

4 Mehrdimensionale Prozesse

In den letzten Abschnitten haben wir lineare und nicht-lineare Prozesse für eine einzige in der Zeit veränderliche biologische Größe betrachtet. Einen solchen Prozess nennt man auch *eindimensional*. In biologischen Prozessen spielen sehr oft viele veränderliche Größen eine Rolle. Diese Größen können verschiedene Populationen sein, die dynamisch miteinander interagieren (z.B. Räuber und Beute). Mehrere dynamische Größen kann es aber auch schon in einer einzigen Population geben, wenn sich die Individuen nicht alle identisch verhalten. Dies ist beispielsweise dann der Fall, wenn die Population geographisch oder altersmäßig strukturiert ist. Mathematisch hat man es in allen diesen Fällen mit *mehrdimensionalen* Prozessen zu tun. In diesem Kapitel werden wir Techniken zur Beschreibung von mehrdimensionalen Prozessen vorstellen, zunächst in diskreter Zeit und dann wieder in kontinuierlicher Zeit.

4.1 Mehrdimensionale Prozesse in diskreter Zeit

Wie wir gesehen haben, können diskrete Dynamiken schon in einer Dimension recht komplex werden. Um es nicht zu kompliziert zu machen, werden wir uns für den mehrdimensionalen Fall in diskreter Zeit deshalb auf lineare Prozesse beschränken. Zunächst einmal ein Beispiel:

Modellbildung V: Ein Modell für Populationsstruktur

Wir betrachten ein weiteres Mal die Vogelpopulation aus dem ersten Kapitel. Wir nehmen aber an, dass die Vögel auf zwei benachbarten Inseln mit unterschiedlichen Bedingungen (z.B. unterschiedlicher Vegetation) leben. In der Ökologie nennt man so etwas eine geographisch strukturierte Population. Die Populationsgrößen $N_1(t)$ und $N_2(t)$ verändern sich von Jahr zu Jahr durch Geburten und Tode und durch Migration zwischen den Inseln. Wir machen also folgenden Ansatz:

$$N_1(t+1) = N_1(t) + B_1(t) - D_1(t) + M_{1\leftarrow 2}(t) - M_{2\leftarrow 1}(t) \quad (1)$$

$$N_2(t+1) = N_2(t) + B_2(t) - D_2(t) + M_{2\leftarrow 1}(t) - M_{1\leftarrow 2}(t) \quad (2)$$

Beachte, dass der Index hier für die Insel steht. Im Unterschied zu unserer bisherigen Notation schreiben wir die Generationsvariable t jetzt als Argument hinter das N . B und D sind die Geburten und Tode pro Generation, wir nehmen der Einfachheit halber an, dass diese Zahlen auf jeder Insel proportional zur Populationsgröße ist, also $B_1(t) = b_1 N_1(t)$ und $D_1(t) = d_1 N_1(t)$ (entsprechend für die zweite Insel). Wir definieren wieder Reproduktionsparameter $r_1 = 1 + b_1 - d_1$ und $r_2 = 1 + b_2 - d_2$, die dann ebenfalls nicht von der Populationsgröße abhängen. r_1 und r_2 können unterschiedlich groß sein. Wir nehmen an, dass die Zahl der Migranten jeweils proportional zur Populationsgröße auf der Ausgangs-Insel ist, unabhängig von der Situation auf der Ziel-Insel, also $M_{1\leftarrow 2}(t) = m_{1\leftarrow 2} N_2(t)$ und $M_{2\leftarrow 1}(t) = m_{2\leftarrow 1} N_1(t)$. Damit haben wir insgesamt die folgenden Reproduktionsfunktionen für unser Modell:

$$N_1(t+1) = (r_1 - m_{2\leftarrow 1})N_1(t) + m_{1\leftarrow 2}N_2(t) \quad (3)$$

$$N_2(t+1) = (r_2 - m_{1\leftarrow 2})N_2(t) + m_{2\leftarrow 1}N_1(t) \quad (4)$$

Da auf der rechten Seite keine Produkte, Potenzen oder Quotienten von N_1 und N_2 vorkommen, ist das Modell linear und lässt sich als Matrixgleichung wie folgt zusammenfassen:

$$\mathbf{N}(t+1) = \mathcal{RN}(t). \quad (5)$$

mit *Populationsvektor* $\mathbf{N}(t)$ und *Reproduktionsmatrix* \mathcal{R} ,

$$\mathbf{N}(t) = \begin{pmatrix} N_1(t) \\ N_2(t) \end{pmatrix} \quad \text{und} \quad \mathcal{R} = \begin{pmatrix} r_1 - m_{2 \leftarrow 1} & m_{1 \leftarrow 2} \\ m_{2 \leftarrow 1} & r_2 - m_{1 \leftarrow 2} \end{pmatrix}. \quad (6)$$

