Simulations on evolutionary phenomena with ageing models

Von der Fakultät Mathematik und Physik der Universität Stuttgart
zur Erlangung der Würde eines Doktors der
Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) genehmigte Abhandlung

vorgelegt von

Veit Schwämmle

aus Korntal

Hauptberichter:	Prof. Dr. H. J. Herrmann
Mitberichter:	Prof. Dr. G. Haag
Tag der mündlichen Prüfung:	3. Juli 2006

Institut für Computerphysik der Universität Stuttgart

2006

Contents

1 Introduction **19**
1.1 Evolutionary phenomena and Statistical Physics 22
1.2 From ageing and speciation to language competition 28
1.3 On the edge of chaos 32
1.4 Biological evolution 38

2 The Penna model **47**
2.1 Biological Ageing 48
2.1.1 Experimental data 48
2.1.2 Theories 51
2.2 The asexual version of the Penna model 53
2.3 The sexual version of the Penna model 60
2.4 Simulations of a mortality plateau 68
2.4.1 Introduction 68
2.4.2 The Penna model for sexual populations 69
2.4.3 Model with constant population 72
2.4.4 Conclusion 75

3 Biological speciation **79**
3.1 Introduction 79
3.2 Phase transition in a computational model for sympatric speciation . . 84
3.2.1 Introduction 84
3.2.2 Model 86
3.2.3 Results 88
3.2.4 Conclusions 94
3.3 Phase transition in a mean-field model for sympatric speciation 95
3.3.1 Introduction 95
3.3.2 The computational model - a brief review 96
3.3.3 Results of the computational model 97
3.3.4 Mean-field approximation 97
3.3.5 Conclusions 103

3.4 Monte Carlo simulations of parapatric speciation 104
3.4.1 Introduction 104
3.4.2 Model 104
3.4.3 Results 105
3.4.4 Discussion 113
3.4.5 Conclusions 115
3.5 Speciational view of macroevolution 117
3.5.1 Introduction 117
3.5.2 The model 118
3.5.3 Results 120
3.5.4 Conclusions 124

4 Language competition 127
4.1 Introduction 127
4.2 Simulation for competition of languages with an ageing sexual population 132
4.2.1 Introduction 132
4.2.2 The model 132
4.2.3 Results 133
4.2.4 Conclusions 136
4.3 Phase transition in a model of learning foreign languages 140
4.3.1 Introduction 140
4.3.2 The model 141
4.3.3 Results 142
4.3.4 Many languages 144
4.3.5 Discussion and conclusions 146

5 Conclusions 151

Bibliography 157

Deutsche Zusammenfassung

Diese Arbeit beschreibt biologische und linguistische Systeme anhand von Methoden, die auch bei der Erklärung von Phänomenen in der statistischen Physik erfolgreich waren. Kritisches Verhalten wurde nicht nur in physikalischen Systemen gefunden, sondern auch in vielen nichtphysikalischen, wie z.B. in der Soziologie, der Biologie, der Geologie, und anderen. Eine adäquate Untersuchung und die Vorhersage des zukünftigen Verhaltens derartiger Systeme setzt in der Regel voraus, daß agenten-basierte (in biologischen Systemen individuen-basiert genannt) Simulationen durchgeführt werden. Die prinzipiellen mikroskopischen Eigenschaften der einzelnen Komponenten als auch deren Wechselwirkungen sind von fundamentaler Bedeutung, und können zu komplexem makroskopischem Verhalten führen. Die Anwendbarkeit analytischer Methoden macht Modelle auf dem Computer unersetzlich. In allen drei in dieser Arbeit behandelten Gebieten evolutionärer Systeme – Alterung, biologischer Artbildung und Konkurrenz von Sprachen – wird kritisches Verhalten gefunden.

Die Ursachen für unser Altern, als auch für das der Tiere, sind bis zur heutigen Zeit ziemlich unklar. Modelle zur Seneszenz beschäftigen sich mit der Fragestellung wie und wann Organismen sterben. Sowohl intrinsische Faktoren (z.B. wenn eine oder mehrere Körperfunktionen aufhören zu funktionieren) als auch externe Faktoren (Raubtiere, Hungertod oder andere feindliche Bedingungen) können für den Tod verantwortlich sein. Die menschliche Spezies war ziemlich erfolgreich bei der Begrenzung des durch externe Faktoren verursachten Tods. Bei Tieren kann man externe Einflüsse dadurch verringern, indem man sie im Zoo oder im Labor hält. Gemäß der Mutations–Akkumulations–Hypothese bedrohen umso mehr potentielle Erbkrankheiten unser Leben desto älter wir werden. Dabei werden Krankheiten, die vor der Geschlechtsreife auftreten, unterdrückt, da sie nicht weitergegeben werden können. Demgegenüber werden Erbkrankheiten, die erst im hohen Alter vorkommen, an die Nachkommen weitergegeben, und verhindern, daß sehr alte Individuen mit den jüngeren um natürliche Ressourcen konkurrieren. Experimente zeigen, daß Menschen, Tiere und auch viele simple Organismen wie Fliegen oder sogar Gegenstände wie z.B. Autos ähnliche Alterungsprozesse aufweisen (Vaupel, 1997). Die Sterblichkeitsrate

