

# Evolutionenprozesse

---

## Evolutionenstrategien

### I. Rechenberg

#### 1. Einleitung

Die Tatsache, daß sich die Tier- und Pflanzenwelt durch Evolution allmählich entwickelt hat, wird gegenwärtig kaum noch in Zweifel gestellt. Meinungsverschiedenheiten gibt es aber auch heute noch bezüglich der Ursachen der Evolution. So wird verschiedentlich argumentiert, die Darwinsche Evolutionshypothese der zufälligen Variation und Auslese des Besseren beinhalte einen Zirkelschluß. Denn auf die Frage: "Wer überlebt?", wird geantwortet: "Wer am tauglichsten ist". Und auf die Frage: "Wer ist am tauglichsten?", folgt wieder die Antwort: "Derjenige, der überlebt". - Zweifel an der darwinistischen Erklärung der biologischen Evolution äußern häufig gerade die Vertreter der exaktesten Wissenschaften, Mathematiker und Physiker. Ihr Einwand lautet: Fünf Milliarden Jahre sind einfach zu wenig, um die Mannigfaltigkeit der so wunderbar angepaßten Tier- und Pflanzenwelt zu erklären. Bei dem Versuch, den Evolutionenvorgang mathematisch nachzuvollziehen, kommen diese Wissenschaftler vielfach zu Zeitskalen, für die 5 Milliarden Jahre, die höchstens auf der Erde verfügbar waren, niemals ausreichen würden.

Wie stellt sich der Biologe von heute die Evolution lebender Systeme vor? Nach der gegenwärtigen Auffassung durchlief der Evolutionenprozeß drei grundsätzlich verschiedene Phasen:

Die Phase der chemischen Evolution, in der sich kleine Moleküle durch äußere Energiezufuhr zu Makromolekülen verbinden. Es entstehen die Grundbausteine des Lebens.

Die Phase der Selbstorganisation von Makromolekülen, in der sich reproduzierfähige Strukturen bilden. Am Ende dieser Phase kommt es zur Fixierung des genetischen Codes.

Die Phase der Darwinschen Evolution, in der sich in einem quasi-kontinuierlichen Prozeß aus primitiven Uroorganismen höherentwickelte Lebewesen herausbilden. Es entsteht die Tier- und Pflanzenwelt unserer Tage.

Will man darum beispielsweise einen Evolutionsprozeß, wie er bei der Bildung von RNA bei einem Evolutionsexperiment abläuft, durch ein mathematisches Modell beschreiben, so wird es nützlich sein, dieses mathematische Modell sehr allgemein zu formulieren. Dieses allgemeine mathematische Modell muß eine Prozedur der Evolution beschreiben können, die auf dem Prinzip des "absoluten Zufalls" oder auf dem Prinzip des "gesiebten Zufalls" - (BRESCH: "In Wirklichkeit führen Mutationen zu Änderungen in alle Richtungen, von denen erst sekundär durch Selektion nur diejenigen übrig bleiben, die wieder zu harmonischer Einfügung führen.") - oder auf dem Prinzip der "deterministischen Naturgesetzlichkeit" beruht. Auch muß ein solches mathematisches Modell die gelegentlich nachweisbare Variation der Mutationswahrscheinlichkeit berücksichtigen können; leider entziehen diese oft angestellten Rechnungen, die zeigen sollen, daß die Mutationswahrscheinlichkeit ausreichte oder nicht ausreichte, den Boden, um Fortschritte der Evolution in einer gegebenen Zeit allein aus dem Auftreten von Mutationen oder mit einer bestimmten Selektion zu deuten. Und schließlich muß ein solches allgemeines mathematisches Modell häufig auch ohne sofortige Quantifizierung der Zustände des Evolutionsprozesses auskommen können; beispielsweise im Falle von Mustern als Zuständen haben wir zwar einen (recht primitiven) Maßstab für die Größe von Mustern, nicht aber einen für deren Komplexität oder Wirkungen. Selbst bei der vergleichsweise einfachen Bildung von RNA bei Evolutionsexperimenten ist eine Bewertung der sich bildenden RNA-Moleküle mit einem eindimensionalen Maßstab (z.B. Zahl und Stärke der Bindungen der Nukleotide) nicht möglich; derartige Bewertungen führen zu mathematischen Modellen, deren Simulationsergebnisse mit den Ergebnissen der Evolutionsexperimente nicht mehr übereinstimmen; eine vernünftige Bewertung der sich bildenden Moleküle kann bestenfalls durch mehrdimensionale Halbordnung oder durch Mischung mehrerer "konkurrierender" Maßstäbe (Zahl und Stärke der Bindungen; benötigte Zeit; Symmetrie) erreicht werden.