Bei einem linearen Prozess können wir den Zeitverlauf analog zum eindimensionalen Fall explizit angeben

$$\mathbf{N}(t) = \mathcal{R}^t \mathbf{N}(0). \quad (7)$$

In einer Dimension hatten wir mit dieser Form schon die vollständige Lösung unseres Problems. In mehreren Dimensionen ist es aber nur ein Zwischenschritt: Wir interessieren uns schließlich für den expliziten Zeitverlauf der einzelnen Vektoreinträge oder ihrer Summe, der Vektor selbst ist dabei nur eine Hilfsgröße. Wie verändert sich ein Vektor, wenn wir ihn wiederholt mit der selben Matrix multiplizieren? Zu Beantwortung dieser Frage können wir uns zu Nutze machen, dass man jeden Populationsvektor auch als Linearkombination von (ggf. verallgemeinerten) Eigenvektoren der Reproduktionsmatrix \mathcal{R} schreiben kann.

Modellanalyse V: Eigenvektordarstellung

Eine explizite Lösung des Eigenwertproblems ist in höheren Dimensionen meist nicht möglich, aber im zweidimensionalen Fall ist sie elementar. Für eine allgemeine Reproduktionsmatrix

$$\mathcal{R} = \begin{pmatrix} r_{11} & r_{12} \\ r_{21} & r_{22} \end{pmatrix}.$$

erhalten wir die Eigenwerte

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left(r_{11} + r_{22} \pm \sqrt{(r_{11} - r_{22})^2 + 4r_{12}r_{21}} \right). \quad (8)$$

und zugehörigen Eigenvektoren

$$\mathbf{v}^{\pm} = v_2^{\pm} \begin{pmatrix} (r_{11} - r_{22} \pm \sqrt{(r_{11} - r_{22})^2 + 4r_{12}r_{21}}) / (2r_{21}) \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (9)$$

Der Wert v_2^{\pm} skaliert nur die Länge des Eigenvektors.

Beispiel Wir betrachten das Beispiel der Vogelpopulationen auf zwei benachbarten Inseln mit den Reproduktionsparametern $r_1 = 1.6$ und $r_2 = 1.2$ und Migrationsparametern $m_{2 \leftarrow 1} = 0.2$ und $m_{1 \leftarrow 2} = 0.3$. Die Reproduktionsmatrix \mathcal{R} hat dann die folgende Form

$$\mathcal{R} = \begin{pmatrix} 1.6 - 0.2 & 0.3 \\ 0.2 & 1.2 - 0.3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1.4 & 0.3 \\ 0.2 & 0.9 \end{pmatrix}. \quad (10)$$

Mit diesen Werten erhalten wir aus den Gleichung (8) und (9) die Eigenwerte

$$\lambda_+ = 1.5 \quad ; \quad \lambda_- = 0.8$$

mit zugehörigen Eigenvektoren

$$\mathbf{v}^+ = v_2^+ \begin{pmatrix} 3 \\ 1 \end{pmatrix} \quad ; \quad \mathbf{v}^- = v_2^- \begin{pmatrix} -0.5 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Um die explizite Form der Zeitentwicklung für den dynamischen Prozess zu erhalten, drücken wir den Startvektor als Summe von Eigenvektoren aus

$$\mathbf{N}(0) = \begin{pmatrix} N_1(0) \\ N_2(0) \end{pmatrix} = v_2^+ \begin{pmatrix} 3 \\ 1 \end{pmatrix} + v_2^- \begin{pmatrix} -0.5 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3v_2^+ - 0.5v_2^- \\ v_2^+ + v_2^- \end{pmatrix}.$$

Nach v_2^+ und v_2^- aufgelöst ergibt sich

$$v_2^+ = \frac{2N_1(0) + N_2(0)}{7}, \quad v_2^- = \frac{6N_2(0) - 2N_1(0)}{7},$$

und wir erhalten die gesuchte explizite Lösung für die Zeitentwicklung,

$$\mathbf{N}(t) = (1.5)^t \frac{2N_1(0) + N_2(0)}{7} \begin{pmatrix} 3 \\ 1 \end{pmatrix} + (0.8)^t \frac{-2N_1(0) + 6N_2(0)}{7} \begin{pmatrix} -0.5 \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (11)$$