ist durch die Wahrscheinlichkeit definiert, in einem Altersintervall zu sterben. Sie steigt exponentiell mit dem Alter an, wie Gompertz schon 1825 herausfand (Gompertz, 1825). Bei vielen Spezies wurde beobachtet, daß sich die Sterblichkeitsrate bei sehr alten Individuen verlangsamt (bei Menschen wird dies noch kontrovers diskutiert). Dieses Phänomen heißt “oldest old”-Effekt (Vaupel et al., 1998). Es gibt die Theorie, daß dieser Effekt darauf zurückzuführen ist, daß die Wahrscheinlichkeit, wegen einer Erbkrankheit zu sterben, nicht abrupt ansteigt (Coe et al., 2002). Das Penna-Modell, welches auf der Mutations–Akkumulations–Hypothese aufbaut, war nicht nur erfolgreich in der Darstellung des Gompertz–Gesetzes (Penna, 1995), sondern auch bei der Erklärung von Phänomenen wie z.B. der katastrophischen Vergreisung des pazifischen Lachses (Penna et al., 1995), des Eva–Effekts (de Oliveira et al., 1997) und der Selbstorganisation der Menopause (Wechseljahre) (Moss de Oliveira et al., 1999a). Dieses Modell liefert eine realistische und stabile Alterstruktur von Populationen verschiedenster Organismen, und ist damit ein effizientes Werkzeug, um Computermodelle von biologischer und kultureller Evolution zu erstellen.

Der genetische Code aller lebenden Organismen ist aus vier Nukleotiden aufgebaut. Diese bilden das Alphabet unserer Gene. Eine direkte Übersetzung des genetischen Codes in das binäre System von Computern ist möglich. Zur Vereinfachung wird im Penna Modell die Aktivität einer Erbkrankheit, die vererbt wird oder durch schädliche Mutationen entsteht, durch nur ein Bit beschrieben. Das chronologische Genom jedes Individuums setzt sich aus einer Folge von Bits zusammen, von welchen jedes die Aktivität einer anderen Erbkrankheit beschreibt. Jedes Bit entspricht außerdem einem bestimmten Alter, ab dem die jeweilige schädliche Erbanlage aktiv wird, falls das Bit gesetzt ist. Sobald ein Individuum die Schwelle von T aktiven Krankheiten überschreitet, stirbt es. Schädliche Mutationen kommen in der Natur viel häufiger vor als nützliche. Daher werden nur erstere berücksichtigt. Damit die Population nicht ungehindert wachsen kann, muß noch ein zusätzlicher, populationsgrößenabhängiger Verhulst–Faktor eingeführt werden, oder die Geburtenrate während jeder Iteration entsprechend angepaßt werden. In der sexuellen Variante des Penna Modells besitzt jedes Individuum zwei Bitfolgen (Moss de Oliveira et al., 1999b). Sich sexuell reproduzierende Organismen verfügen über zwei Chromosomensätze, wobei je einer von einem Elternteil stammt. Ähnlich dem realen Prozeß der Meiose (Reifeteilung) bei der Produktion eines Nachkommen werden im sexuellen Penna Modell die Bitfolgen rekombiniert.

Das Penna Modell kann in seiner ursprünglichen Form sowohl in der asexuellen als auch in der sexuellen Variante den oben erläuterten “oldest old”–Effekt nicht reproduzieren. Dieses Plateau der Sterblichkeitsrate bei hohem Alter konnte jedoch durch eine einfache Erweiterung des asexuellen Penna Modells erklärt werden (Coe et al., 2002). In dieser Arbeit wird diese Erweiterung in die sexuelle Version implementiert, um deren Gültigkeit sowie deren Einfluß auf die anderen Populationseigenschaften zu untersuchen (Schwämmle and Moss de Oliveira, 2005). Ein Individuum stirbt nun