Im folgenden soll ein allgemeines stochastisches Modell angegeben werden, das zur Beschreibung "irreversibler" Prozesse technischer und biologischer Systeme geeignet ist. Dieses stochastische Modell liefert Monte-Carlo-Methoden zur Simulation solcher Prozesse und zur Behandlung von deterministischen und stochastischen Optimierungsproblemen.

Die Phase der chemischen Evolution ist heute in vielen Punkten im Laboratorium nachvollziehbar. Bereits im Jahre 1953 konnte S.L.MILLER (1) experimentell nachweisen, daß sich in einer künstlichen Uratmosphäre aus Ammoniak, Methan und Wasserdampf unter Energiezufuhr organische Verbindungen bilden. Die Phase der Selbstorganisation von Makromolekülen zu selbstreproduzierfähigen Einheiten ist Gegenstand einer Theorie, die M. EIGEN (2) im Jahre 1971 in den "Naturwissenschaften" veröffentlicht hat. EIGEN postuliert für die Phase der molekularen Selbstorganisation die Verknüpfung sich selbstreproduzierender Einzelzyklen zu sogenannten Hyperzyklen. Die Phase der Darwinschen Evolution schließlich läßt sich nur unvollkommen durch Experimente oder mathematische Theorien belegen. Hier steht die Beschreibung und logische Interpretation der beobachteten Naturvorgänge im Vordergrund. Durch Altersbestimmung fossiler Reste läßt sich heute durchaus ein genauer Zeitablauf der Darwinschen Evolution rekonstruieren. Wissenschaftlich erklärt wird diese Höherentwicklung der Lebewesen dann fast ausschließlich auf verbaler Ebene. Gerade das läuft aber der Einstellung des exakten Naturwissenschaftlers zuwider, der die mathematische Beschreibung eines Naturvorganges anstrebt. Denn verbale Argumente sind gewöhnlich mit einer gewissen Unschärfe verbunden, was Raum für unterschiedliche Interpretationen läßt. Demgegenüber verhält sich die mathematische Darstellung eines Naturvorganges, ist sie erst einmal gefunden, wie eine unverrückbare Säule in einem Wissenschaftsgebäude. Eine fundierte mathematische Theorie der Darwinschen Evolution würde sicher viele leidenschaftlich geführte Diskussionen über die Evolution gegenstandslos machen. Denn es wäre ja jederzeit mathematisch nachprüfbar, wie wirksam dieser oder jener Evolutionsfaktor tatsächlich ist.

In den folgenden Kapiteln wird ein etwas außergewöhnlicher Weg beschritten, um die Darwinsche Evolutionsphase mathematisch zu beschreiben. Die neue Theorie baut auf das sogenannte Glattheitspostulat und das Konzept der mathematischen Optimierungsstrategie auf. Es zeichnet sich bereits jetzt ab, daß dieses Denkmodell eine geeignete mathematische Beschreibung biologischer Evolutionsprozesse darstellt. In Verbindung mit dem "Workshop über Simulationsmethoden" sei angemerkt, daß die Idee zu dieser Theorie aus Simulationsversuchen zur biologischen Evolution hervorgegangen ist.