Biologische Bedeutung von Eigenwerten und Eigenvektoren

Im letzten Abschnitt haben wir gesehen, dass eine Zerlegung des Populationsvektors in Eigenvektoren der Reproduktionsmatrix zu einer expliziten Lösung der Zeitentwicklung führt. Eigenwerte und Eigenvektoren haben aber auch eine direkte biologische Bedeutung. Dies sehen wir, wenn wir das Wachstum der Teilpopulationen und ihre relativen Größen nach langer Zeit betrachten. Für das Wachstum der Population auf der ersten Insel berechnen wir z.B.:

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_1(t+1)}{N_1(t)} &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{(1.5)^{t+1}[6N_1(0) + 3N_2(0)] + (0.8)^{t+1}[N_1(0) - 3N_2(0)]}{(1.5)^t[6N_1(0) + 3N_2(0)] + (0.8)^t[N_1(0) - 3N_2(0)]} \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1.5[6N_1(0) + 3N_2(0)] + 0.8(0.8/1.5)^t[N_1(0) - 3N_2(0)]}{[6N_1(0) + 3N_2(0)] + (0.8/1.5)^t[N_1(0) - 3N_2(0)]} = 1.5 \end{aligned}$$

Das Wachstum der Population auf der zweiten Insel nach vielen Generationen berechnet sich analog und mit dem selben Ergebnis.

- Wir sehen: Der größte Eigenwert der Reproduktionsmatrix, λ^+ , ist der Faktor mit dem jede Inselpopulation – und damit auch die Gesamtpopulation – im Limes $t \rightarrow \infty$ wächst.

Für die relativen Größen der Inselpopulationen folgt:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_1(t)}{N_2(t)} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{3[2N_1(0) + N_2(0)](1.5)^t - 0.5[-2N_1(0) + 6N_2(0)](0.8)^t}{[2N_1(0) + N_2(0)](1.5)^t + [-2N_1(0) + 6N_2(0)](0.8)^t} = \frac{3}{1}$$

- Wir sehen: Die relativen Größen der Teilpopulationen stellen sich im Limes $t \rightarrow \infty$ gemäß den Komponenten des Eigenvektors zum größten Eigenwert der Reproduktionsmatrix ein. Man nennt dies auch die *Limes- oder Grenzverteilung*.

Den Anteil eines Populationsvektors in Richtung des anderen Eigenvektors kann man als Abweichung von von der Grenzverteilung auffassen. Der Quotient aus dem kleineren und dem größeren Eigenwert, λ_-/λ_+ , ist dann ein Maß dafür, wie schnell das Verhältnis der Populationsgrößen gegen die Grenzverteilung konvergiert (je kleiner der Quotient, desto schneller).

Was wir hier im Beispiel gesehen haben, gilt ganz allgemein für lineare Prozesse. Dies ist die Konsequenz eines sehr nützlichen mathematischen Satzes. Auf unsere Situation angepasst lautet er:

Satz [Perron-Frobenius]: Jede (2×2) -dimensionale Reproduktionsmatrix \mathcal{R} mit positiven Matrixelementen $r_{ij} > 0$ hat zwei reelle, verschieden große Eigenwerte $\lambda_+ > \lambda_-$ mit zugehörigen Eigenvektoren in unterschiedlichen Richtungen. Der explizite Zeitverlauf des dynamischen Prozesses ist dann gegeben durch

$$\mathbf{N}(t) = \lambda_+^t \mathbf{v}^+ + \lambda_-^t \mathbf{v}^-$$

mit Eigenvektoren \mathbf{v}^\pm zu λ_\pm und $\mathbf{N}(0) = \mathbf{v}^+ + \mathbf{v}^-$. Im Limes $t \rightarrow \infty$ stellt sich der Populationsvektor $\mathbf{N}(t)$ für einen beliebigen Startvektor $\mathbf{N}(0)$ auf die Richtung von \mathbf{v}^+ ein. Jede Teilpopulation wächst (oder schrumpft) dann geometrisch mit Faktor λ_+ , die relativen Größen der Teilpopulationen bleiben konstant und verhalten sich wie die Komponenten von \mathbf{v}^+ .