nicht exakt zu dem Zeitpunkt, an dem es zum ersten Mal T aktive Erbkrankheiten aufweist. Die Wahrscheinlichkeit, wegen einer bestimmten Anzahl aktiver schlechter Erbanlagen zu sterben, wird durch eine glatte Funktion beschrieben. Diese glatte Funktion ist eine Näherung der Treppenfunktion (z.B. eine Fermi-Funktion), die ihren Wert bei T von Null nach eins wechselt. Die Verwendung einer solchen Sterbewahrscheinlichkeit führt dazu, daß viele junge Individuen vor der Geschlechtsreife sterben, und somit die Geburtenrate stark erhöht werden muß, um das Verschwinden der gesamten Population zu vermeiden. Ein Plateau der Sterblichkeit kann aber trotz der Kompliziertheit der Messung, verursacht durch schwer zu kontrollierende chaotische Fluktuationen der Populationsgröße, beobachtet werden. Eine komfortablere Methode, den gesuchten Effekt zu untersuchen, besteht darin, die Sterbewahrscheinlichkeit für Individuen mit weniger als T aktiven Erbkrankheiten zu vernachlässigen. Dadurch muß die Geburtenrate nicht angepaßt werden. Die Ergebnisse zeigen, daß das Plateau sich unabhängig von der Art der Näherung der Treppenfunktion ausbildet, die Länge des Plateaus aber von der Stärke der Näherung abhängt. Ohne die Vernachlässigung der Sterbewahrscheinlichkeit für Individuen mit weniger als T aktiven Erbkrankheiten kann das chaotische Verhalten des Modells durch die automatische Anpassung der Geburtenrate vermieden werden. Die nun konstant gehaltene Anzahl der Individuen zeigt, daß eine glatte Sterbewahrscheinlichkeit starke Einflüsse auf andere Populationseigenschaften ausübt: Ein längeres Plateau durch eine weniger abrubt ansteigende Sterbewahrscheinlichkeit führt nicht nur zu einer höheren Geburtenrate, sondern auch zu einem Vorzeichenwechsel in der Krümmung der Altersverteilung in der Population. Es gibt in diesem Fall sehr wenige Individuen, die sehr alt werden.

Die Ergebnisse der verschiedenen Implementationen einer Sterbewahrscheinlichkeit, die nicht abrupt von Null nach eins ansteigt, legen dar, daß das Plateau der Sterblichkeitsrate sehr alter Individuen unabhängig von der jeweiligen Implementation reproduziert werden kann. Experimentelle Ergebnisse, die einen großen “oldest old”-Effekt für simple Organismen wie z.B. Fliegen beobachten, unterstützen die hier vorgestellten Simulationsresultate. Einfache Organismen haben sehr hohe Geburtenraten und ein Plateau kann nur beobachtet werden, wenn z.B. die Sterberate von mehr als einer Million Fliegen (Drosophilae) untersucht wird (Vaupel et al., 1998). Von uns Menschen gibt es umfangreiche Statistiken, die die der Fliegen um ein weites übertreffen. Es wurde bisher kein ausgeprägtes Plateau der Sterblichkeitsrate gefunden. Dies sollte auch für andere höher entwickelte Organismen zutreffen.

Der Prozeß, der zu der Bifurkation von einer biologischen Spezies in zwei oder mehr neue führt, heißt Speziation oder Artbildung und ist verantwortlich für die hohe Biodiversität auf unserem Planeten. Eine Spezies ist dadurch definiert, daß sie von allen anderen reproduktiv isoliert ist, d.h. deren Individuen können sich nur mit Individuen der gleichen Spezies fortpflanzen (Mayr, 1942). Bei der Beschreibung von biologischer Artbildung müssen im Vergleich zu Alterungsmodellen auch die Wechselwirkungen zwischen den Individuen und deren Anpassung an die Umgebung be-

rücksichtigt werden. Die Frage, wann und unter genau welchen Bedingungen Speziation vorkommt und wie sich eine Population während dieses Prozesses verhält, blieb bisher weitgehend unbeantwortet. Speziation kann nicht einfach anhand von Experimenten im Labor nachvollzogen werden, da die Zeitskala für solch einen Prozeß zu groß ist. Daten, die aus dokumentierten fossilen Funden oder dem Vergleich des genetischen Codes verschiedener Individuen gewonnen werden, liefern dagegen Anhaltspunkte, wie Speziation stattfinden könnte. Obwohl mittlerweile eine große Anzahl an Modellen zur Artbildung vorliegt, führten sie nicht zu einer allgemeinen Theorie dieses Prozesses. Der Einfluß von kritischem Verhalten in solchen Systemen wurde bisher vernachlässigt. Die meisten Modelle basieren auf Mean-field-Näherungen oder bauen auf sehr kleinen Populationen von weniger als 1000 Individuen auf. Es gibt zwei Hauptformen der Artbildung: allopatrische und sympatrische Speziation. Bei der allopatrischen Artbildung handelt es sich um die genetische Divergenz zweier Subpopulationen, die durch eine geographische Barriere getrennt sind. Natürliche Selektion, Mutation und Gendrift führen nach einer längeren Zeitspanne zu reproduktiver Isolation: auch bei späterem Kontakt können sich nun Individuen der verschiedenen Subpopulationen nicht mehr paaren, und formen somit zwei neue Spezies. Bei der sympatrischen Speziation divergiert eine Art, obwohl keine Populationen geographisch voneinander getrennt werden. Diese Form der Artbildung ist offensichtlich schwieriger. Nichtsdestoweniger muß kein geologisches Ereignis vorausgesetzt werden, das groß genug ist, eine Teilpopulation von der restlichen Spezies für lange Zeit zu isolieren. Es wurde schon immer diskutiert, ob Speziation unter sympatrischen Bedingungen überhaupt möglich sei. Neuere experimentelle Ergebnisse zeigen, daß ein solches Szenarium durchaus möglich sein sollte. Z.B. lebt eine große Anzahl von nah verwandten Buntbarscharten in den vulkanischen Seen in Westafrika. Diese Fischarten waren nie durch eine physikalische Barriere voneinander getrennt (Seehausen and van Alphen, 1999). Verschiedene Indizien existieren, die darauf hinweisen, daß diese Spezies nur in sympatrischen Bedingungen entstanden sein konnten. Zwei Hauptmechanismen werden für die Divergenz unter sympatrischen Bedingungen verantwortlich gemacht: Disruptive Selektion und sortengleiche Paarung (sexuelle Selektion). Bei ersterer handelt es sich um die Anpassung der Individuen an zwei verschiedene Nischen. Bei sexueller Selektion paaren sich z.B. Weibchen bevorzugt mit Männchen, die bestimmte Merkmale aufweisen.