## 2. Simulation der Evolution

Betrachtet man stammesgeschichtliche Entwicklungsreihen, wie z.B. die Phylogenie des Pferdefußes (Abb. 1), mit den Augen des Ingenieurs, so drängt sich ein Vergleich mit ähnlichen technischen Entwicklungsreihen auf. Technische Entwicklung resultiert aus Intuition, Berechnung und Probieren. Biologische Evolution vollzieht sich weder durch

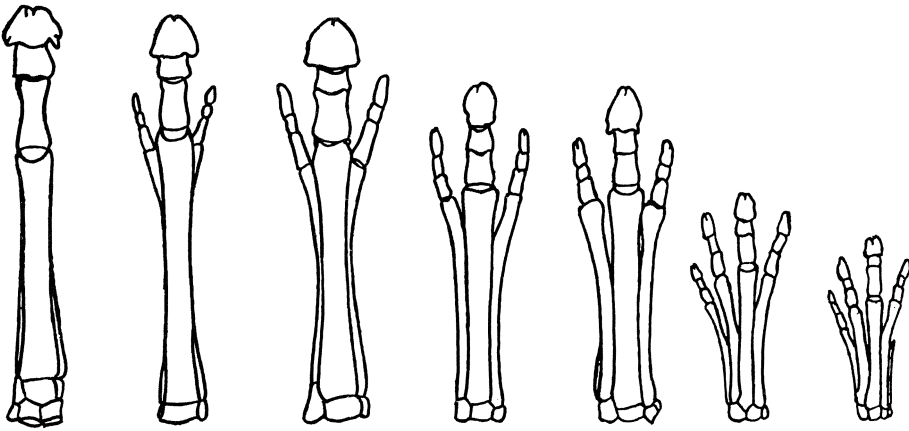


Abb. 1. Phylogenie des Pferdefußes

Intuition noch durch Berechnungen. Sie ist das Ergebnis von Experimenten. Läßt sich die Experimentiermethode der biologischen Evolution an einem technischen Modell im Laboratorium nachahmen? In der Evolutionsforschung ist zwar die Simulation noch keineswegs übliche Praxis. Es ist jedoch sicher, daß viele Streitfragen um die Idee Darwins durch Simulation hätten entschieden werden können.

Aus einem mehr praktischen Beweggrund hat der Verfasser 1964 am Herrmann-Föttinger-Institut für Strömungstechnik der TU Berlin mit dem Mutations-Selektions-Prinzip der Evolution an einem technischen Objekt experimentiert (3). Im Rahmen eines Forschungsprojekts sollte seinerzeit ein Strömungskörper entwickelt werden, der über einen großen Bereich seiner Oberfläche eine ablösende Grenzschicht mit verschwin-

dend kleiner Wandreibung aufrechterhält. Als sich die Form des Körpers nicht auf mathematischem Wege finden ließ, entstand der Plan, einen flexiblen Strömungskörper im Windkanal sukzessive zu verstellen, bis die Lösung gefunden war. In einem Vorversuch sollten nun verschiedene Verstellstrategien erprobt werden. Testobjekt war die nachfolgend beschriebene Gelenkplatte:

Sechs rechteckige Flächenstreifen wurden an ihren Längskanten gelenkig miteinander verbunden. Die Gelenke konnten einzeln verstellt und nach jeweils  $2^\circ$  Winkeländerung eingerastet werden. Jedes Gelenk besaß 51 Einraststufen. Die Faltplatte mit ihren fünf Gelenken konnte demnach  $51^5 = 345\ 025\ 251$  verschiedene Formen annehmen. Es entstand ein variabler Widerstandskörper, der in einen Windkanal eingebaut wurde, und zwar so, daß sich Anfangs- und Endkante der Platte auf einer Linie parallel zum Luftstrom befanden. In dieser Position wurde die Platte nun zu einer Zickzack-Form mit hohem Strömungswiderstand zusammengefaltet. Daraus sollte die Form mit dem geringsten Strömungswiderstand entwickelt werden.

Eine Verstell-Strategie, die in vereinfachter Form das Mutations-Selektions-Prinzip der Evolution nachbildet, zeigt die Abb. 2. Die für die Evolution wesentlichen Schritte im Generationszyklus eines Lebewesens sind:

1. Replikation der genetischen Information.
2. Auftreten zufälliger Replikationsfehler.
3. Herausbildung eines veränderten Phänotyps.
4. Bewährung des Lebewesens in der Umwelt.
5. Aussterben der weniger tüchtigen Erscheinungsform.

