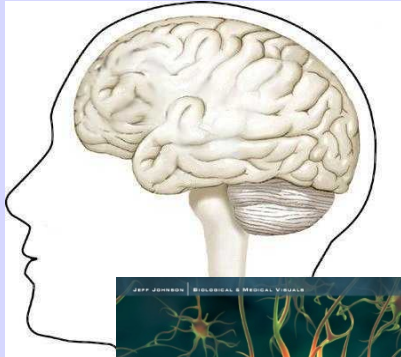


Theorie der Evolution

- Übersicht Biologische Evolution -

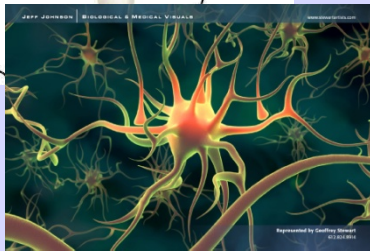
Evolutionenbiologie ist in der biologischen Wissenschaft omnipräsent

- es ist die “*theory of everything*” in der lebendigen Welt



Menschliches Gehirn

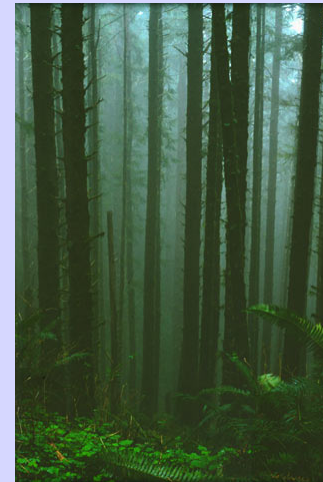
~ 10^{11} Neuronen
~ 10^{15} Synapsen



geschätzte Länge
aller Nervenbahnen:
150.000 km

(ca. 10 x Frankfurt – Sydney)

Ökosystem Regenwald

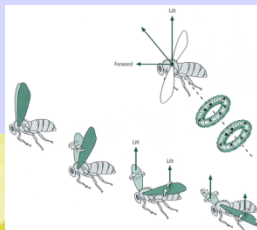


3/4 aller bekannten
Spezies
~ 30 Millionen Spezies

alleine 3000
Schmetterlingsarten im
brasilianischen Regenwald



Prinzip Hummelflug



*0,7 cm² Fläche und ca. 1,2 Gramm Gewicht
kein Flug mit statischen Flügeln*

*quasi-statische aerodynamische Beschreibung
nicht ausreichend – Wirbelbildung ist notwendig*

*Konstruktive Ausnutzen nichtlinearer Phänomene
zur “Optimierung” der Flugeigenschaften*

Evolutionenbiologie ist in der biologischen Wissenschaft omnipräsent

- es ist die "theory of everything" in der lebendigen Welt

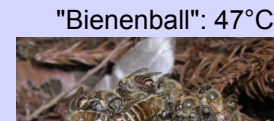


Japanische (Asian) Hornisse



← ca. 5cm →

Europäische Biene:
keine Verteidigung
Japanische Biene:
kollektive Verteidigung

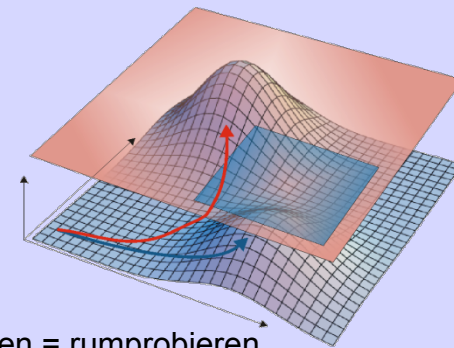


Ökosystem Regenwald

3/4 aller bekannten
Spezies
~ 30 Millionen Spezies

alleine 3000
Schmetterlingsarten im
Regenwald

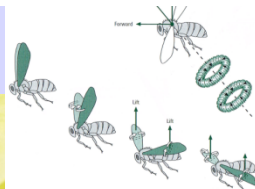
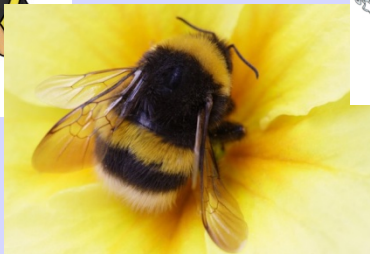
Adaptation - Optimierung



evolvieren = rumprobieren

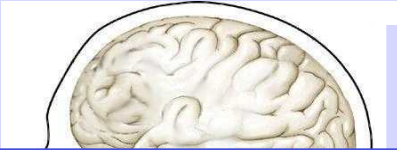
Gegenentwurf zu Wissenschaft/Technik

Prinzip Hummelflug



Evolutionsbiologie ist in der biologischen Wissenschaft omnipräsent

- es ist die “*theory of everything*” in der lebendigen Welt



Japanische (Asian) Hornisse

Ökosystem Regenwald

3/4 aller bekannten

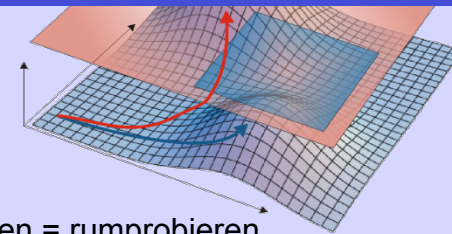
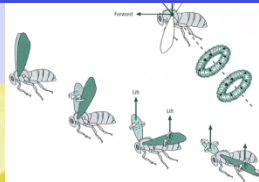
In essence, the modern theory of evolution is easy to grasp. It can be summarized in a single (albeit slightly long) sentence:

Life on Earth evolved gradually beginning with one primitive species - perhaps a self-replicating molecule - that lived more than 3.5 billion years [3.5 Milliarden Jahre] ago; it then branched out over time, throwing off many new and diverse species; and the mechanisms for most (but not all) of evolutionary change is natural selection.

(J.A. Coyne. Why Evolution is True, Oxford University Press, 2009.)



Hummelflug



evolvieren = rumprobieren

Gegenentwurf zu Wissenschaft/Technik

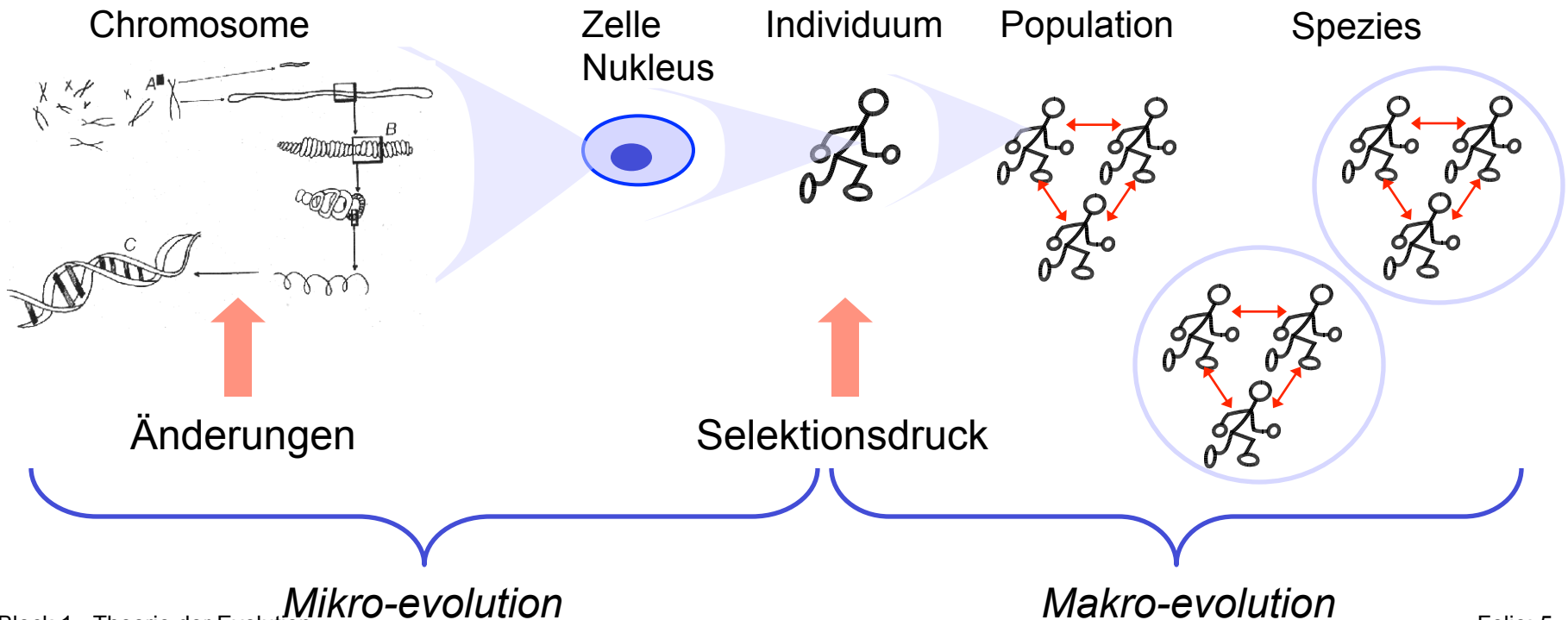
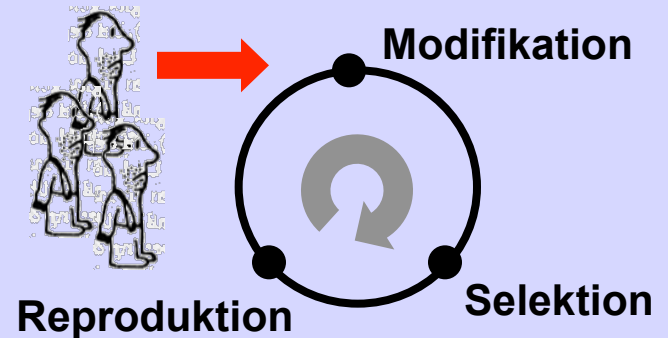
ung
endig

omene

Grundprinzipien

Evolution - *evolvere* (Lat.): hinausrollen, hinausströmen lassen, darstellen

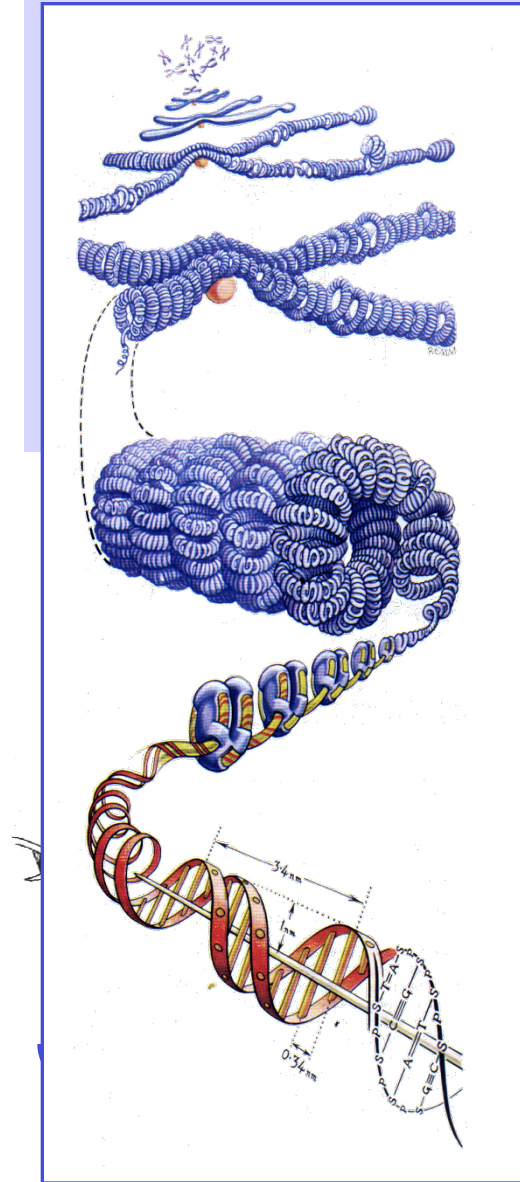
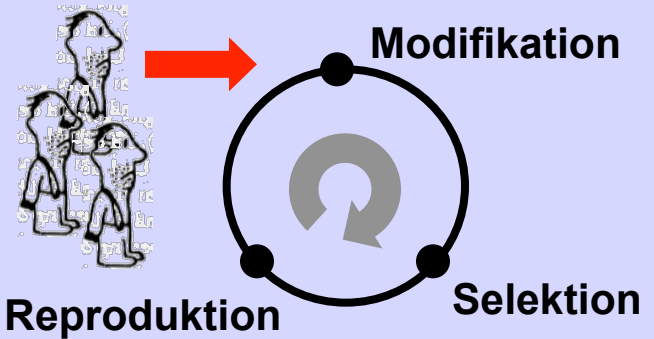
- Population von Individuen
- Vererbare zufällige Veränderung
(*historical contingency*)
- Selektion der Veränderung auf Basis der Individuen - Einheit der Selektion!