Ein Modell, welches sympatrische Speziation untersucht, wird in dieser Arbeit auf dem Penna Modell aufgebaut (Luz-Burgoa et al., 2006). Eine zusätzliche Bitfolge stellt den Phänotyp dar, der gleichzeitig für die Spezialisierung auf bestimmte Nahrungsressourcen und für die Art der sortengleichen Paarung verantwortlich ist. Ein zusätzliches Bit entscheidet, ob ein weibliches Individuum sexuell selektiv ist oder nicht. Diese Bits werden von Generation zu Generation weitergegeben und dabei durch gelegentliche Mutationen verändert. Die Population wird entsprechend dem Phänotyp in drei Subpopulationen eingeteilt. Für die Individuen gelten je nach Subpopulation verschiedene Sterbewahrscheinlichkeiten. Der Kontrollparameter in die-

sem System ist das Ausmaß, mit welchem die mittlere Subpopulation mit den beiden anderen um natürliche Ressourcen konkurriert. Die äußeren Phänotypgruppen haben sich derart spezialisiert, daß sie nicht miteinander konkurrieren. Die Ergebnisse dieses Modells zeigen, daß die Teilung einer Spezies in zwei neue direkt von dem Kontrollparameter abhängt. Ein scharfer Phasenübergang im Nichtgleichgewicht trennt den Zustand des Polymorphismus innerhalb einer Spezies von dem zweier Spezies, die wegen fehlendem Genfluß reproduktiv voneinander isoliert sind. Der Ordnungsparameter, definiert durch die Häufigkeit sexuell selektiver Individuen in der Population, zeigt ähnliche Eigenschaften wie der eines physikalischen Systems im thermodynamischen Gleichgewicht. Die Fluktuationen des Ordnungsparameters divergieren am kritischen Punkt mit einem Potenzgesetz. Abbildung 1 illustriert diesen Übergang. Zusätzlich führen größere Werte eines anderen Parameters – die Anzahl der Männchen, aus denen ein passender Fortpflanzungspartner gewählt wird – zu einem schärferen Übergang. Diese Analogien helfen, den kritischen Charakter der Eigenschaften einer Population, die sich im Prozeß der Artbildung befindet, zu verstehen. Zu dem beschriebenen Modell konnte ein Mean–field–Modell entwickelt werden, das die makroskopischen Eigenschaften des Phasenübergangs im Computermodell qualitativ sowie quantitativ reproduziert (Schwämmle et al., 2005a). Die prinzipiellen Mechanismen des Computermodells wurden implementiert und das resultierende dreidimensionale Differentialgleichungssystem konnte auf ein eindimensionales vereinfacht werden, ohne die Ergebnisse stark zu verfälschen. Die Ergebnisse des Modells eignen sich, um diese an Statistiken von realen Populationen zu testen, und herauszufinden, ob sich eine Population im Prozeß der sympatrischen Speziation befindet.