In die Technik übertragen ergibt sich die analoge 5-stufige Handlungsabfolge (Abb. 2):

1. Kopieren des Protokollblatts mit den Winkelnotierungen  $0_1$  bis  $0_5$ .
2. Abändern der Winkelnotierungen um kleine Zufallsbeträge.
3. Einstellen der veränderten (mutierten) Gelenkplattenform.
4. Messung des Strömungswiderstandes im Windkanal.
5. Verwerfen der Plattenform mit erhöhtem Widerstand.

Natürlich kennt man die Lösung des Gelenkplatten-Problems bereits im voraus. Den geringsten Widerstand besitzt die ebene, längsange-

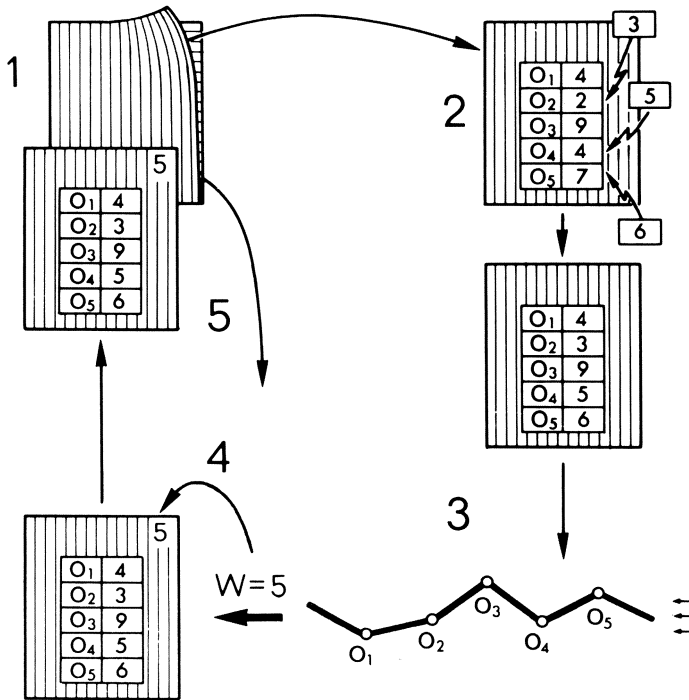


Abb. 2. Handlungsfolge zur vereinfachten Nachahmung der Evolution

strömte Platte. Das Experiment wurde durchgeführt, um zu prüfen, ob bei Anwendung des Mutations-Selektions-Verfahrens diese Form auch wirklich gefunden wird, und wenn ja, wieviele Schritte dafür benötigt werden.

Die Abb. 3 zeigt den zeitlichen Ablauf dieses Experiments. In dem Diagramm ist der Strömungswiderstand in Abhängigkeit von der Zahl der Mutationen aufgetragen. Darunter wird nach jeweils 10 Mutationen die momentane Bestform der Platte gezeigt. Die Endform der Platte, die nach 320 Schritten erreicht wurde, ist allerdings nicht völlig gerade. Das liegt daran, daß Widerstandsunterschiede zwischen einer sanft gewellten und der vollkommen ebenen Platte mit der verwendeten Meßvorrichtung nicht mehr festgestellt werden konnten. Das Optimum erweist sich als relativ flach.