Grundprinzipien

(...): hinausrollen, hinausströmen lassen, darstellen

Individuen
 ge Veränderung
 (contingency)
 änderung auf Basis der
 eit der Selektion!

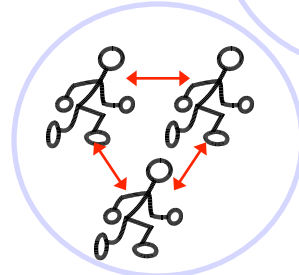
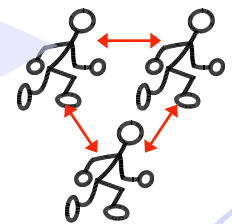
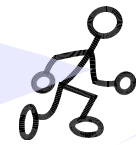
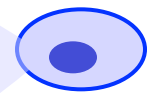


Zelle
 Nukleus

Individuum

Population

Spezies



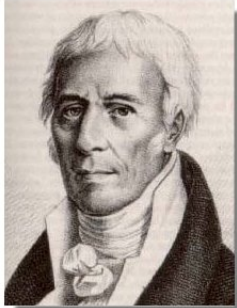
↑
 Selektionsdruck

Mikro-evolution

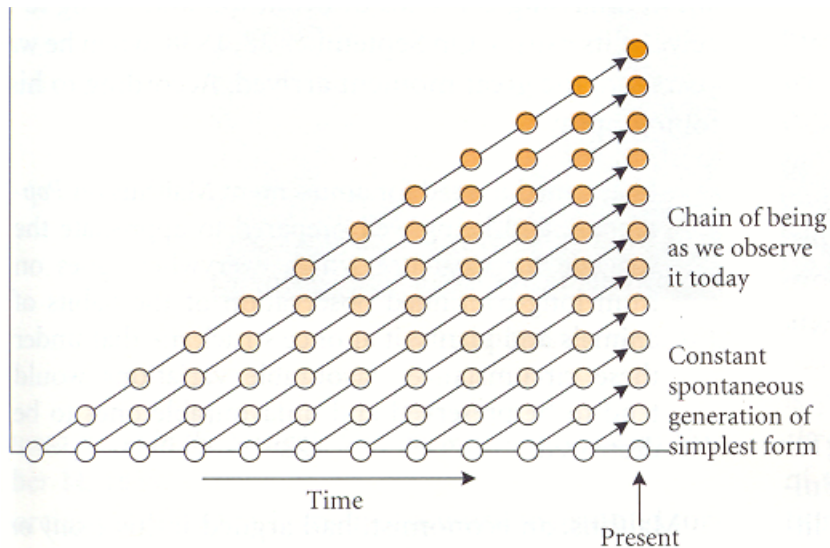
Makro-evolution

Historischer Abriss

Jean-Baptiste Lamarck, 1809



- Individuen vererben während der Lebenszeit erworbene Eigenschaften
Bsp: Das wiederkehrende Recken des Halses ist der Grund für die Halslänge der Giraffe.
- Spezies entstehen spontan and passen sich immer mehr der Umwelt an, die Anpassung hängt von der Nutzung der phänotypischen Eigenschaften ab
d.h. die ältesten Spezies sind die am weitesten entwickelten

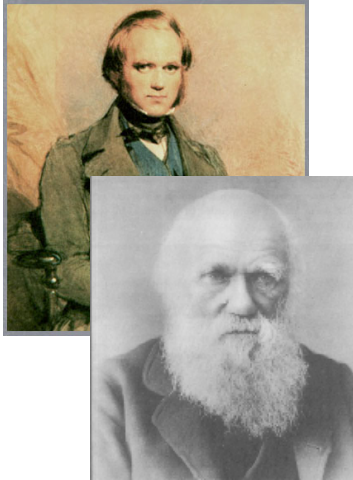


- Wiedererstarben der Vererbung erworbener Eigenschaften Ende des 19ten und Anfang des 20ten Jahrhunderts
- Dieser “Neo-Lamarckismus” wurde am stärksten von Weissman (1893) bekämpft
Bsp: Rattenexperiment

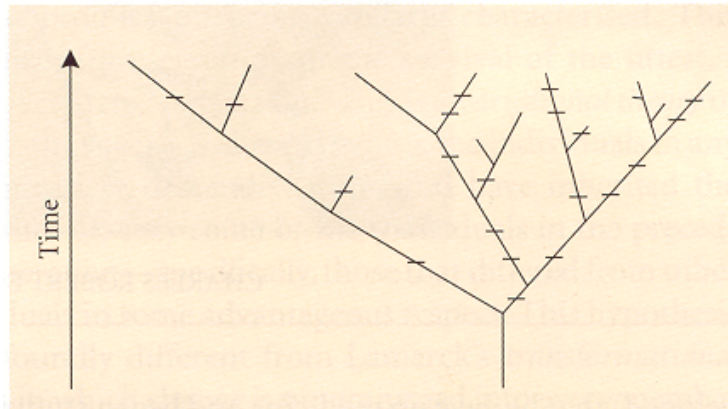
(aus: D.J. Futuyama, *Evolutionary Biology*)

Historischer Abriss

Charles Darwin, 1859, On the origin of species



- Unterschiedliche Spezies stammen von einem gemeinsamen Vorfahren ab
- Veränderungen (auch radikale) entstehen durch Akkumulation kleiner Unterschiede - *Graduelle* Evolution
natura non facit saltum
- Theorie der natürlichen Selektion - nützliche Veränderungen bleiben erhalten
- Die Anteile von Individuen innerhalb einer Population sind unterschiedlich und hängen von unterschiedlichen phänotypischen Merkmalen ab - *populational speciation*



- The origins of species (das “On” wurde in späteren Ausgaben weggelassen) ist ein 490 Seiten langer Abstrakt
- Darwin hatte Unmengen von Fakten auf seiner Reise mit der HMS Beagle unter anderem von den Galápagos Inseln gesammelt
- Prinzip der Selektion wurde - unabhängig voneinander - aber zeitgleich von Alfred Russel Wallace vorgeschlagen

(aus: D.J. Futuyama, *Evolutionary Biology*)

Synthese in der Evolutionsbiologie

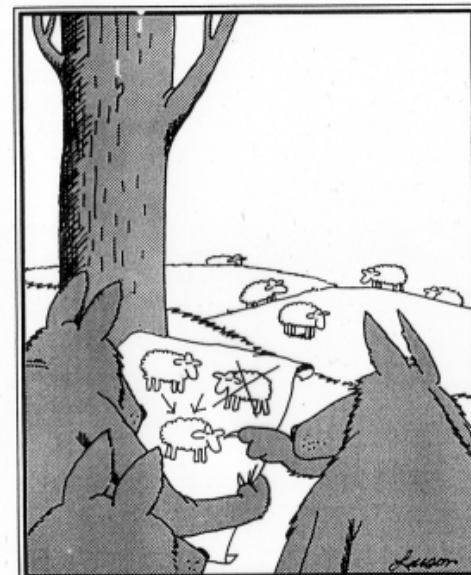
Th. Dobzhansky, R.A. Fisher, J. Huxley, E. Mayr, G.G. Simpson, S. Wright, *et al.*

- die Ebene des Genotyps (genetische Variationen) ist von der Ebene des Phänotyps (charakteristische Merkmale, Gegenstand der Selektion) zu unterscheiden
- Umwelteinflüsse werden im genetischen Material nicht vererbt
- Veränderungen der Erbinformationen (*hereditary variations*) sind diskret (partikulär) - Gene, die kleinsten Trägereinheiten, können in unterschiedliche Formen (Allele) mutieren
- die Variabilität des Erbgutes wird durch die Rekombination unterschiedlicher Allele verstärkt
- die evolutionäre Veränderung ist ein Populationprozess (Fortpflanzungsgemeinschaften)
- neben dem Prinzip der natürlichen Selektion trägt auch der *random genetic drift* zu Veränderungen in den Genotypeanteilen bei
- selbst ein leichter selektiver Unterschied kann den Anteil des Genotyps in relativ kurzer Zeit deutlich verändern
- natürliche Populationen sind genetisch vielfältig, die Individuen innerhalb einer Population sind genetisch unterschiedlich

Synthese in der Evolutionsbiologie

Th. Dobzhansky, R.A. Fisher, J. Huxley, E. Mayr, G.G. Simpson, S. Wright, *et al.*

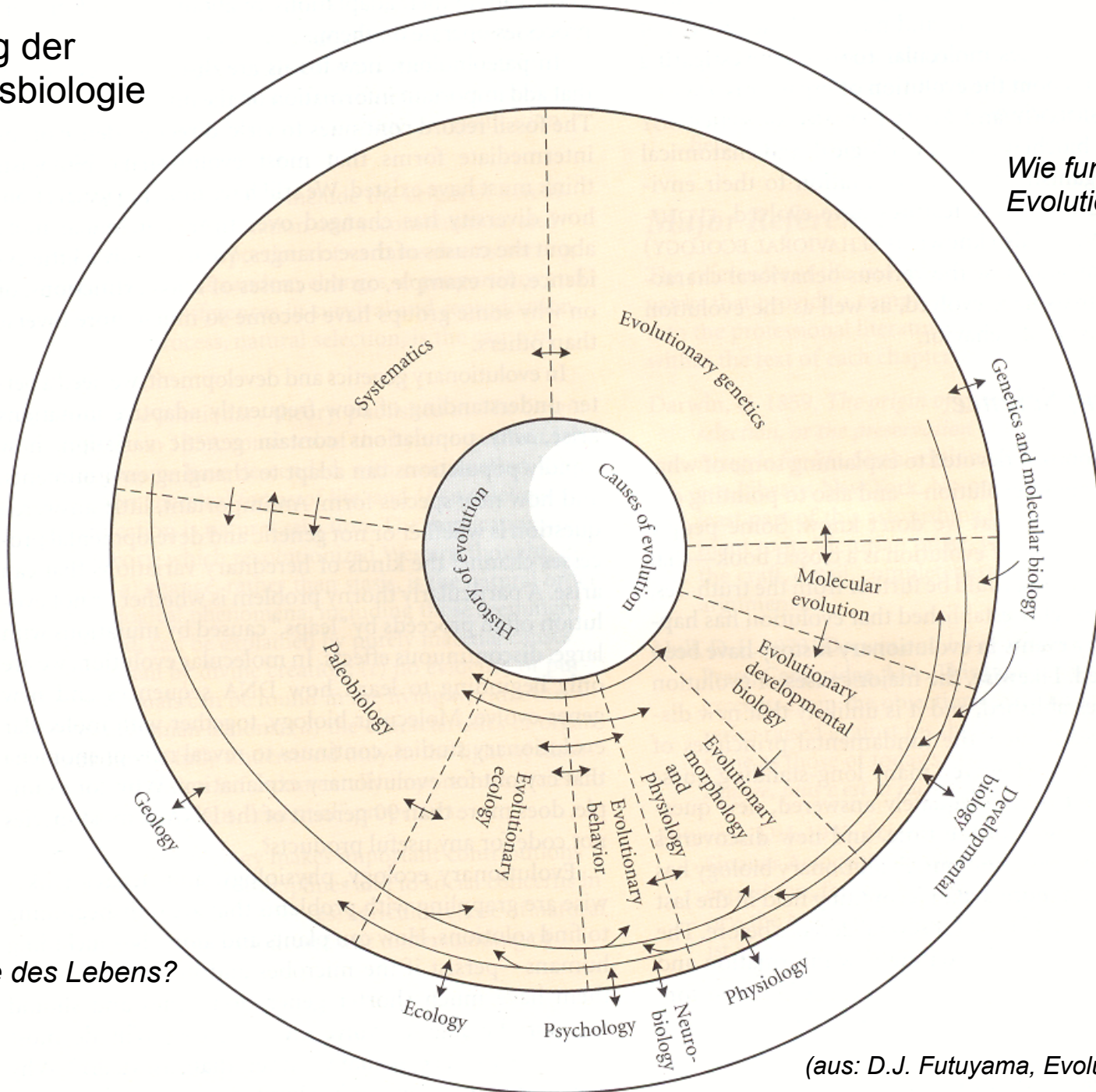
- unterschiedliche Spezies (Arten) repräsentieren unterschiedliche Genpools und nicht nur unterschiedliche phänotypische Merkmale (Prinzip der *Fortpflanzungsisolation*)
- die Artenbildung (*speciation*) ist zumeist das Resultat genetischer Differenzierung von geographisch isolierten Populationen
- die Evolution starker Unterschiede basiert auf der Akkumulation zahlreicher kleiner Schritte - die Dokumentation fossiler Funde - obgleich lückenhaft - unterstützt dieses Prinzip der graduellen Evolution



“Natural selection at work”

Aufteilung der Evolutionsbiologie

Wie funktioniert die Evolution?