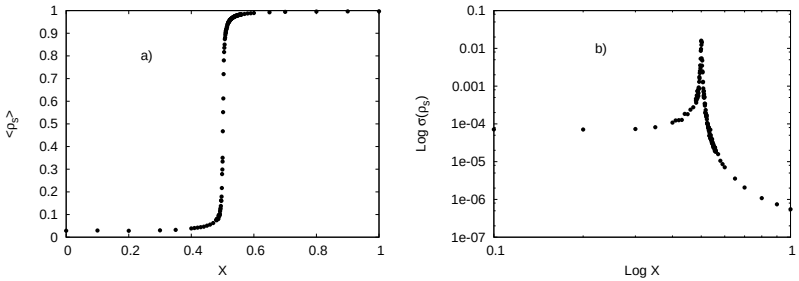

Abbildung 1: a) Der Mittelwert der Häufigkeit sexuell selektiver Individuen, $< \rho_s >$, in Abhängigkeit vom Kontrollparameter X, dem Ausmaß an Konkurrenz um natürliche Ressourcen. b) Logarithmischer Plot der Standardabweichung von $< \rho_s >$ versus X.

Die parapatrische Speziation kann als eine Mischform der allopatrischen und der sympatrischen betrachtet werden, wobei sich eine Hybridzone in der Region ausbil-

det, in welcher die Individuen zweier auf verschiedene Nischen angepaßter Subpopulationen einer Spezies in Kontakt stehen. Die Ursache der Anpassung an geographisch getrennte Gebiete ist normalerweise ein kontinuierlicher Nahrungsgradient, verschiedene Lebensbedingungen durch Höhenunterschiede oder andere äußere Einflüsse. Diese Art der Speziation wurde bisher wenig erforscht. In einem auf diese Art der Speziation konzentrierten und auf dem Penna Modell basierenden Modell spielen Fluktuationen und genetische Diversität als intrinische Eigenschaften des Modells eine wichtige Rolle (Schwämmle et al., 2005b). Ähnlich dem Modell zur sympatrischen Artbildung stellt in diesem Modell eine Bitfolge den Phänotyp eines Individuums dar. Die geographische Verteilung der Population wird durch ein quadratisches Gitter modelliert, worauf sich die Individuen bewegen können. Die disruptive Selektion ist hier abhängig von der geographischen Position und dem Phänotyp der Individuen und unterstützt deren Anpassung an geographisch voneinander getrennte Nischen. Diese Selektion wird durch eine Funktion, die die ökologischen Bedingungen beschreibt, ausgedrückt. Individuen mit hohen oder niedrigen Werten ihres phänotypischen Merkmals überleben besser auf den Rändern des Quadratgitters, während solche mit dazwischenliegenden Merkmalen überall auf dem Gitter selektiv unterdrückt werden. Diese Funktion wird erst nach einigen Tausend Simulationsschritten eingeschaltet. Dadurch wird die Eroberung eines neuen Gebiets oder eine abrupte Änderung der ökologischen Bedingungen simuliert. Diese kann eine Population zur Artbildung führen (Abbildung 2) oder nicht. Die Ergebnisse des Modells zeigen, daß parapatrische Speziation einem schnellen Prozeß entspricht, der von der Mutationsrate der Gene, die den Phänotyp kodieren, unabhängig ist. Bei starker disruptiver Selektion wird das System durch die Fluktuationen in der Phänotypverteilung in eine der beiden Nischen gezwungen. Einer der beiden extremen Werte des phänotypischen Merkmals dominiert dann auf dem ganzen Gitter. Bei schwacher Selektion bleibt das System in seinem ursprünglichen Zustand. Parapatrische Speziation tritt bei mittleren Werten mit bis zu 50% Wahrscheinlichkeit auf. Die Wahrscheinlichkeit, Artbildung zu erhalten, steigt mit der Größe des Gitters und der Anzahl der Individuen. Es konnte gezeigt werden, daß der Genfluß zwischen Individuen, die an verschiedene Nischen angepaßt sind, klein genug ist, um von Artbildung auszugehen. Die Hybriden sterben, bevor sie das Fortplanzungsalter erreichen. Das Modell kommt ohne sexuelle Selektion aus. Andere Modelle gingen dagegen davon aus, daß bei zufälliger Auswahl der Paarungspartner keine Speziation stattfinden kann.

Dokumentierte fossile Funde können uns näherungsweise mitteilen, wann und wie oft neue Arten entstanden und ausgestorben sind. Die aus diesen Daten gewonnenen Statistiken geben Hinweise auf die Funktionsweise eines makroevolutionären Systems. Die Theorie des Punktualismus sagt unter anderem aus, daß es ausreicht, verschiedene Spezies als Ganzes zu betrachten, ohne auf die mikroskopischen Eigenschaften ihrer Individuen Rücksicht zu nehmen (Gould and Eldredge, 1977). Diese Theorie ist noch heute umstritten, da die natürliche Selektion nach der Darwinistischen Theorie auf die Individuen und nicht auf eine ganze Spezies wirkt. Es wird ein