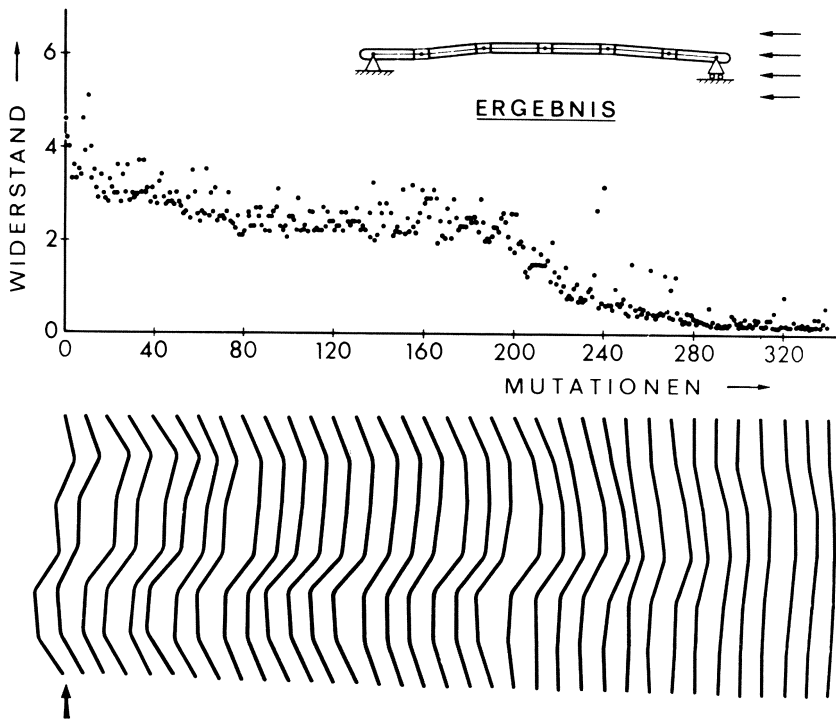


Abb. 3. Evolutionsstrategische Optimierung der parallel angeströmten Gelenkplatte

Zweifellos stellt das hier verwendete Schema, bei dem ein Elter nur einen Nachkommen erzeugt, eine extreme Vereinfachung des realen Evolutionsgeschehens dar. Sieht man von dieser Tatsache einmal ab, so werden bei der Diskussion des Versuchs wiederholt zwei Punkte der Kritik laut:

1. Das Evolutionsexperiment findet - ganz im Gegensatz zur biologischen Wirklichkeit - in einer sich nicht ändernden Umwelt statt (konstanter Luftstrom des Windkanals).
2. Die Auslese nach der so einfach zu messenden Kenngröße "Strömungswiderstand" ist unbiologisch. Die Tauglichkeit eines Lebewesens setzt sich demgegenüber aus sehr vielen Einzelleistungen zusammen.

Wie das Evolutionsexperiment an der Gelenkplatte auf eine abrupte Umweltänderung reagiert, zeigt die Abb. 4. Der Luftstrom des Windkanals bläst jetzt unter einem Winkel von  $14^\circ$  gegen die Platte, die

sich zuvor zu einer ebenen Fläche entwickelt hat. Die schräg angeströmte Fläche besitzt einen hohen Widerstand, da die Strömung auf der Oberseite abreißt. Die Gelenkplatte entwickelt sich unter der neuen Randbedingung zu einem S-förmigen Profil als Form geringsten Widerstands. Es ist gegenwärtig nicht möglich, diese Optimalform zu berechnen.