Was ist die Geschichte des Lebens?

Was heisst Theorie der Evolution?

Formale (biochemische) Beschreibung des evolutionären Prozesses

Formale (mathematische) Modelle zum Ablauf der Evolution

Aufteilung nach Zeitskala bzw. Gegenstand der Veränderung

- Entwicklungsprozesse, Selbstorganisation, Musterbildungsprozesse
- Molekulare Evolution - Reproduktionstemplates, Thermodynamik
- Populationsgenetik - Gene Gegenstand der Selektion
- Evolutionsökologie - Populationen Gegenstand der Selektion
- Makroevolution - Theorie des *punctuated equilibriums*

Simulationen (biologische) zum Ablauf der Evolution

- RNA Replikation *in vitro*

Simulationen (algorithmische) zum Ablauf der Evolution

- Artificial Life, Zelluläre Automaten und Bereiche Evolutionärer Algorithmen
- Modelle zur Entwicklungsbiologie
- Modelle zur Selbstorganisation, Spontane Ordnung (Phasenübergänge)

Musterbildung mit Reaktions/Diffusionsgleichungen

- Musterbildungsprozesse sind wichtige Abläufe bei der Entwicklung von Organismen (Leopardenmuster)
- Ihre Randbedingungen sind genetisch durch die Evolution festgelegt, der Ablauf durch Chemie und die Physik
- Musterbildung ist die Folge der Interaktion von Molekülen
- Reaktions/Diffusionsgleichungen beschreiben Musterbildungsprozesse

$$\frac{\partial a}{\partial t} = s \left(\frac{a^2}{b} + P_a \right) - r_a a + D_a \frac{\partial^2 a}{\partial x^2}$$
$$\frac{\partial b}{\partial t} = s a^2 - r_b b + P_b + D_b \frac{\partial^2 b}{\partial x^2}$$

Produktionsrate
Zerfallsrate **Reaktion**

Austausch mit
Nachbarzellen **Diffusion**

- kurzreichweitige Autokatalyse (Aktivator $a(x,t)$) und langreichweitiger, schnell diffundierender Antagonist (Inhibitor $b(x,t)$)

➔ Entkopplung der Zeitskalen

lokale Instabilität und globale Stabilisierung ergeben stabile Musterbildung

Musterbildung mit Reaktions/Diffusionsgleichungen

- Musterbildungsprozesse sind von Organismen (Leopardenm)
- Ihre Randbedingungen sind g Ablauf durch Chemie und die
- Musterbildung ist die Folge de
- Reaktions/Diffusionsgleichung

$$\frac{\partial a}{\partial t} = s \left(\frac{a^2}{b} + P_a \right)$$

$$\frac{\partial b}{\partial t} = sa^2 - r_b b + F$$

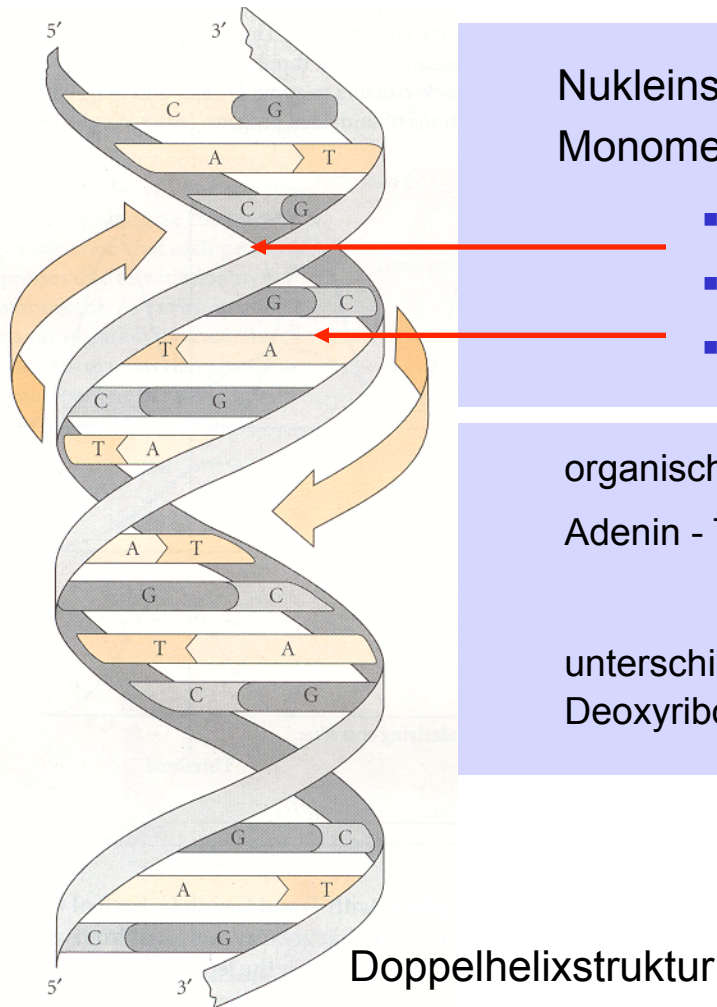
- kurzreichweitige Autokatalyse schnell diffundierender Antag

➔ Entkopplung der Zeitska

lokale Instabilität und globa



Aufbau des genetischen Bauplanes



(aus: D.J. Futuyama, *Evolutionary Biology*)

DNS = DeoxyriboNukleinSäure
(VRML)

Nukleinsäuren sind Polymere, sie entstehen aus Monomeren (Nukleotide) durch Polykondensation

- Mono/Di/Tri- Phosphorsäure
- Zuckermolekül
- stickstoffhaltige Base

organische Basen - durch Wasserstoffbrücken miteinander verbunden
Adenin - Thymin (Uracil); Guanin - Cytosin
(VRML)

unterschiedliche Zuckermoleküle in
Deoxyribo- (DNA) und in Ribonukleinsäuren (RNA)

Teilung durch Trennung der beiden komplementären Informationsträger

- jeder der beiden Stränge ein *template* für einen neues DNA Molekül

DNA sind die Grundelemente der Chromosomen

DNA = DeoxyriboNucleicAcid

Aufrufen des genetischen Bauplanes

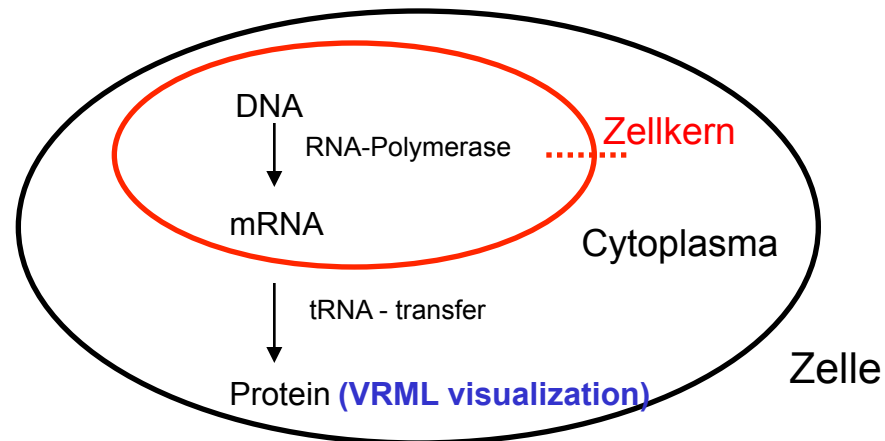


die Nukleinsäuren steuern die Synthese der Proteine, der Kernelemente lebender Strukturen

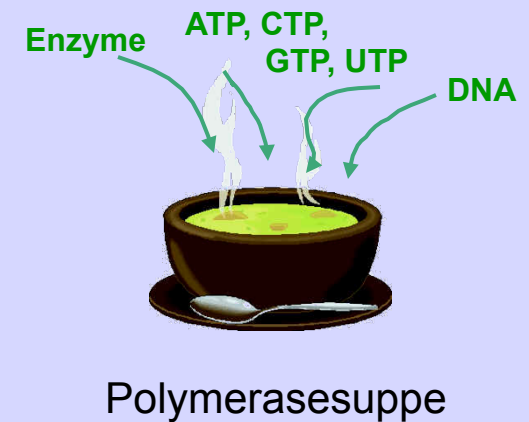
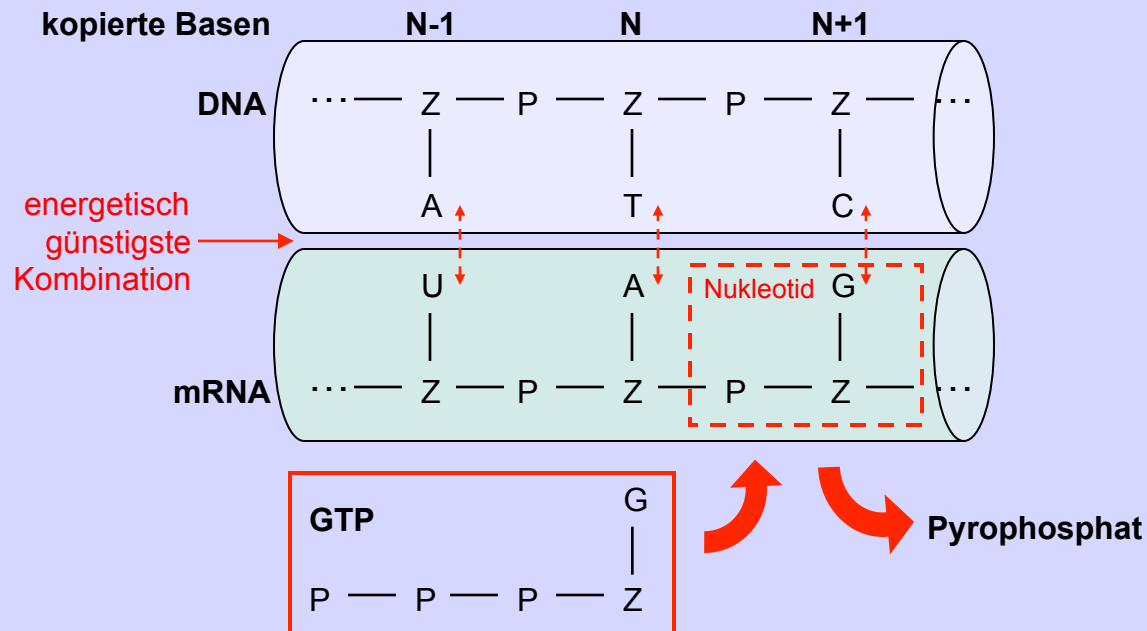
- primäre Struktur: Anordnung der Aminosäuren
- sekundäre Struktur: räumliche Faltung
- tertiäre Struktur: Kombination unterschiedlicher sekundärer Strukturen

drei Basenpaare (GCU) bilden auf eine (z.B. Alanin) von 20 möglichen Aminosäuren ab