Die Bedeutung dieses Satzes besteht darin, dass er uns erlaubt, ein mehrdimensionales biologisches Problem auf ein eindimensionales Problem zu reduzieren. Wenn man zum Beispiel die Rolle der Vogelpopulation im Ökosystem der Inseln studieren will (z.B. in der Konkurrenz zu anderen Vogelarten) kann man oft einfach die feste Grenzverteilung annehmen und braucht sich um Probleme der Populationsstruktur nicht weiter zu kümmern. In einem übergeordneten biologischen Prozess (z.B. mit den Populationsgrößen mehrerer Vogelarten) betrachtet man dann nur noch die Gesamtpopulation, die, solange es genügend Nahrung gibt, mit λ_+ als Wachstumsfaktor anwächst.

Modellbildung VI: Populationen mit Altersstruktur

Bislang haben wir immer angenommen, daß die Zahl der produzierten Nachkommen in einer Population unabhängig vom Alter der jeweiligen Individuen ist. Wir wollen nun die realistischere Annahme machen, daß die Zahl der Nachkommen eines Individuums von dessen Alter abhängt. Die Population wird dafür in diskrete Altersklassen eingeteilt, der Einfachheit halber beschränken wir uns auf zwei Klassen, ‘jung’ und ‘alt’. Die Zahl der jungen Individuen zum Zeitpunkt t sei mit $N_1(t)$ bezeichnet, die Zahl der Alten mit $N_2(t)$. Wir betrachten nun das Zusammenspiel zweier Einzelprozesse:

1. *Reproduktion:* Verschieden alte Individuen haben verschiedene Reproduktionsraten. r_1 sei die Nachkommenzahl pro Kopf von Individuen in Altersklasse 1, und entsprechend r_2 diejenige von Individuen in Altersklasse 2. Die Nachkommen sind immer ‘jung’, unabhängig vom Alter der Eltern, also gibt es im nächsten Jahr

$$N_1(t+1) = r_1 N_1(t) + r_2 N_2(t) \tag{12}$$

Individuen in Altersklasse 1.

2. *Das Älterwerden:* Wir wählen die Altersklassen und die Zeiteinheit gerade so, dass nach einem Zeitschritt ein ‘junges’ Individuum zu einem ‘alten’ Individuum wird, sofern es nicht zwischendurch gestorben ist. Ein ‘altes’ Individuum überlebt einen weiteren Zeitschritt in keinem Fall mehr. Wenn p die Überlebenswahrscheinlichkeit von ‘jung’ nach ‘alt’ ist, ist damit $pN_1(t)$ die Anzahl der Individuen in der zweiten Altersklasse zum Zeitpunkt $t+1$:

$$N_2(t+1) = pN_1(t). \tag{13}$$

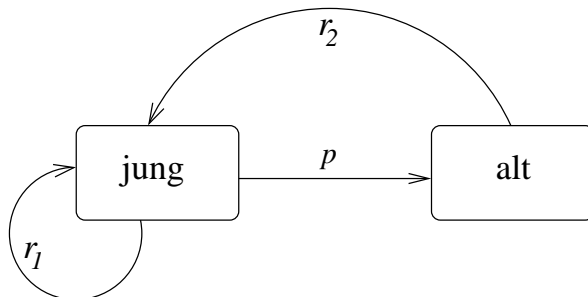


Abbildung 1: Modell mit zwei Altersklassen.

Die Gleichungen (12) und (13) können in Matrixschreibweise zusammengefasst werden:

$$\mathbf{N}(t+1) = \mathcal{L}\mathbf{N}(t) \quad (14)$$

mit der sogenannten *Leslie-Matrix*

$$\mathcal{L} = \begin{pmatrix} r_1 & r_2 \\ p & 0 \end{pmatrix}. \quad (15)$$

Wir haben also ein zweidimensionales diskretes dynamisches System. Die Zeitentwicklung der Altersklassen kann man jetzt wie oben beschrieben bestimmen. Nach genügend langer Zeit stellt sich eine sogenannte *stabile Altersverteilung* ein, die sich aus dem Eigenvektor zum größten Eigenwert ergibt. Die angenehme Konsequenz dieser stabilen Verteilung ist wieder, dass man die Altersklassen einer Population in Modellen oft nicht explizit zu modellieren braucht. Man nimmt einfach an, dass sich die stabile Verteilung eingestellt hat und rechnet dann nur noch mit der Größe der Gesamtpopulation und dem größten Eigenwert der Leslie-Matrix als Reproduktionsparameter.