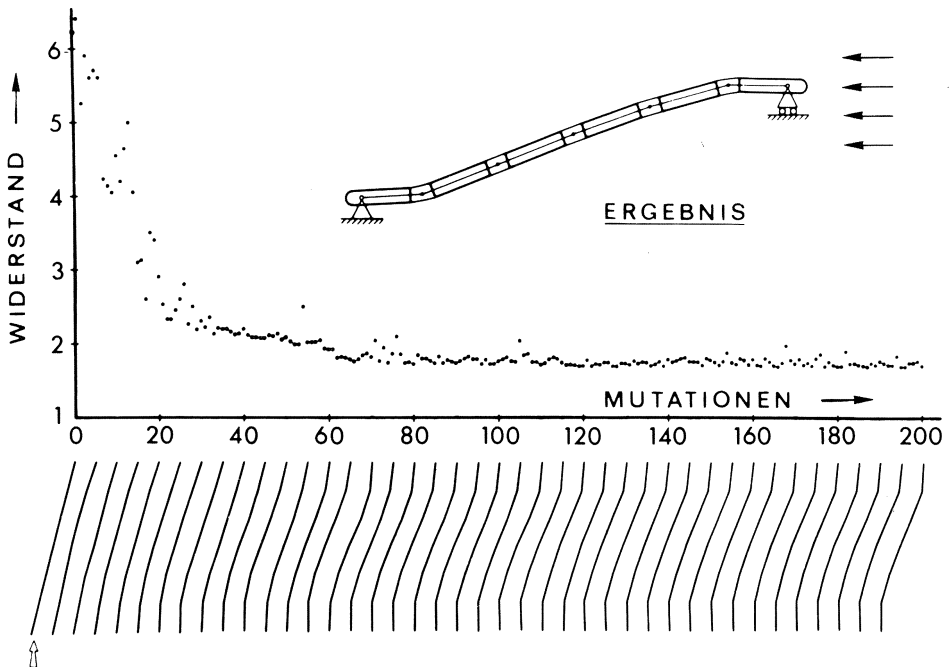


Abb. 4. Evolutionsstrategische Optimierung der schräg angeströmten Gelenkplatte

Die zweite wiederholt geäußerte Kritik betrifft die gewählte Selektionsgröße "Strömungswiderstand". Es ist richtig, daß in der Natur die Tauglichkeit eines Lebewesens aus sehr vielen Einzelleistungen zusammengesetzt ist. Doch für den Vorgang der Selektion spielt das keine Rolle. Für das Evolutionsspiel ist es dasselbe, ob das Tauglichkeitsanalogon, die technische Qualität, aus der Verknüpfung sehr vieler Größen gebildet wird oder nur aus einer einzigen Meßgröße besteht. Einschränkungen bezüglich der Selektionsgrößen die beachtet



werden müssen, betreffen vielmehr die gesamte Selektionsfunktion.

### 3. Qualitätsfunktion und Glattheitspostulat

Tatsächlich ist nicht jede denkbare Qualität als Selektionsgröße für die Simulation einer Darwinschen Evolution geeignet. Die Qualität eines technischen Objekts als Selektionsgröße muß folgende zwei Bedingungen erfüllen:

1. Zu jeder Einstellung der Variablen muß eindeutig eine Qualität gehören, im Falle von Meßwertschwankungen als statistischer Mittelwert.
2. Die Qualitätsfunktion muß das sogenannte Glattheitspostulat erfüllen.

Der Punkt 1 bedarf keiner weiteren Erläuterung. Der Punkt 2 bringt einen noch unerklärten Begriff ins Spiel: "Das Glattheitspostulat". Machen wir uns die Aussage des Glattheitspostulats an einem technischen Gebilde mit nur zwei Verstellgrößen, den Objektvariablen  $0_1$  und  $0_2$  klar (z.B. Zweigelenkplatte). Wir spannen mit den Variablen  $0_1$  und  $0_2$  eine Ebene auf. Jeder Punkt auf dieser Ebene entspricht einer bestimmten Einstellkonfiguration des Objekts. Zu jeder Einstellung gehört laut Bedingung 1 eine bestimmte meßbare Qualität. Wir tragen diesen Qualitätswert als Strecke senkrecht zur Variablenebene auf. Eine Qualitätsfunktion  $Q(0_1, 0_2)$  erfüllt das Glattheitspostulat, wenn bei dieser Auftragung ein deutlich sichtbares Gebirge entsteht. Je weniger das Gebirge zerklüftet ist, um so besser ist das Glattheitspostulat erfüllt. Würden wir die Qualitätswerte Punkt für Punkt durch einen Zufallsprozeß erzeugen, so wäre das Glattheitspostulat nicht mehr erfüllt. Ein Ordnungszustand der Qualitätswerte wäre nicht mehr feststellbar.

Normalerweise erfüllt die gemessene Qualität eines technischen Objekts das Glattheitspostulat. Grund dafür ist die Tatsache, daß die Variablenachsen Maßskalen-Eigenschaften besitzen. Anders ausgedrückt: Die Einstellzustände der Objektvariablen sind auf den Achsen nach wachsendem Ausbildungsgrad angeordnet. In der Abb. 5 a wurde auf diese Weise mit drei Objektvariablen  $0_1, 0_2, 0_3$  ein Raum aufgespannt. Jeder Punkt in diesem Raum repräsentiert die Form einer Dreigelenkplatte. Die Qualität (z.B. Widerstand der Gelenkplatte) denken wir uns jetzt als Dichte in dem betreffenden Raumpunkt realisiert. Wir

erwarten ein geglättetes Qualitätsdichtefeld im dreidimensionalen Variablenraum. Das abstrakte Modell des Variablenraumes mit einem darin enthaltenen Qualitätsdichtefeld kann formal auf  $n$  Variable erweitert werden.