- Tripletcode - redundant, denn $4^3 = 64$ Kombinationen wären möglich



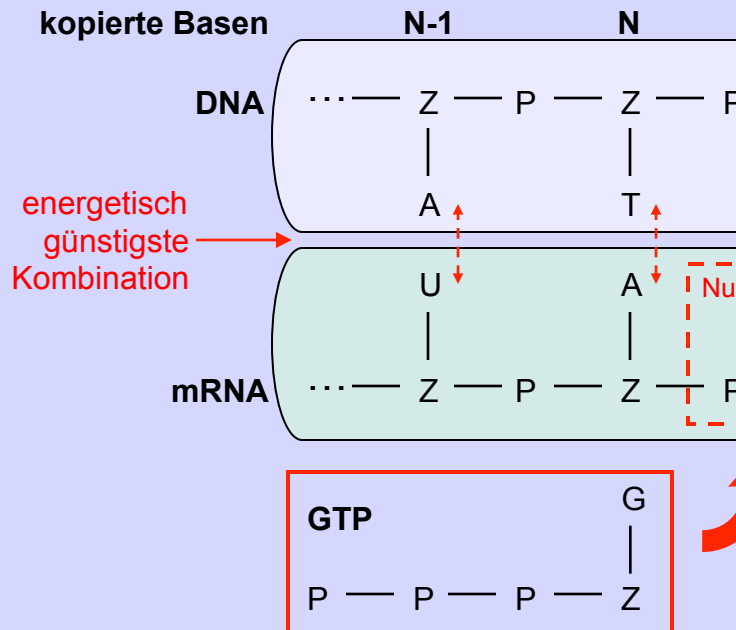
RNA Polymerase und Computation



- die Polymerase dockt an die DNA an und beginnt die mRNA Sequenz aus den Triphosphaten aufzubauen
- diese Reaktion ist *reversibel* und die Richtung hängt nur von den Konzentrationen der ATP, CTP, etc. und der Pyrophosphate ab
- Energieverbrauch der Polymerase liegt bei 100kT pro bit (Transistor $\sim 10^8$ kT/bit)
- Energieverbrauch ist an die *Kopiergeschwindigkeit* (nicht an den Kopierprozess) gekoppelt, im Limit unendlich langsamen Kopierens wird keine Energie verbraucht

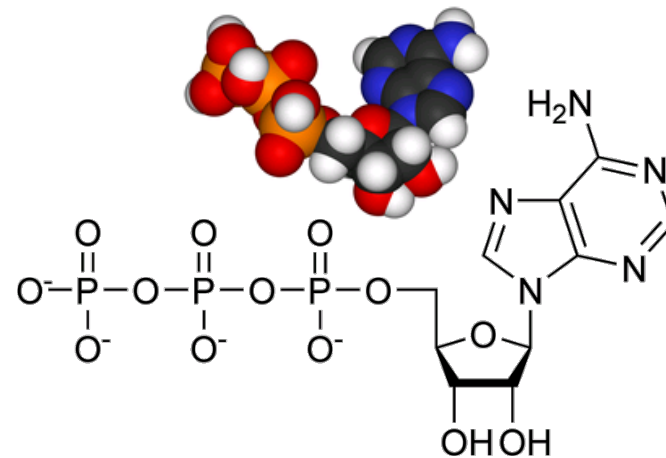


RNA Polymerase und Computation

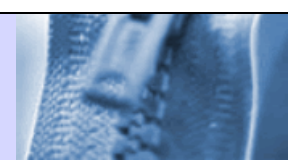


ATP = Adenosine Triphosphat

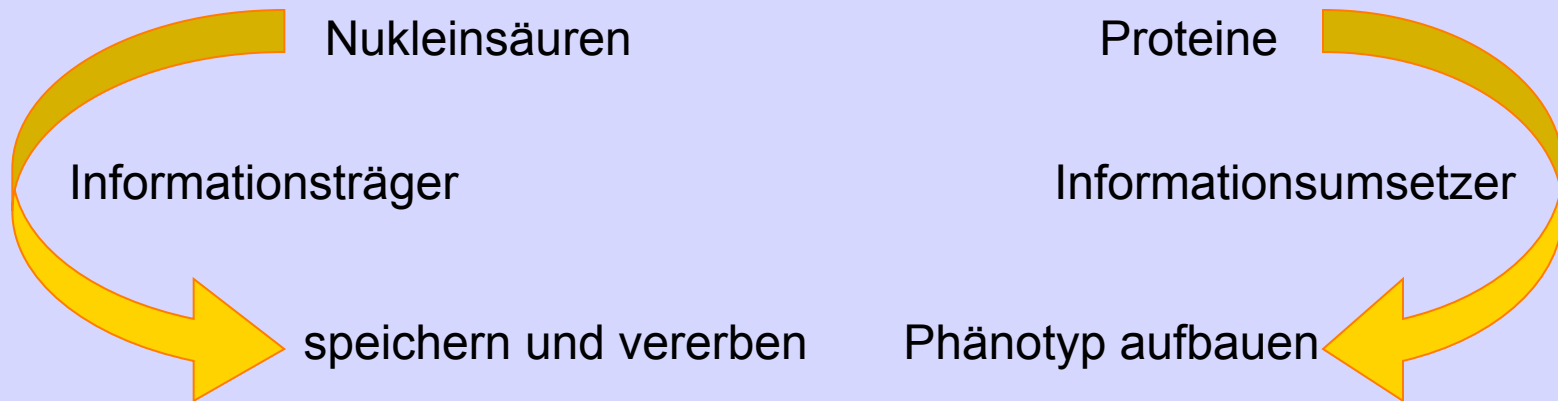
Nukleotid: „**der** Energieträger“;
transportiert chemische Energie in der Zelle
und wird durch Photosynthese und durch
Zellatmung (innere Atmung), z.B. Glukosereaktion



- die Polymerase dockt an die DNA an
Sequenz aus den Triphosphaten aufzubauen
- diese Reaktion ist *reversibel* und die Richtung hängt nur von den
Konzentrationen der ATP, CTP, etc. und der Pyrophosphate ab
- Energieverbrauch der Polymerase liegt bei 100kT pro bit (Transistor $\sim 10^8$ kT/bit)
- Energieverbrauch ist an die *Kopiergeschwindigkeit* (nicht an den Kopierprozess)
gekoppelt, im Limit unendlich langsamen Kopierens wird keine Energie verbraucht



Prinzip des genetischen Bauplanes



Anzahl der Basenpaare

Mensch $3,5 \cdot 10^9$

Lungenfisch $140 \cdot 10^9$

ca. 70% bis 90% (Mensch) bzw. 99% bis 99,5% (Lungenfisch) der DNA kodiert keine phänotypischen Eigenschaften - *redundant = nutzlos?*

Pre-biotische oder bio-chemische Evolution

Eigens Paradoxon:

- Ohne Enzyme können keine langen Genome repliziert werden (keine RNA-Polymerase).
- Ohne lange Genome können keine Proteine (wie Enzyme) codiert werden.

RNA Replikation *in vitro*

- RNA template, Ribonukleotide, Replikaseenzym Q β


Eigens Gleichung zur Replikation
$$\frac{\partial x_i}{\partial t} = (A_i Q - E)x_i + \sum_{j=1}^n w_{ij}x_j \quad \sum_{i=1}^n x_i = 1$$

A_i Replikationsrate, w_{ij} Mutationsrate, $Q=q^N$ Replikationsgüte, $(1-q)$ Fehlerrate pro Base, x_i ist die Konzentration von Molekülen mit Sequenz i

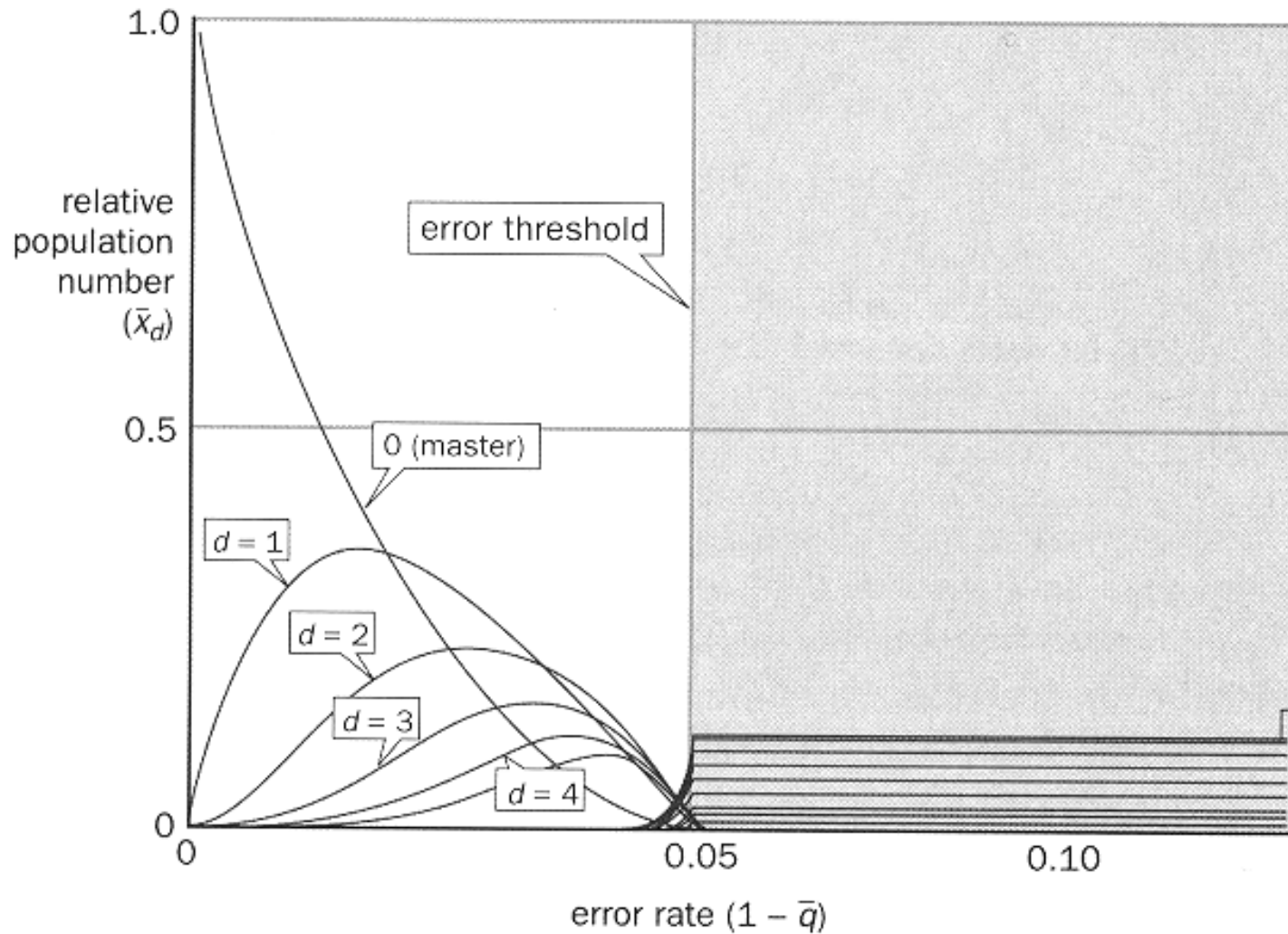
- Aufteilung in Mastersequenz X_m und Rest X_r

Selektion muss gegen die Mutation die Mastersequenz aufrechterhalten $X_m > 0$
Prinzip der Quasispezies

- Error threshold
$$N < \frac{\ln(s)}{1-q} \quad s = A_m/A_r \quad \text{ohne Enzyme: } q < 0.99$$

 $N \sim 100$

Prinzip der Quasispezies



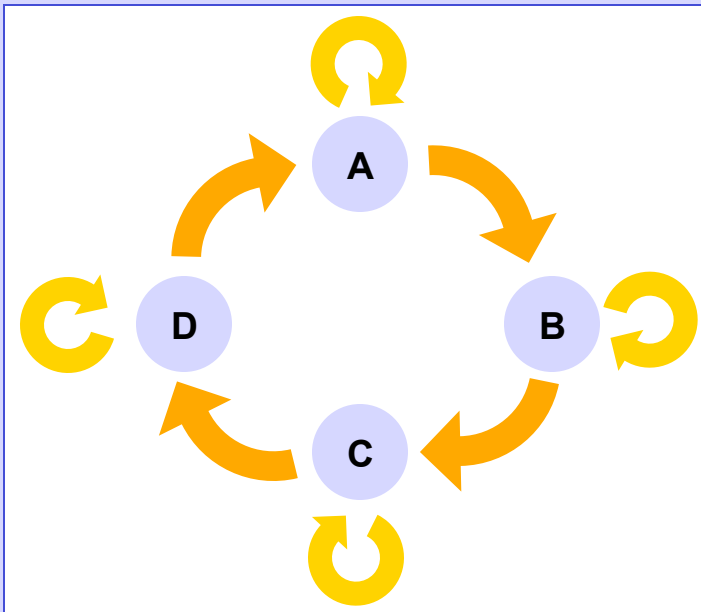
(aus: J.-Maynard Smith & E. Szathmary, *The Major Transitions in Evolution*)