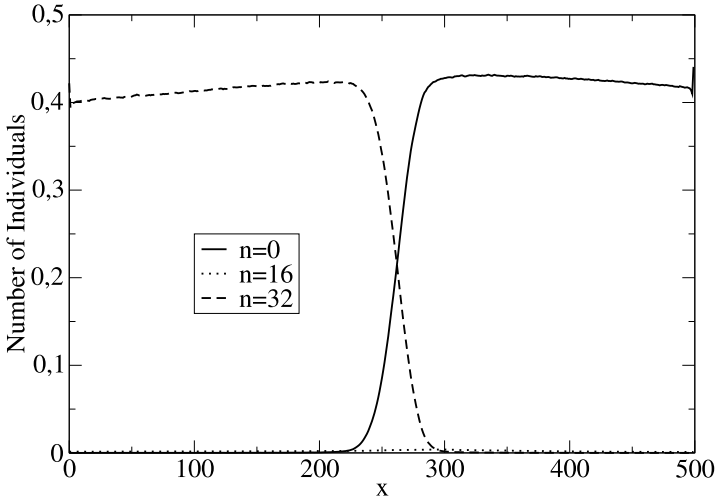

Abbildung 2: Häufigkeit der Individuen eines bestimmten Phänotyps versus geographische Position x auf dem Gitter. Die Werte sind über 10,000 Iterationen gemittelt.

simples, individuen–basiertes Modell konstruiert, welches nur die prinzipiellen Mechanismen von Speziationsereignissen beinhaltet: Mutationen und natürliche Auslese auf der Ebene der Individuen (Schwämmle and Brigatti, 2005). Dies ermöglicht die Untersuchung eines makroevolutionären Systems vieler Spezies, die sich in neue Spezies aufteilen oder aussterben, abhängig von deren Konkurrenz um Ressourcen. Andere Modelle der Makroevolution betrachten nur die Dynamik, die vom Aussterben von Spezies ausgelöst wird, und sind damit nicht imstande, zu untersuchen, ob Mikro- von Makroevolution getrennt werden kann. Hier wird anhand der Verwendung bekannter Mechanismen, die zur Artbildung führen, untersucht, ob so ein Bild ausreicht, die Makroevolution einer großen Anzahl von Spezies zu generieren. Die Ergebnisse werden dafür mit Statistiken aus dokumentierten fossilen Funden verglichen. Es wird die Funktion eines bekannten Modells (Dieckmann and Doebeli, 1999) verwendet, welches auf einer Wechselwirkung basiert, die von der aktuellen Frequenz der vorkommenden Phänotypen abhängt, und damit die Koexistenz von sich verzweigenden Spezies simulieren kann (Brigatti et al., 2005). Jedes Individuum besitzt eine ganzzahlige Variable, deren Wert die Anpassung seines Phänotyps an eine bestimmte ökologische Nische bestimmt. Die Konkurrenz um Nischen führt zu einer Dynamik,

die einen sich temporär verzweigenden Baum erzeugt. Die sich permanent ändernde Verteilung der Phänotypen der Population wird von Ansammlungen getrennter Populationen (Spezies) gebildet, die sich zu andereren für sie momentan günstigere Nischen bewegen, sich verzweigen oder aussterben (Bild 3). Sowohl die Mutationsrate des Phänotyps als auch der Parameter, der die Konkurrenz zwischen ähnlichen Phänotypen beschreibt, beeinflussen die Wahrscheinlichkeit einer Verzweigung (Spezies) und die Größe der einzelnen getrennten Spezies. Eine statistische Auswertung der Simulationsergebnisse legt dar, daß, wie auch in dokumentierten fossilen Funden beobachtet, die Verteilung der Lebenszeit der Arten über mehrere Dekaden einem Potenzgesetz mit dem Exponenten -2 folgt und dann exponentiell abfällt. Der exponentielle Abfall bei sehr langlebigen Spezies wurde auch mit einem anderen Modell zur Makroevolution gefunden (Chowdhury et al., 2003), kann aber wegen dem Fehlen von ausreichend realen statistischen Daten nicht bestätigt werden. Die Analyse der Zeitreihe der Anzahl an aussterbenden Arten stimmt nicht mit auf empirischen Daten stützenden Schätzungen überein. Es wurde kein intermittentes Verhalten gefunden, das charakteristisch für den Punktualismus wäre. Das Modell reproduziert erfolgreich die meisten statistischen Eigenschaften, die bei einem makroevolutionären System gefunden werden, kann aber z.B. keine Massensterben vorweisen. Eine zusätzliche Implementation verschiedener Ebenen von Nahrungsketten, von auf ganze Spezies wirkender natürlicher Auslese oder von externen Faktoren wie z.B. globalen geologischen Ereignissen könnte in diesem einfachen Modell Intermittenzen produzieren.