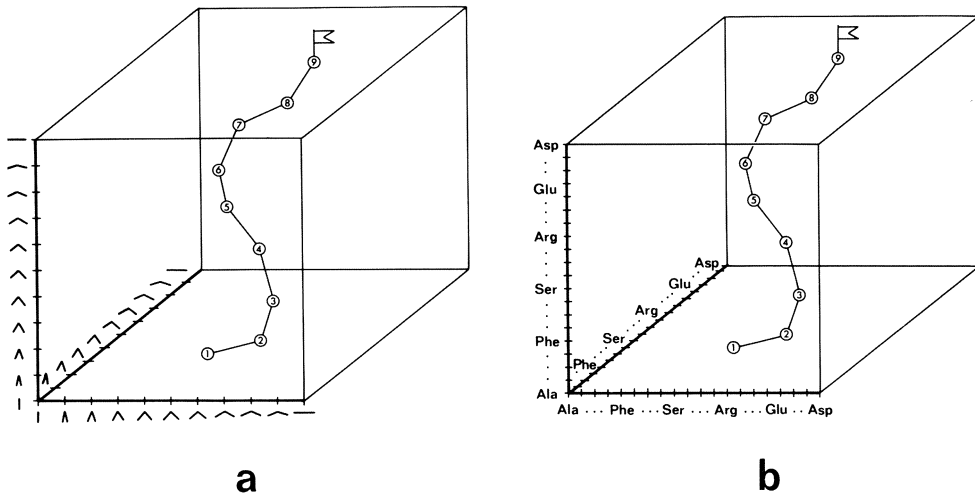


Abb. 5. a) Der technische Variablenraum  
b) Der biologische Variablenraum

Wechseln wir nun in den Bereich der Biologie über. Die morphologischen und funktionellen Eigenschaften eines Organismus ergeben sich aus der Summe seiner Eiweißmoleküle. Die Baueinheiten der Eiweißmoleküle sind Aminosäuren. Das Aminosäuremolekül kann als biochemische Stelleinheit angesehen werden, vergleichbar mit dem Gelenkwinkel der Gelenkplatte. Das biochemische Analogon zur Zweigelenkplatte wäre eine Kette aus zwei Aminosäuren, ein Dipeptid. Eine Dreigelenkplatte entspräche einem Tripeptid usw. Zur Darstellung aller möglichen Zusammensetzungen eines Tripeptids bauen wir wieder ein dreiachsiges Koordinatensystem auf. Die Achsen markieren wir mit den 20 am Eiweißaufbau beteiligten Aminosäuren (Abb. 5 b). Die Markierungen sollen derart vorgenommen werden, daß chemisch ähnliche Aminosäuren benachbart, unähnliche Aminosäuren weit auseinander liegen. Wir konstruieren also analog zur Winkelskala eine Aminosäuren-Skala. Wir stellen uns eine biochemische Eigenschaft vor und bezeichnen sie

als Qualität des Tripeptids. Wir stellen nun die These auf, daß auch in diesem Raummodell ein geglättetes Qualitätsdichtefeld existiert. Die Konstruktion eines abstrakten Aminosäuren-Raumes kann formal auf  $n$  Dimensionen erweitert werden. Ist  $n$  die Gesamtzahl der im Erbmaterial verschlüsselten Aminosäuren, so erhalten wir den vollständigen biologischen Variablenraum. Die Tauglichkeit aller möglichen Erscheinungsformen der Lebewesen bildet sich bei konstanter Umwelt als stationäre Dichteverteilung in diesem Raum ab.

Das Denkmodell eines stationären Tauglichkeitsdichtefeldes im abstrakten Aminosäurenraum bildet die Grundlage für eine Theorie der Evolution Darwinscher Art. Eine Population von Lebewesen stellt sich in dem Raummodell als eine zusammenhängende Punktwolke dar. Eine evolutive Höherentwicklung der Population spiegelt sich als eine Bewegung der Punktwolke in Richtung ansteigender Tauglichkeitsdichte wider. Die Bewegung der Punktwolke ist Folge des Wirkens von Regeln, nach denen Punkte in der Wolke neu entstehen bzw. beseitigt werden. Eine algorithmische Formulierung der Punkte-Setz- und -Eliminationsregeln im abstrakten Variablenraum nennen wir Evolutionsstrategie (4,5). Es gibt je nach dem Grad der Nachahmungsgenauigkeit der biologischen Evolution verschiedene Evolutionsstrategien (siehe Kapitel 5).