[d: Hamming distance]

Pre-biotische oder bio-chemische Evolution

Lösung ist das Prinzip des Hyperzyklus

verteile die Information in einer stabilen, kooperativen Umgebung



- Konkurrenz von RNA Molekülen mit Mutanten muss weiterhin möglich sein
- *Keine* Konkurrenz zwischen Genen, die unterschiedliche Funktionalitäten kodieren
- das neue, integrierte System muss sich gegen andere, weniger effektive Systeme durchsetzen können
- Notwendigkeit für *altruistische* Mutationen

Mutant A* repliziert B besser als A

Kompartimentalisierung

- um altruistische Mutationen zu ermöglichen muss der Hyperzyklus eine Einheit bzgl. der Selektion bilden

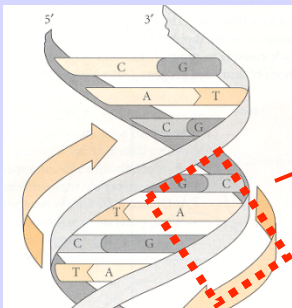
➔ der Hyperzyklus wird durch eine Membran umgeben und geschützt

Theorie der Evolution

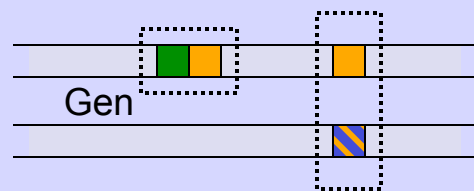
- Mikroskopische Modelle -

Mendelsche Genetik

- erbliche Information wird in diskreten Einheiten an die Nachkommen weitergegeben
- Merkmale liegen in verschiedenen Ausführungsformen vor, diese Varianten der Gene heissen *Allele*
- in den Keimzellen gibt es zu jedem Gen ein Allel in allen anderen Zellen zwei Allele
- Man unterscheidet dominante (A, B, ...) und rezessive Merkmale (a, b, ...)



Chromosomen liegen als homologes Paar vor
(Ausnahme: Fortpflanzungszellen)



Locus
mgl. Belegungen heissen Allele

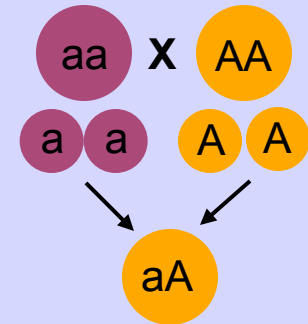
A1:  - A2: 

- Zwei mögliche Konstitutionen innerhalb einer Zelle:
Homozygot AA - Heterozygot Aa

Mendelsche Gesetze

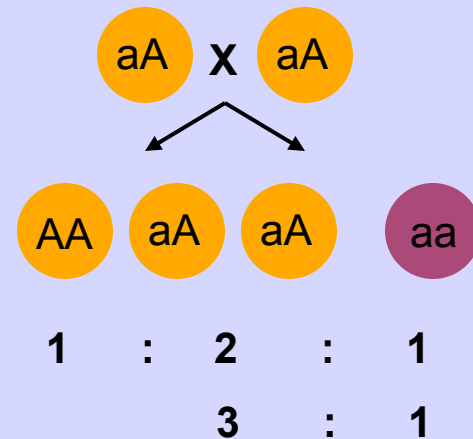
1. Mendelsche Regel

Nachkommen reziproker Kreuzungen reiner Linien besitzen einen einheitlichen Phänotyp



2. Mendelsche Regel

Kreuzungen der heterozygoten Nachkommen zweier reinrassiger Elternlinien untereinander führen zur Aufspaltung der Phänotypen gemäss bestimmter Zahlenverhältnisse

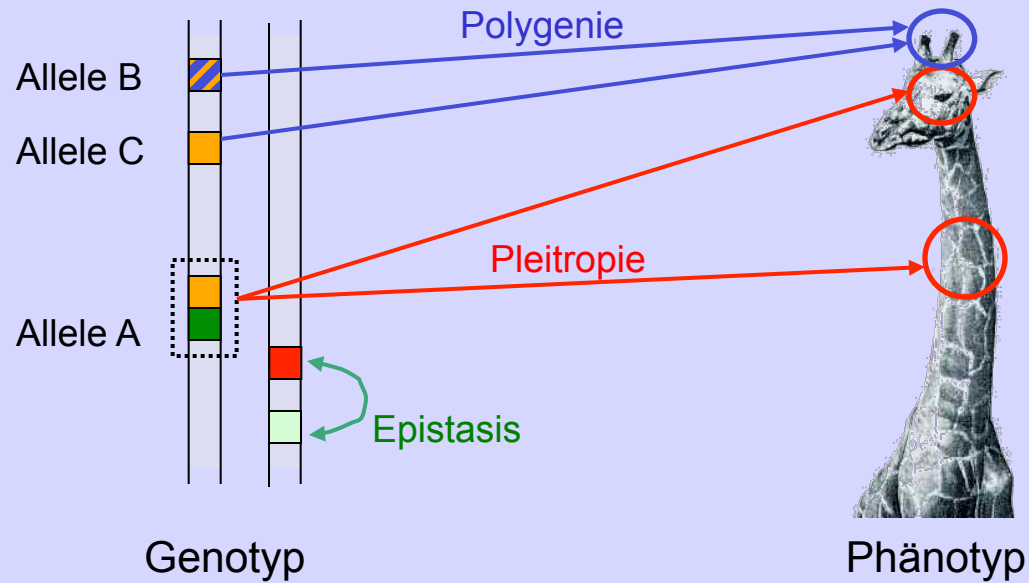


2. Mendelsche Regel

Allele verteilen sich im Prinzip unabhängig voneinander und unabhängig von den Allelen anderer Gene auf die Nachkommen

Ergänzungen zur Mendelschen Genetik

Relation zwischen Genotyp- und Phänotypraum ist deutlich komplexer:



Einschub: Häufigkeiten und Statistik

Beschreibende Statistik

- ein diskretes Merkmal besitze m verschiedene Ausprägungen: a_1, a_2, \dots, a_m ; an n Beobachtungsreihen werde jeweils die Ausprägung dieses Merkmals x_i festgestellt; das n -tupel $x=(x_1, x_2, \dots, x_n)$ heisst Stichprobe
- relative Häufigkeit $r_n(a_j) = \frac{\text{Anzahl der Beobachtungen gleich } a_j}{n}$
- Lageparameter: Modalwert (häufigster Wert), Mittelwerte, Median (Grenze – robust)
- Streuungsparameter: Varianz und Standardabweichung
- Korrelationskoeffizient ist ein Mass für den linearen Zusammenhang zweier Merkmale

Wahrscheinlichkeit ist nicht durch ~~$P(A) = \lim_{n \rightarrow \infty} r_n(A)$~~ definiert, sondern axiomatisch

Kolmogorow (1933): Eine auf einem System von Ereignissen definierte Mengenfunktion heisst Wahrscheinlichkeit, wenn sie folgende Eigenschaften erfüllt:

1) Nichtnegativität, 2) Normierung, 3) Additivität

Populationsgenetik

Die Populationsgenetik nutzt mathematische Modelle und empirische Studien um genetische Variabilität und die Rate und Dynamik genetischer Veränderungen innerhalb und zwischen Populationen zu verstehen.

Hardy-Weinberg Gesetz

1. Allele-Häufigkeiten bleiben von Generation zu Generation konstant
2. Genotype-Häufigkeiten sind nach der ersten Generation

$$x' = p^2; \quad y' = 2 p q; \quad z' = q^2$$

und bleiben nach einer Generation konstant

Fundament der Populationsgenetik

Hardy-Weinberg Gesetz – Herleitung

- unabhängige Vererbung, zufällige Paarung
- keine Selektion
- unendliche Populationsgrösse

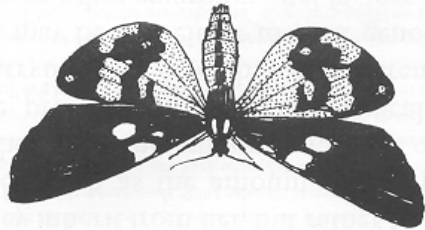
	Generation t			Paarung		Generation $t+1$		
Genotype	A1A1	A1A2	A2A2	Elter1	Elter2	A1A1	A1A2	A2A2
Häufigkeiten	x	y	z	A1A1 - A1A1	x^2	x^2		
Allele	A1	A2	2 A1A1 - A1A2	$2xy$	xy	xy		
			2 A1A1 - A2A2	$2xz$		2xz		
Häufigkeiten	$p=x+y/2$	$q=z+y/2$	2 A1A2 - A2A2	$2yz$			yz	yz
			A1A2 - A1A2	y^2	$y^2/4$	$y^2/2$	$y^2/4$	
			A2A2 - A2A2	z^2				z^2
						$x' = (x+y/2)^2$	$y' = 2(x+y/2)(z+y/2)$	$z' = (z+y/2)^2$
						$= p^2$	$= 2pq$	$= q^2$

$$p' = (x' + y' / 2), \quad q' = (z' + y' / 2), \quad p+q=1, \quad p' + q' = 1$$

➔ $p' = p$ und $q' = q$

Hardy-Weinberg Gesetz – Beispiel

die Annahmen, die dem Hardy-Weinberg Gesetz unterliegen, wie z.B. keine Mutation oder unendlich grosse Populationen werden nie erfüllt, trotzdem kann die Übereinstimmung auch mit natürlichen Populationen fallweise sehr gut sein



Genotyp

A2A2



A1A2



A1A1

Nachfalterpopulation

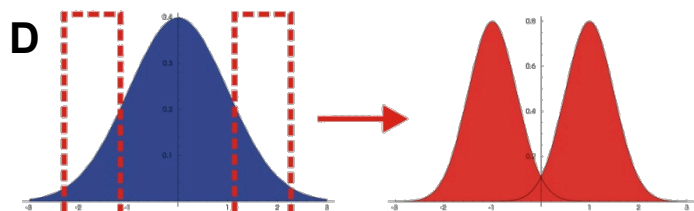
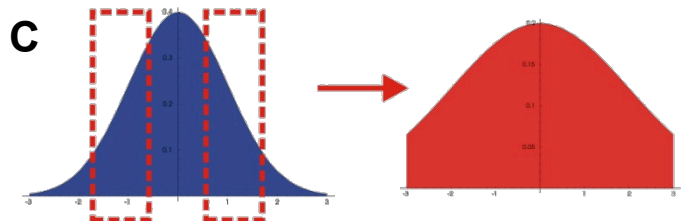
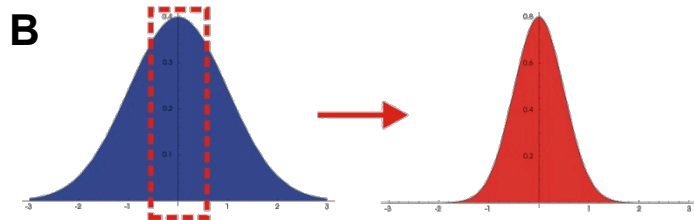
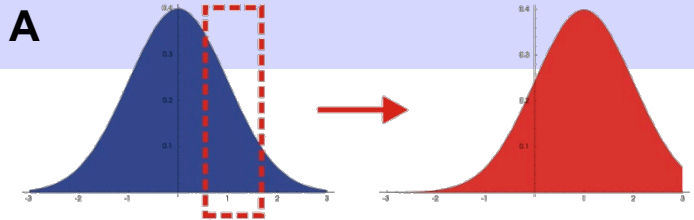
- Sampling über 32 Jahre,
- Populationsgrösse 18,385

relative Genotyp Häufigkeiten

	p^2	$2pq$	q^2
	A1A1	A1A2	A2A2
Experiment	0.9280	0.0704	0.0015
Theorie	0.9274	0.0713	0.0013

Selektion

..., variations, ... if they be in any degree profitable to the individuals of a species, ... will tend to the preservation of such individuals, and will generally be inherited by the offspring... I have called this principle, by which each slight variation, if useful, is preserved, by the term *Natural Selection* (Darwin, 1872)