Organismen aller Arten – abgesehen von Prokaryoten (einfache Organismen wie z.B. Bakterien) – verändern ihre genetische Struktur nicht während ihres Lebens. Dagegen bekommen die Nachkommen eine neue genetische Struktur durch Mutationen und Kreuzung der Gene der Eltern. Das aktuelle Gebiet der Sprachenkonkurrenz, welches bis jetzt weitgehend unverstanden ist, zieht zunehmend Wissenschaftler vieler Gebiete an, und folgt einem anderen Konzept. Hier ändern die Individuen ihre Eigenschaften während ihrer Lebenszeit aufgrund von Lernprozessen, die von anderen Indviduen oder deren Umgebung gelenkt werden. Solch ein stark gekoppeltes System zeigt ein viel dynamischeres Verhalten als biologische Systeme. Trotzdem kann man auf die längere Erfahrung mit biologischen Systemen zurückgreifen, um das evolutionäre Verhalten eines multilingualen Systems zu verstehen. Schon Darwin zog damals Parallelen zwischen der Evolution von Spezies und der der Sprachen. Durch die Globalisierung und den zunehmenden Kontakt zwischen Personen verschiedenster Kulturen sterben mehr und mehr Sprachen aus. Sobald der letzte Sprecher einer Sprache stirbt, oder aufhört, diese zu benutzen, geht ein Kulturerbe mehr verloren. Sowohl das Aussterben als auch das Entstehen neuer Sprachen hat seine Analogie in dem oben beschriebenen Aussterben von Spezies, bzw. der biologischen Artbildung (Sutherland, 2003). Da in der heutigen Welt die Sprachkenntnis eines Menschen normalerweise keinen Einfluß auf dessen Überlebenswahrscheinlickeit hat, beinhalten Modelle zur Konkurrenz von Sprachen normalerweise nur die Interaktionen der Individuen, die

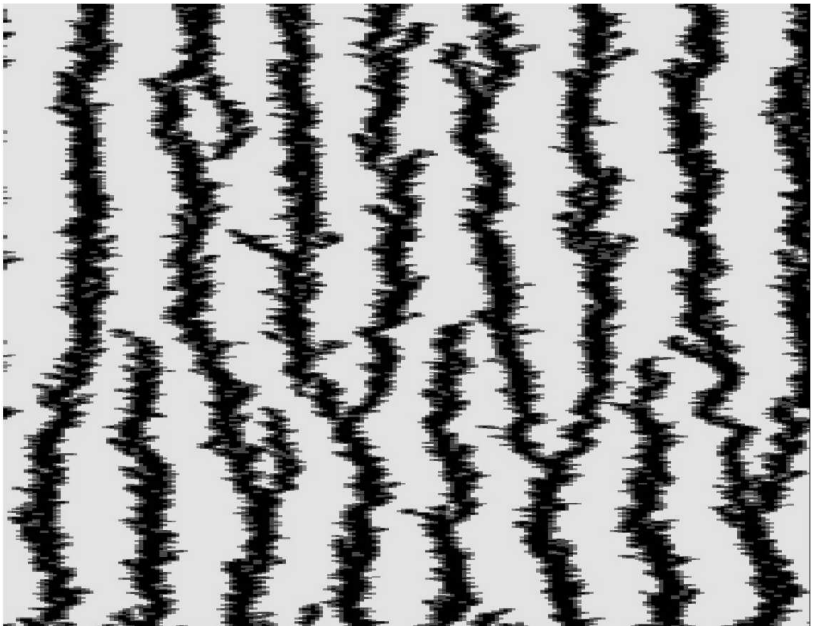

Abbildung 3: Zeitliche Entwicklung der Phänotypverteilung (von unten nach oben).

die Sprachenkompetenz verändern. Da die detaillierte Weise, mit welcher Sprecher verschiedener Sprachen miteinander interagieren, nicht bekannt ist, werden verschiedene Szenarien ausprobiert, um die bedeutendsten Mechanismen zu verstehen, die solch ein System beeinflussen.

Zwei Computer–Modelle werden in dieser Arbeit zur Untersuchung der Stabilität eines Systems mit mehreren Sprachen verwendet. Vom einfachsten Fall ausgehend, wird jede Sprache durch eine Einheit gekennzeichnet, ohne auf ihre komplexe innere Struktur einzugehen. Im ersten Modell lebt eine Population von Agenten (Individuen), die nach dem Schema des Penna Modells sterben und sich fortpflanzen, auf einem quadratischen Gitter (Schwämmle, 2005). Jeder Agent kann entweder Sprache 1, Sprache 2 oder beide sprechen, und aktualisiert seine Sprachkenntnis aufgrund einfacher Interaktionen mit seinen lokalen Nachbarn. Das Gitter wird so initialisiert, daß auf jeder Hälfte eine der beiden Sprachen vollständig dominiert. Die Stabilität des Systems wird in Abhängigkeit der Migrationsrate und der Stärke der Wechselwirkungen untersucht. Eine Grenze zwischen zwei Sprachen bleibt in diesem System desto länger in ihrem metastabilen Zustand je höher die Populationsdichte pro Gitterplatz ist. Dies ist ein Hinweis dafür, daß Sprachen in dicht bevölkerten Gebieten koexistieren können. Ein solches Szenarium kann man in vielen Städten beobachten.

