága 0,9%?
- ⑧ Mekkora a beltenyésztési együttható értéke abban a populációban, amelyben a genotípus gyakoriságok: $f_{AA} = 0,6$, $f_{Aa} = 0,1$, $f_{aa} = 0,3$?

**JELLEN TANANYAG A SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEMEN
KÉSZÜLT AZ EURÓPAI UNIÓ TÁMOGATÁSÁVAL. PROJEKT
AZONOSÍTÓ: EFOP-3.4.3-16-2016-00014**

SZÉCHENYI 



MAGYARORSZÁG
KORMÁNYA

Európai Unió
Európai Szociális
Alap



BEFEKTETÉS A JÖVŐBE