Unterschiedliche Selektionsarten

A gerichtete Selektion

B stabilisierende Selektion

C Zufallspaarung

D lokale Paarung

} disruptive
Selektion

Theorem der natürlichen Selektion

Selektion benötigt ein Mass für “profitable” – *Fitness*:

Populationsgenetik: Fitness ist ein Mass für den relativen Fortpflanzungserfolg eines Genotypes in einer bestimmtem Umwelt

Matrix **W**, gibt die Überlebenswahrscheinlichkeiten der Genotypen (orts- und zeitabhängig) an:

$$\mathbf{W} = \begin{array}{cc|c} & \text{A1} & \text{A2} & \\ \hline & w_{11} & w_{12} & \text{A1} \\ & w_{21} & w_{22} & \text{A2} \end{array}$$

 *Fundamentales Theorem der natürlichen Selektion*

Entwicklung der Gen-Häufigkeiten $p_i(g+1) = p_i(g) \frac{(\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_i}{\mathbf{p} \cdot (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})}$

$\bar{w}(p) = \mathbf{p} \cdot (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})$ $\bar{w}(p)$ (die mittlere Fitness) nimmt von Generation zu Generation zu und bleibt konstant wenn p_i den Gleichgewichtszustand erreicht hat

Theorem der natürlichen Selektion - Beweisansatz

- Bsp: 2 Allele A1 und A2, $\mathbf{p} = (p_1, p_2)$

$$p_1(g+1) = p_1(g) \frac{\left(\begin{pmatrix} w_{11} & w_{12} \\ w_{21} & w_{22} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} p_1(g) \\ p_2(g) \end{pmatrix} \right)_1}{(p_1(g), p_2(g)) \cdot \left(\begin{pmatrix} w_{11} & w_{12} \\ w_{21} & w_{22} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} p_1(g) \\ p_2(g) \end{pmatrix} \right)}$$

- Um das Theorem zu beweisen, müssen wir zeigen, dass

$$\mathbf{p}(g+1) \cdot (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p}(g+1)) \geq \mathbf{p}(g) \cdot (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p}(g))$$

$$\Leftrightarrow (\mathbf{p}(g) \cdot (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p}(g)))^2 \mathbf{p}(g+1) \cdot (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p}(g+1)) \geq (\mathbf{p}(g) \cdot (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p}(g)))^3$$

$$= \sum_{i,j,k} p_i w_{ij} p_j w_{ik} p_k (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_k$$

$$\sqrt{ab} \leq \frac{1}{2}(a+b)$$

$$= \sum_{i,j,k} p_i w_{ij} p_j w_{ik} p_k \frac{1}{2} [(\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_k + (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j]$$

$$\geq \sum_{i,j,k} p_i w_{ij} p_j w_{ik} p_k (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_k^{1/2} (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j^{1/2} = \sum_i p_i \left[\sum_j w_{ij} p_j (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j^{1/2} \right]^2$$

Theorem der natürlichen Selektion - Beweisansatz

$$\begin{aligned}
 \sum_i p_i \left[\sum_j w_{ij} p_j (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j^{1/2} \right]^2 &\geq \left[\sum_i p_i \sum_j w_{ij} p_j (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j^{1/2} \right]^2 \\
 &= \left[\sum_j p_j (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j^{1/2} \sum_i w_{ij} p_i \right]^2 \\
 &= \left[\sum_j p_j (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j^{1/2} (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j \right]^2 \\
 &= \left[\sum_j p_j (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j^{3/2} \right]^2 \\
 &\geq \left[\sum_j p_j (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})_j \right]^3 \\
 &= [\mathbf{p} \cdot (\mathbf{w} \cdot \mathbf{p})]^3 \quad \text{q.e.d}
 \end{aligned}$$

Jensen inequality
 $E[f(X)] \geq f(E[X])$

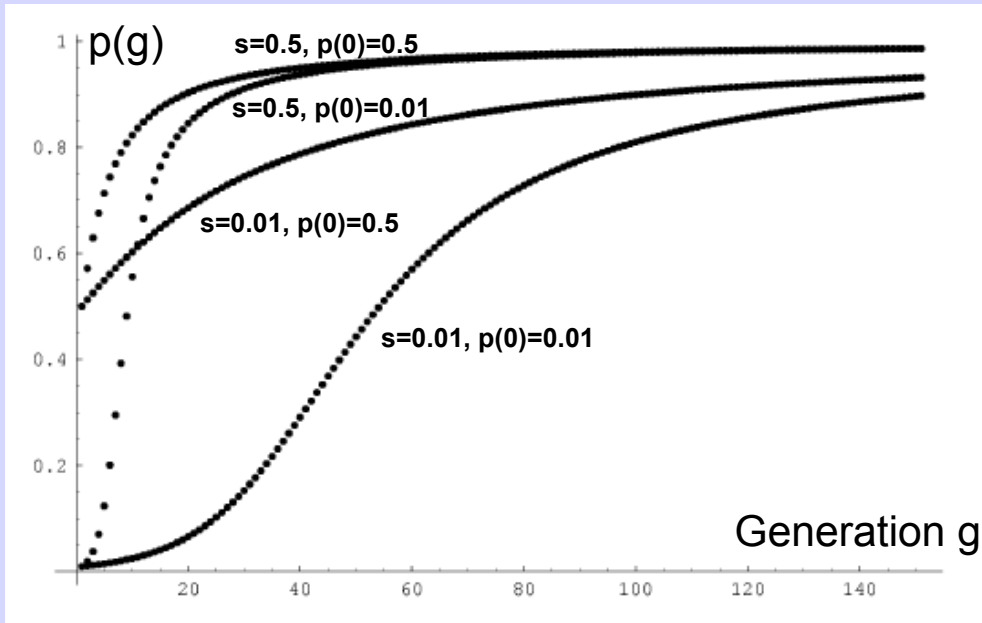
Theorem der natürlichen Selektion - Beispiel

<i>Genotyp</i>	A1A1	A1A2	A2A2	<i>Allele A1 ist dominant</i>
<i>Fitness</i>	w11	w12	w22	Parametrisierung w11 = 1; w22 = 1- s; w12 = 1

p: relative Häufigkeit von Allele A1; q: relative Häufigkeit von Allele A2; s: relative "profit"

$$p' = p \frac{w11 p + w12 q}{\bar{w}} \quad \text{und} \quad \bar{w} = p^2 + 2pq + (1-s) q^2 = (1 - sq^2) \quad \rightarrow \quad p' = \frac{p}{1 - s q^2}$$

$$\rightarrow \Delta p = \frac{s p q^2}{1 - s q^2}$$



- ein minimaler Selektionsvorteil (s=0.01) reicht aus, dass sich ein Allel in relativ wenigen Generationen durchsetzt

Neutrale Theorie des genetischen Driftes

bei kleinen Populationen haben zufällige Veränderungen grossen Einfluss, dies kann zur Fixierung eines Allels führen (d.h. die Population wird homozygot)

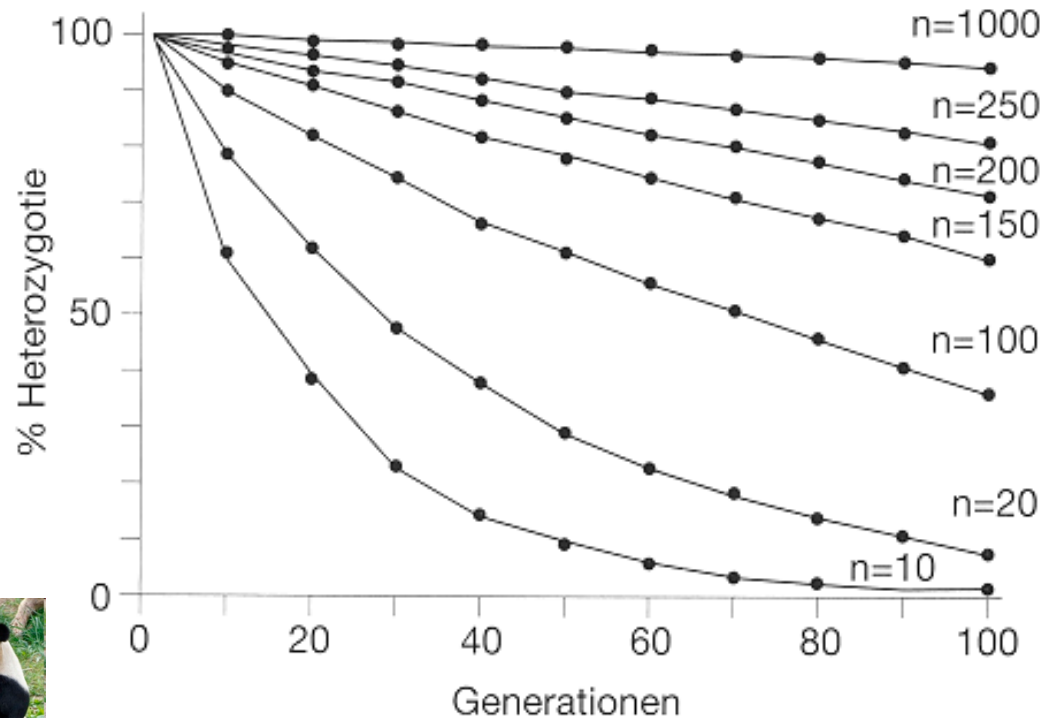
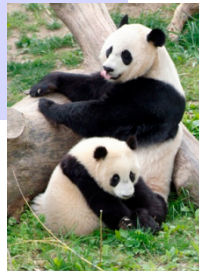
- ist ein Allel einmal verloren – so ist es für immer verloren

- Einfluss des Zufallsdrifts für verschiedene Populationsgrössen

Bsp. für kleine Population:

der grosse Pandabär benötigt ca. 2-4 km²

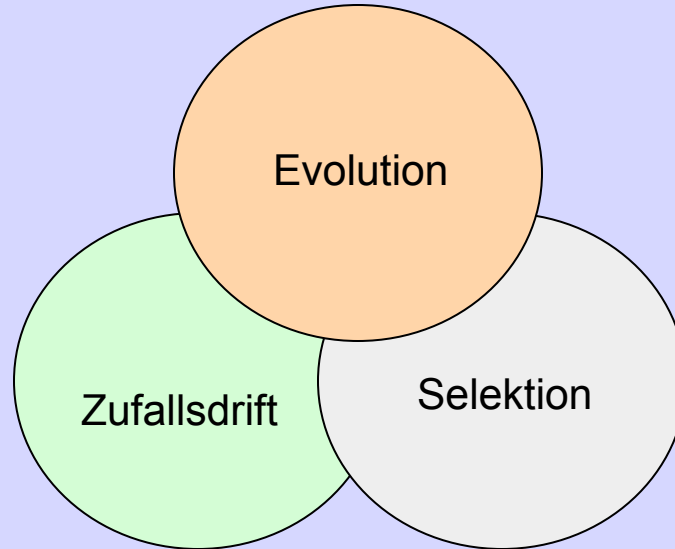
Vgl. (Tokyo: 0.000069 km² pro Kopf)



Evolution ist das Zusammenspiel zwischen

- zufälliger Fixierung und
- selektiver Fixierung

von bestimmten Allelen



Theorie der Evolution

- Makroskopische Modelle -

Makroskopische Modelle für die Interaktion zwischen Spezies und Populationen

Ökologie beschäftigt sich mit dem Verhältnis (zeit- und ortsabhängig) zwischen Organismen und ihrer Umwelt

→ Interaktion zwischen verschiedenen Spezies

- Physiologische Ökologie (Individuum – Umwelt)
- Ökologie von Populationen (Wachstum, Interaktion)
- Ökosysteme (Nahrungskette, Umweltveränderungen)

Mögliche Interaktionsformen zwischen Spezies

- Konkurrenz
- Symbiose
- Parasit/Wirt Verhältnis

Co-evolution zwischen kompetitiven Spezies kann zum “biological arms race” führen

- *red queen effect* (aus Alice im Wunderland)



Einschub: Dynamische Systeme

deterministische dynamische Systeme sind Systeme mit zeitlich veränderlichem Zustand deren Entwicklungsgesetz $\mathbf{x} \rightarrow \mathbf{T} \mathbf{x}$ keine zufälligen Einflüsse enthält, so dass der zukünftige Zustand streng durch den gegenwärtigen Zustand determiniert ist