Die Anzahl der Sprecher einer Sprache nimmt in der Kontaktzone exponentiell ab, während zweisprachige Personen mit gleicher Häufigkeit über das ganze Gitter verteilt sind (Abbildung 4). Ein weiteres Modell zur Sprachenkonkurrenz, das auch auf dem Penna Modell basiert, untersucht die Stabilität eines Systems von mehr als zwei Sprachen (Schwämmle, 2006). Die bestehende Alterstruktur wird ausgenutzt, um eine altersabhängige Lernroutine zu implementieren und deren Einfluß auf das kollektive Verhalten des Systems zu studieren. Ein Agent kann nur bis zu einem bestimmten Alter eine Sprache lernen oder vergessen. Bei der Geburt eines Agenten lernt dieser eine zufällig ausgewählte Sprache mit der Wahrscheinlichkeit m. Dieser der Mutationsrate in biologischen Systemen ähnliche Kontrollparameter m bestimmt, ob eine Sprache das System komplett dominiert, oder alle Sprachen gleichverteilt sind. Bei einem System mit mehr als zwei Sprachen kontrolliert dieser Parameter einen Phasenübergang erster Ordnung mit Hysterese. Dieser Phasenübergang ist vergleichbar mit dem zweier anderer Modelle zur Sprachenkonkurrenz (Stauffer and Schulze, 2005), bzw. Grammatik (Komarova, 2004), aber unabhängig von der Anzahl der Agenten. Die Verwendung anderer Werte der Parameter *maximales Lernalter* und *Anzahl der Wechselwirkungen pro Iteration* verursacht eine lineare Verschiebung des kritischen Punktes. Somit unterdrückt die Fähigkeit der Agenten, Sprachen bis zu einem höheren Alter zu lernen, die Möglichkeit einer Koexistenz mehrerer Sprachen. Das Modell liefert qualitativ die gleichen Resultate, wenn auf Alterstruktur und Geschlechtertrennung verzichtet wird und ist somit als Basis für viele Erweiterungen geeignet. Ein Ziel solcher Modelle ist es, die aktuelle Sprachenverteilung auf der Erde zu reproduzieren, und somit die zukünftige Entwicklung dieser Verteilung voraussagen zu können.

Die hier vorgestellte Dissertation untersucht verschiedene biologische und linguistische Modelle mit dem Ziel, mehr über die Auswirkungen mikroskopischer Eigenschaften auf das kollektive Verhalten derartiger Systeme zu verstehen. Kritisches Verhalten wurde in den meisten Fällen beobachtet und damit bewiesen, daß Fluktuationen in diesen Systemen nicht vernachlässigt werden können. Die Ähnlichkeit kritischen Verhaltens in physikalischen wie auch in den hier nicht–physikalischen Systemen unterstützt die Hypothese, daß beide Arten von Systemen durch ähnliche Methoden beschrieben werden können. Durch die Entwicklung geeigneter Computermodelle war es möglich, die Erklärung evolutionärer Phänomene wie Vergreisung, Artbildung und Sprachenkonkurrenz einen Schritt weiter in Richtung einer allgemeinen Theorie zu bringen. Die Resultate der vorgestellten Simulationen bieten eine Menge Daten, die mit experimentellen Ergebnissen verglichen wurden, bzw. noch verglichen werden können.

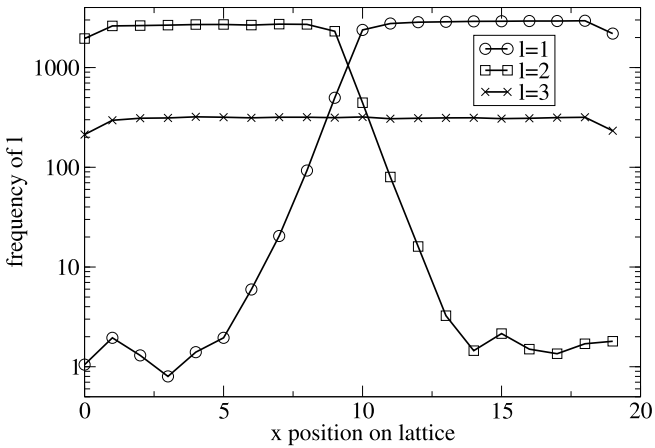

Abbildung 4: Verteilung einsprachiger ($l = 1$ und $l = 2$) und zweisprachiger ($l = 3$) Agenten auf einem Quadratgitter.