Beispiel: Fibonacci's Kaninchen

Leonardo da Pisa (genannt Fibonacci), 1170–1230, ist der erste bekannte Biomathematiker. Er beschäftigte sich unter anderem mit der Vermehrung von Kaninchen und entwickelte hierfür das folgende Populationsmodell.

Wir zählen Kaninchen in Einheiten von Paaren und nehmen wir an, daß jedes Paar ab dem zweiten Lebensmonat jeden Monat ein weiteres Paar Kaninchen wirft, das dann wieder einen Monat benötigt, um selbst Kinder haben zu können. Für die Zeit der Beobachtung der Population vernachlässigen wir, dass Kaninchen sterben können. Dann ist

$$\mathcal{L} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}.$$

Nehmen wir an, zum Zeitpunkt 0 kommt ein geschlechtsreifes Paar in eine zuvor nicht von Kaninchen bevölkerte Gegend, also $N_1(0) = 0$, $N_2(0) = 1$. Wir berechnen die Populations-

entwicklung für die ersten Jahre wir folgt:

$$\begin{aligned} \mathbf{N}(0) &= \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} \\ \mathbf{N}(1) &= \mathcal{L}\mathbf{N}(0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} \\ \mathbf{N}(2) &= \mathcal{L}\mathbf{N}(1) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix} = \mathcal{L}^2\mathbf{N}(0) \\ \mathbf{N}(3) &= \mathcal{L}\mathbf{N}(2) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 \\ 3 \end{pmatrix} = \mathcal{L}^3\mathbf{N}(0) \\ \mathbf{N}(4) &= \mathcal{L}\mathbf{N}(3) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 2 \\ 3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3 \\ 5 \end{pmatrix} = \mathcal{L}^4\mathbf{N}(0) \\ \mathbf{N}(5) &= \mathcal{L}\mathbf{N}(4) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 3 \\ 5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 5 \\ 8 \end{pmatrix} = \mathcal{L}^5\mathbf{N}(0) \end{aligned}$$

Wir fragen zuerst, wie sich die Anzahl der jungen Kaninchen $N_1(t)$ entwickelt. Wir lesen ab, daß dies gerade die Folge $0, 1, 1, 2, 3, 5, \dots$ ist. Für die Anzahl der alten Kaninchen $N_2(t)$ ergibt sich die Folge $1, 1, 2, 3, 5, 8, \dots$. Für die Größe der Gesamtpopulation $N(t) := N_1(t) + N_2(t)$ erhalten wir schließlich $1, 2, 3, 5, 8, 13, \dots$. Dies ist dreimal dieselbe Folge, nur um eine bzw. zwei Folgenglieder verschoben. Sie erfüllt die Iterationsfunktion

$$N(t) = N(t-1) + N(t-2),$$

jedes Folgenglied ist also die Summe der beiden vorausgegangenen. Diese Folge hat viele bemerkenswerte mathematische Eigenschaften und taucht auch in der Natur in zahlreichen Zusammenhängen auf (z.B. beim Wachstum bestimmter Kristalle oder in der Blattstellungslehre der Botanik). Sie wurde von Leonardo anhand des Kaninchenmodells zuerst beschrieben und heißt nach ihrem Entdecker *Fibonacci-Folge*.

Fragen wir als nächstes nach dem Wachstum der Kaninchenpopulation nach langer Zeit und der stabilen Altersverteilung, die sich für $t \rightarrow \infty$ einstellt. Hierfür brauchen wir den größten Eigenwert von \mathcal{L} mit zugehörigem Eigenvektor. Wenn wir die Werte der Leslie-Matrix in Gleichung (8) und (9) einsetzen, finden wir

$$\lambda_+ = (1 + \sqrt{5})/2 \quad ; \quad \mathbf{v}^+ = v_1^+ \begin{pmatrix} 1 \\ (1 + \sqrt{5})/2 \end{pmatrix}$$

Junge und alte Kaninchen stellen sich also auf das Verhältnis $1 : (1 + \sqrt{5})/2$ ein. Außerdem berechnet man leicht, dass auch das Verhältnis alte Kaninchen zu Kaninchen insgesamt $1 : (1 + \sqrt{5})/2$ ist. Eine Teilung in diesem Verhältnis und dieser besonderen Eigenschaft nennt man auch den *goldenen Schnitt*.