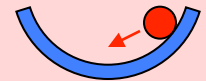
- die Menge aller möglichen Zustände, der Zustandsraum, kann endlich oder unendlich dimensional sein, die Zeit kann diskret (*diskrete dynamische Systeme*) oder stetig sein
- ist \mathbf{T} nicht linear spricht man von nichtlinearen dynamischen Systemen

Beispiele: Differentialgleichungen $dx/dt = f(x, t)$ und iterative Abbildungen $x_{k+1} = f(x_k)$

Zeitdiskrete Systeme $x_{k+1} = f(x_k)$

$$f^{(m)}(x_P) = \underbrace{f(\dots f(x_P))}_{m\text{-mal}}$$

- Fixpunkt x_F : $x_F = f(x_F)$
- Periodischer Punkt x_P der Ordnung m : $x_P = f^{(m)}(x_P)$



- Asymptotische Stabilität

sei x n -dimensional und $\lambda_1, \dots, \lambda_n$, die Eigenwerte der Matrix $A = \left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x_F) \right)_{\{i,j=1,\dots,n\}}$

$|\lambda_k| < 1$ für alle $k = 1, \dots, n$ ➔ x_F ist asymptotisch stabil
sonst instabil

Einfaches Wachstumsmodell

- $x(t)$ ist Populationsdichte in Generation t (diskret)

einfacher Wachstum: $x(t+1) = R x(t) \Rightarrow x(t+n) = R^n x(t)$,

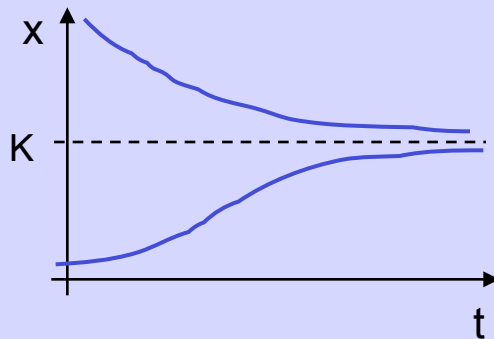
d.h. exponentieller Wachstum



18.446.744.073.709.551.616 Reiskörner

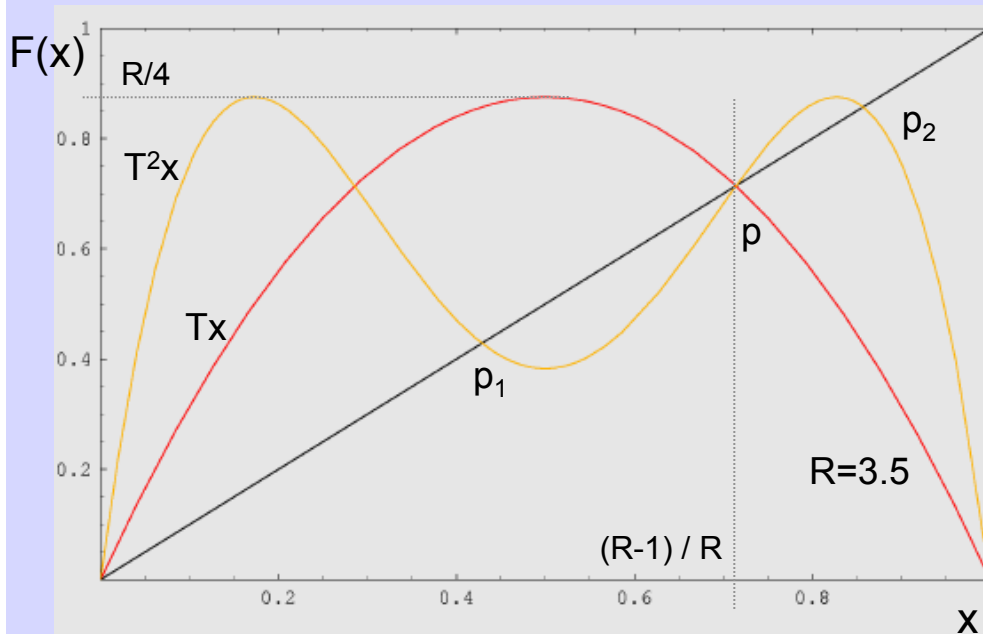
- kontinuierliches Limit mit Ressourcenbeschränkung:

→ logistische Gleichung $\dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ Lösung $x(t) = \frac{K x(0) e^{rt}}{K + x(0) (e^{rt} - 1)}$



Diskretes Wachstumsmodell

- vereinfachte ($K=1$) *aber* betrachte diskreten Fall $x(t+1) = R x(t) (1 - x(t)) := F(x)$ für $0 < R < 4$, dynamisches System mit Fixpunkten, Perioden



- Fixpunkt bei $p := x = (R-1)/R$
- p ist asymptotisch stabil für $1 < R < 3$, *aber nicht* für $3 < R < 4$
- betrachte die zweite Generation:

$$x(t+2) = F^{(2)}(x) = R^2x - (R^2+R^3)x^2 + 2R^3x^3 - R^3x^4$$

→ p bleibt Fixpunkt
- für $3 < R < 4$ zusätzliche Fixpunkte von $F^{(2)}$: p_1 und p_2

$$F(p_1) = p_2 \quad \text{und} \quad F(p_2) = p_1$$

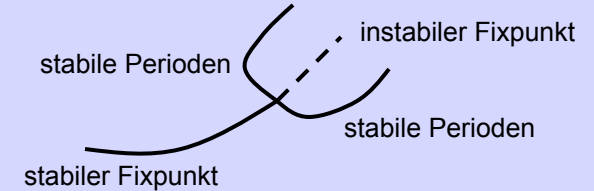
Mathematica Beispiel

Diskretes Wachstumsmodell - Chaos

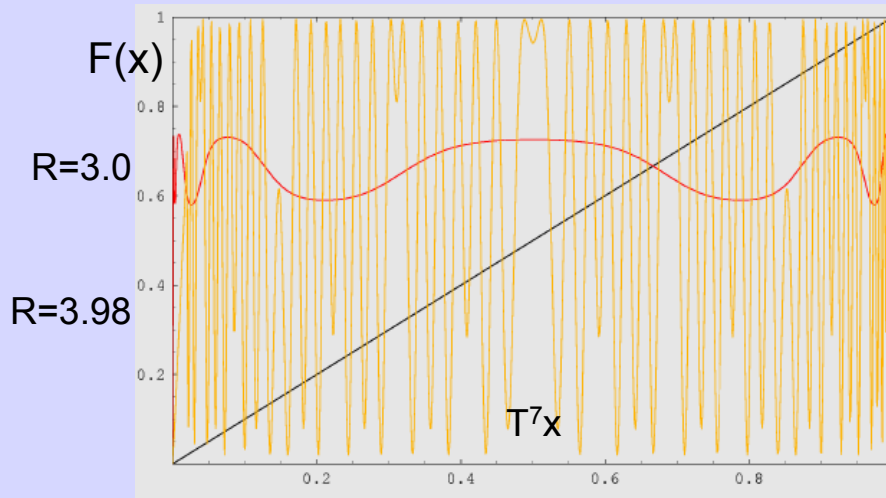
R=3: Bifurkationspunkt

- für $R < 3$ existiert ein stabiler Fixpunkt
- für $R > 3$ existiert ein instabiler Fixpunkt und zwei stabile Perioden der Länge 2

Heugabelbifurkation



Die Regelungsverzögerung (nächste Generation) bewirkt periodische Wachstumsschwankungen (vgl. kontinuierlicher Fall) - *overshooting*

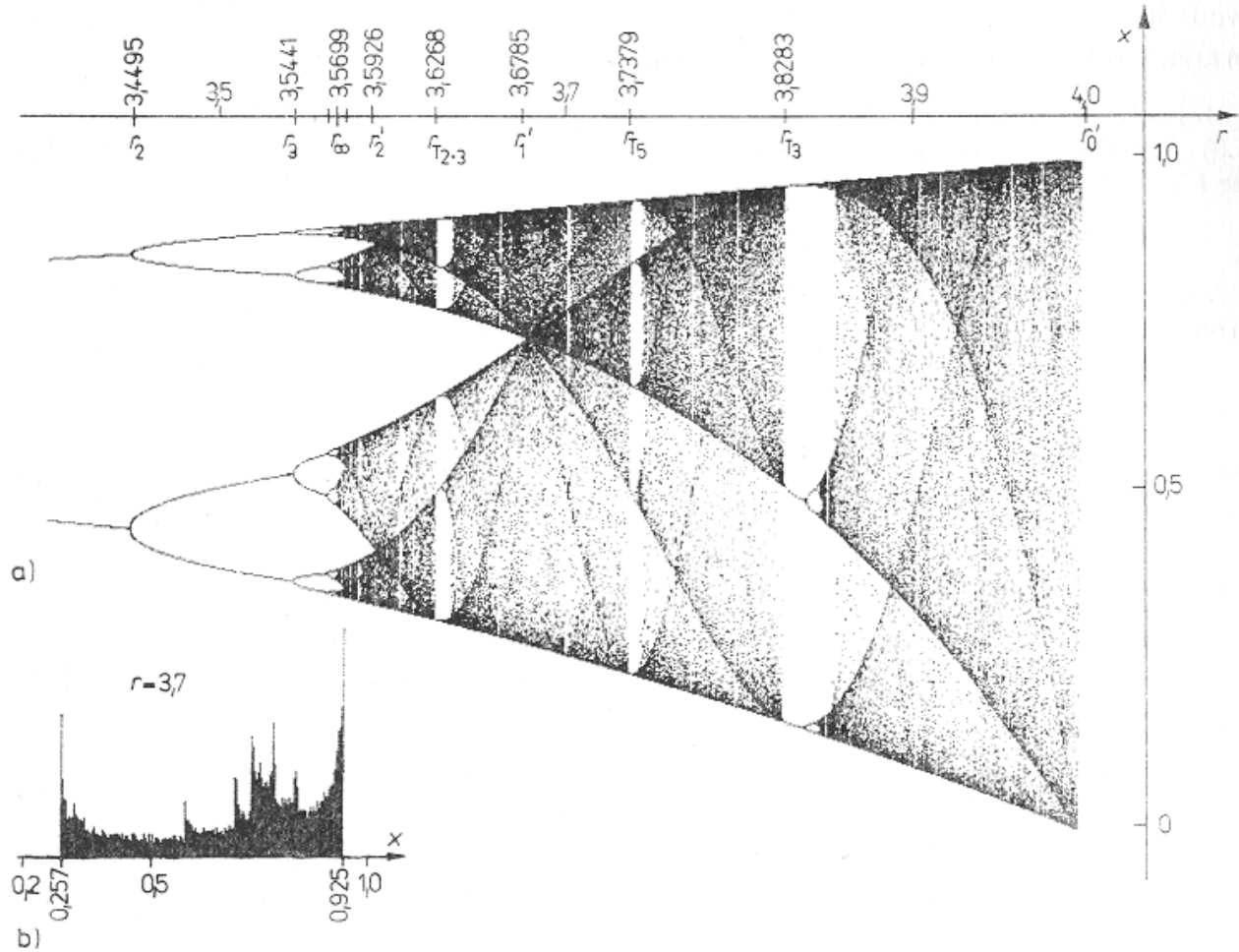


für kritische Parameter R nehmen die Bifurkationen zu:

Periodenverdopplung
bis zum Chaos

Diskretes Wachstumsmodell - Chaos

Feigenbaumdiagramm – Attraktor der logistischen Wachstumsgleichung (hier $r=R$)



$$r_\infty - r_n \sim 1/\delta^n$$

$\delta = 4.6692 \dots$ eine der Feigenbaumkonstanten

Lotka-Volterra Gleichung

- einfachstes ökologisches Modell: Lotka-Volterra Gleichung (Räuber/Beute Gleichung)