Übungsaufgaben 6

Aufgabe 6.1 Modellieren wir Fibonacci's Kaninchen noch etwas realistischer. Nehmen wir an, 20% der jungen Kaninchen erreichen die nächste Altersklasse nicht, weil sie vorher gefressen werden. Außerdem können alte Kaninchen mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.9 pro Monat auch sterben. Die durchschnittliche Größe eines Wurfs für geschlechtsreifes Paar ist 3 (also 1.5 Kaninchenpaare).

- (a) Stellen Sie das Modell auf. Wie lautet die Leslie-Matrix?
- (b) Berechnen Sie die stabile Altersverteilung und den Wachstumsfaktor der Population nach langer Zeit.
- (c) Nehmen Sie nun an, dass nur ein Prozentsatz $p < 1$ der jungen Kaninchen den ersten Monat überlebt. Für welche Werte des Parameters p wird die Population langfristig wachsen?

Aufgabe 6.2 Zweijährige Pflanzen Viele krautige Pflanzen leben im ersten Jahr vegetativ und blühen und fruchten erst im zweiten Jahr; danach gehen sie ein. Aus den Samen gehen im jeweils nächsten Jahr wieder vegetative Stadien hervor. Nehmen wir an, dass 70% der vegetativen Stadien den nächsten Sommer und somit die Blühphase erleben (der Rest erfriert, vertrocknet oder wird gefressen). Weiter nehmen wir an, dass jede blühende Pflanze 50 Samen erzeugt und davon 30 % im nächsten Frühjahr auskeimen.

- (a) Modellieren Sie die Populationsentwicklung und berechnen Sie den expliziten Zeitverlauf ausgehend von einer einzigen Pflanze im vegetativen Stadium.
- (b) Was kann man in diesem System zum Langzeitverhalten sagen (Wachstumsfaktor, Verteilung vegetativ/blühend)?

Aufgabe 6.3 Mutations-Selektions Gleichgewicht Wir betrachten eine Population mit diskreten und getrennten Generationen. In der Population gibt es Wildtypen und Mutanten. Die mittlere Anzahl von Nachkommen des Wildtyps (seine sogenannte *Fitness*) ist 1. Die Fitness eines Mutanten ist um den sogenannten Selektionskoeffizienten s geringer, also $1 - s$. Bei der Reproduktion besteht eine Wahrscheinlichkeit u , dass ein Wildtyp mutiert (der Nachkomme also ‘Mutant’ ist) und eine Wahrscheinlichkeit v , dass ein Mutant zurückmutiert (sein Nachkomme also wieder ‘Wildtyp’ ist). Die mittlere Anzahl von Nachkommen in der Gesamtpopulation (also den Wachstumsfaktor von einer Generation zur nächsten) nennt man in der Populationsgenetik die *mittlere Fitness* \bar{w} . Die Reduktion der mittleren Fitness in einer Population durch einen Mutanten nennt man die *Mutationslast* L (es ist also $L = 1 - \bar{w}$).

- (a) Stellen Sie das Modell für die Populationsentwicklung mit den allgemeinen Parametern s , u und v auf und diskutieren Sie das Langzeitverhalten (das sogenannte Mutations-Selektions Gleichgewicht). Wie groß ist dann die Wahrscheinlichkeit einen Wildtyp bzw. einen Mutanten in der Population zu finden? Wie groß sind mittlere Fitness und Mutationslast?
- (b) In populationsgenetischen Modellen vernachlässigt man oft die Rückmutationen, setzt in den Formeln also $v = 0$. Wie sieht das Langzeitverhalten unter dieser Annahme für allgemeines u und s aus?
- (c) Die Auswirkung einer Mutation auf ein Individuum wird durch die Reduktion der individuellen Fitness relativ zum Wildtyp gemessen, also durch den Selektionskoeffizienten s . Ein Maß für die Auswirkung einer Mutation auf die Gesamtpopulation ist die Mutationslast L . Typische Mutationsraten für ein Gen sind $u = 10^{-5}$ bis 10^{-6} . Rückmutationsraten sind höchstens genauso groß, oft viel kleiner (der Einfachheit halber können wir hier $v = u$ annehmen). Typische Selektionskoeffizienten können von

$s = 10^{-1}$ (ziemlich schwer) bis $s = 10^{-4}$ (sehr leicht) gehen. Diskutieren Sie mit diesen Zahlen und den Ergebnissen von a) und b) wie sich die "Schwere" eines genetischen Defekts auf die Population auswirkt. Was ist die Erklärung für dieses Ergebnis? [Das Resultat spielt eine große Rolle für die Frage, wie gefährlich Erbkrankheiten für Populationen sind.]