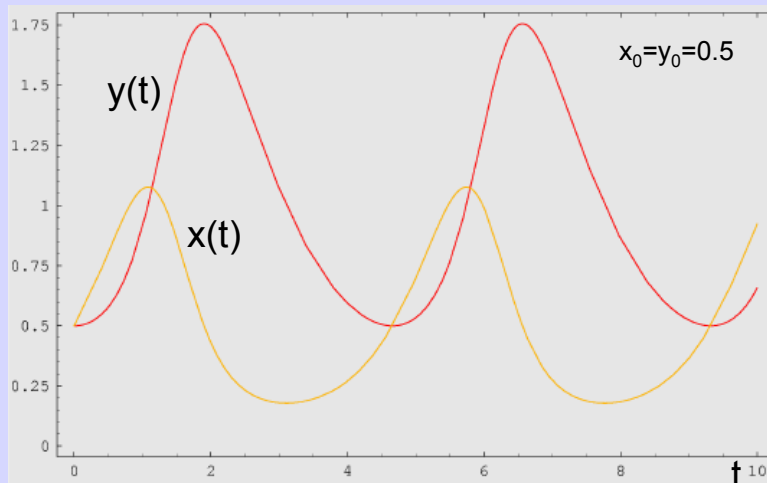
x: Beute, y: Räuber, Wachstumsraten: $\frac{\dot{x}}{x} = a - b y$

$$\frac{\dot{y}}{y} = -c + d x$$

Gewöhnliche Differentialgleichung
vom Typ: $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x}, t)$
aber nicht analytisch lösbar

Equilibriumpunkt: $\bar{x} = c / d$; $\bar{y} = a / b$

Zeitlicher Verlauf



- Beutepopulation wächst mit konstanter Rate a :
 $\dot{x} = a x$ und nimmt proportional zur
Räuberpopulation ab
- Räuberpopulation nimmt konstant ab und steigt
proportional zur Beutepopulation an

Lotka-Volterra Gleichung - Analyse

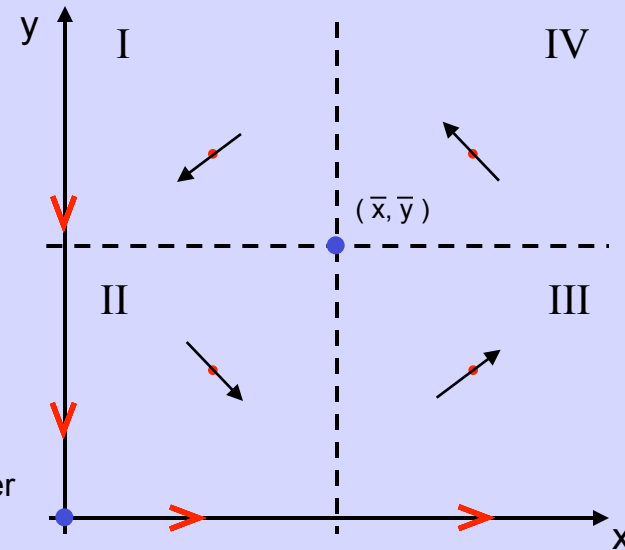
1) $x = 0 \Rightarrow \dot{y} = -c y$

$y = 0 \Rightarrow \dot{x} = a x$

2)

Gradient in den Quadranten durch dx/dy bzw. dy/dx

x: Beute, y: Räuber



Konstante der Bewegung

$$L(x, y) = L_1(x) + L_2(y) = \text{const.}$$

→ $\frac{dL(x, y)}{dt} = 0$

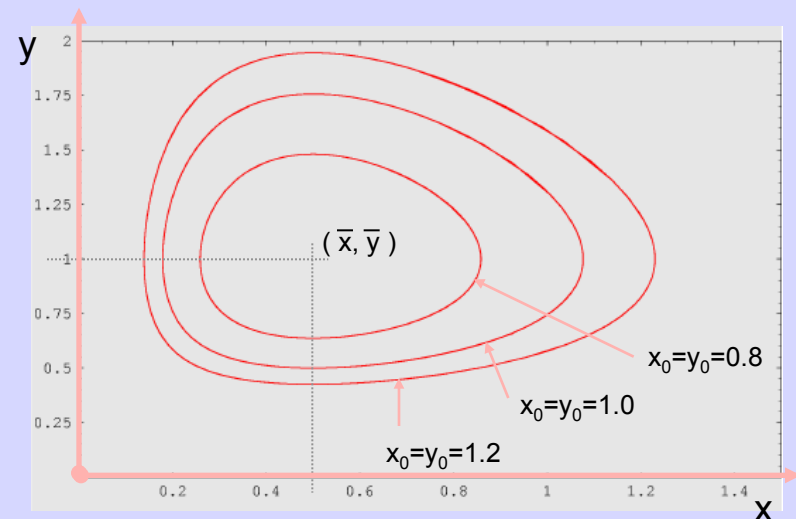
$$L_1(x) = d x - c \ln x;$$

$$L_2(y) = b y - a \ln y$$

Orbits sind gegeben durch $L(x,y)=L_0$

$a=2, b=2, c=1, d=2$

Periodische Orbits



Hintergrund des Lotka-Volterra Modells

Starke Zunahme der Raubfische in der Adria nach dem 1. Weltkrieg
Die Fischerei hatte stark abgenommen, aber:
Warum profitierten die Raubfische mehr davon als die Beutefische?



die Antwort gab Volterra mit seinem Model:

Fischerei reduziert die Wachstumsrate der Beute: $a \rightarrow a - k$
stärkt die Abnahme der Raubfische: $c \rightarrow c + m$
 b und d bleiben konstant

➔ der neue Gleichgewichtszustand ist: Räuber: $\frac{a - k}{b}$ Beute: $\frac{c + m}{d}$

➔ **keine Fischerei** bedeutet damit ein Ansteigen der Räuber und eine Abnahme der Beute

- umfangreiche Untersuchungen zu den bio-geo-chemischen Zyklen unserer Erde befinden sich ebenso wie Modelle mit komplizierterer spatialer Abhängigkeit noch in den Kinderschuhen
- die Verbindung zwischen der Stabilität von Ökosystemen (Fließgleichgewicht) und der Komplexität solcher Systeme ist umstritten

Evolution und Spieltheorie

Aspekte der Soziobiologie und Genetik

Hintergrund: Wie kann sich unter dem Prinzip der Selektion altruistisches Verhalten entwickeln und durchsetzen?

- Maynard Smith führte die Spieltheorie als Erklärungswerkzeug insbesondere für *conventional contests* in die theoretische Biologie ein
- zwei mögliche Phänotypen (*Falken and Tauben*) und eine *Payoff Matrix A* ($C > G$) für das Verhalten
- wenn es viele *Tauben* gibt haben die *Falken* einen Vorteil (höheren pay-off) ($G > G/2$)
- wenn es viele *Falken* gibt, haben die *Tauben* einen Vorteil (keinen negativen pay-off) ($0 > (G - C) / 2$)
- es gibt keinen absolut besten Phänotyp (kein ESS) aber eine stabile Mixstrategie: relative *Falken* Häufigkeit: $r = G/C$
- rel. *Falken* /*Tauben* Häufigkeit entspricht Spielstrategien; pay-off, wenn die Strategie p gegen sich selbst spielt: $p \cdot (A \cdot p)$

	Falke	Taube
Falke	$(G-C)/2$	G
Taube	0	$G/2$



Evolution und Spieltheorie

- Konzept der **evolutionär stabilen Strategie (evolutionary stable strategy - ESS)**:
Wenn alle Individuen dieser Strategie folgen, kann keine Mutation die Population durch natürliche Selektion de-stabilisieren

eine Strategy p ist eine ESS, wenn beide Bedingungen erfüllt sind:

Gleichgewicht

p spielt besser gegen p als irgendeine Mutante gegen p spielt

$$q \cdot (A \cdot p) \leq p \cdot (A \cdot p)$$

Stabilität

es gibt Mutanten, die genauso gut gegen p spielen wie p , aber p spielt besser gegen die Mutante als die Mutante selbst

wenn $q \neq p$ und $q \cdot (A \cdot p) = p \cdot (A \cdot p)$ dann

$$q \cdot (A \cdot q) < p \cdot (A \cdot q)$$

*Nash
Gleichgewicht*

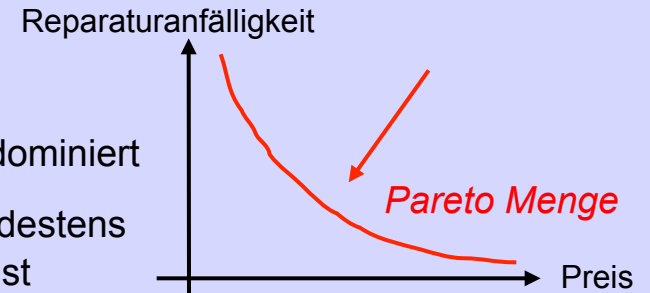
es reicht zu zeigen: $p \cdot (A \cdot x) > x \cdot (A \cdot x)$ für alle x ungleich p ,
in der Nachbarschaft von p

Räuber/Beute Algorithmus

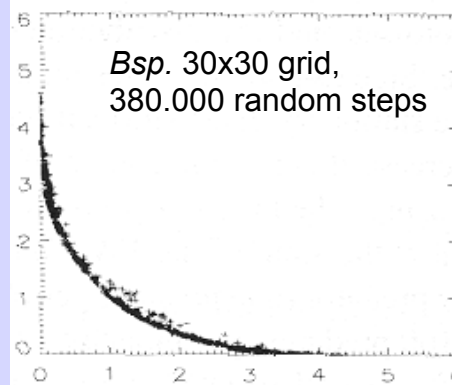
Übertragung des Räuber/Beute Modells auf Multi-kriterieller Optimierungsaufgaben

(Laumanns, Rudolph und Schwefel, 1998)

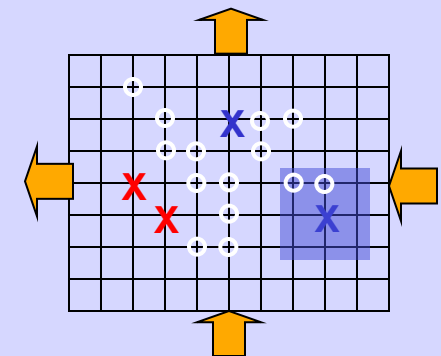
- Multi-kriterielle Optimierung:
mehrere (unvereinbare) Optimierungskriterien
- Pareto Menge:
Pareto Lösungen werden nicht von anderen Lösungen dominiert
- Eine Lösung dominiert eine andere Lösung wenn sie in mindestens einem Kriterium besser und in keinem Kriterium schlechter ist



- pro Vertex des Graphen wird eine Beute initialisiert, die sich nicht bewegt
- ein Räuber pro Kriterium, Räuber führen einen *random walk* auf dem Graphen durch
- die Beute mit dem schlechtesten Wert für das Räuber Kriterium in der Umgebung des Räubers wird durch eine neue Beute ersetzt

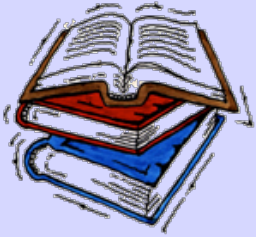


torusähnlicher Graph



Zusammenfassung

- Darwin: gemeinsame Vorfahren, graduelle Evolution, natürliche Selektion
- Synthese der Evolutionsbiologie beschreibt deren Hauptprinzipien
- Genetische Bauplan ist in der Anordnung der organischen Basen in der Deoxyribonukleinsäure gespeichert
- Nukleinsäuren sind die Informationsträger, Proteine die Informationsumsetzer
- Pre-biotische Evolution benötigt das Prinzip des Hyperzyklus
- Hardy-Weinberg Gesetz und die Mendelschen Regeln bilden die Basis der Populationsgenetik
- Fundamentales Theorem der Selektion: die mittlere Fitness nimmt von Generation zu Generation zu (oder bleibt konstant)
- Natürliche Selektion und genetischer Drift bilden die Basis der Fixierung
- Einfache, diskrete Wachstumsmodelle können bereits komplexe Dynamiken aufweisen
- Lotka-Volterra Model als Grundlage der makroskopischen (ökologischen) Theorie der Evolution



Weiterführende Literatur

- [1] D.J. Futuyama, Evolutionary Biologie.
- [2] W. Henning, Genetik, Springer Verlag.
- [3] J. Hofbauer and K. Sigmund, The Theory of Evolution and Dynamical Systems
- [5] J. Maynard-Smith and E. Szathmary, The Major Transitions in Evolution, Oxford University Press.
- [4] S.J. Gould, The Structure of Evolutionary Theory.
- [6] G. Jetschke, Mathematik der Selbstorganisation.
- [7] S. Kauffman, The Origins of Order.
- [8] H. Meinhardt, The Algorithmic Beauty of Sea Shells.