#### 4. Fortschrittsgeschwindigkeit und Fortschrittsfenster der Evolution

Der einfachste Typ einer Evolutionsstrategie besitzt den Algorithmus:

$$\begin{aligned} \underline{0}_N^g &= \underline{0}_E^g + \underline{z} \\ \underline{0}_E^{g+1} &= \begin{cases} \underline{0}_N^g & \text{für } Q(\underline{0}_N^g) \geq Q(\underline{0}_E^g) \\ \underline{0}_E^g & \text{sonst} \end{cases} \end{aligned}$$

In Worten: Durch Addition des Zufallsvektors  $\underline{z}$  zum Elternvektor  $\underline{0}_E^g$  entsteht der Vektor des Nachkommen  $\underline{0}_N^g$ . Von den Vektoren  $\underline{0}_E^g$  und  $\underline{0}_N^g$  wird derjenige mit dem größeren Qualitätswert zum Elternvektor  $\underline{0}_E^{g+1}$  der Generation  $g + 1$ . Qualitätsgleichheit wird als Verbesserung gewertet.

Dieser Algorithmus trägt die Bezeichnung "zweigliedrige Evolutionsstrategie". Mit der zweigliedrigen Evolutionsstrategie wurden die bereits beschriebenen ersten Simulationsversuche durchgeführt.

Wir wünschen uns jetzt quantitative Aussagen zur Konvergenz dieser äußerst simplen Nachahmungsstufe der Evolution. Den Ansatzpunkt dazu bildet das Glattheitspostulat, das auf zwei Dimensionen angewendet besagt: Über einem nach gewissen Regeln konstruierten Variablenfeld (zweidimensionaler Variablenraum) soll die als Höhe aufgetragene Qualität ein Gebirge ergeben. Ein Gebirge läßt sich aber zielstrebig besteigen, indem man immer dem Weg des steilsten Anstiegs folgt. Dieser sogenannte Gradientenweg als Verbindungslinie zwischen Start und Ziel der Optimierung ist vergleichbar mit dem aus der Sage bekannten Faden der Ariadne, mit dessen Hilfe Theseus zielstrebig den Weg aus dem Labyrinth findet.

Die zweigliedrige Evolutionsstrategie folgt ebenfalls dem Gradientenweg, eine Tatsache, die weiter unten noch bewiesen wird. Wir definieren ein Maß für die "Klettergeschwindigkeit", wobei wir die n-dimensionale Erweiterung des Modells miteinschließen:

$$\phi = \frac{\text{lokale Zielannäherung im Raumbereich } R}{\text{Zahl der benötigten Generationen}}$$

Wir nennen  $\phi$  die Fortschrittsgeschwindigkeit der Evolutionsstrategie im Bereich  $R$  des Variablenraumes. Zur Berechnung von  $\phi$  muß die Qualitätsfunktion  $Q(0)$  in mathematischer Form vorliegen. Es wird nun die weitgehende Annahme gemacht, daß sich die Gesamtheit der möglichen lokalen Gebirgsformen auf zwei Grundtypen reduzieren läßt: Einem ansteigenden Grat und einer kreisförmigen Kuppe. Der gratförmige Gebirgstyp erscheint besonders geeignet, das lokale Verhalten einer beliebigen Qualitätsfunktion weit ab vom Maximum nachzubilden. Umgekehrt zeigt der kuppenförmige Gebirgstyp ein Verhalten, wie man es in Maximumnähe erwarten kann.

Eine Qualitätsfunktion mit Gratcharakter ist das Korridormodell. Die Abb. 6 a zeigt die Qualitätsdichteverteilung des Korridormodells für drei Dimensionen. Nur das Innere des als quadratische Säule erscheinenden Korridors ist mit Qualitätsdichte erfüllt, während der Außenraum überall dichtefrei bleibt. Innerhalb des Korridors verteilt sich die Dichte wie folgt: Sie wächst in einer Richtung der Korridorachse

monoton an; sie ändert sich dagegen nicht in einer Querschnittsebene des Korridors. Als Gebirge im zweidimensionalen Fall betrachtet stellt das Korridormodell eine Rampe dar.

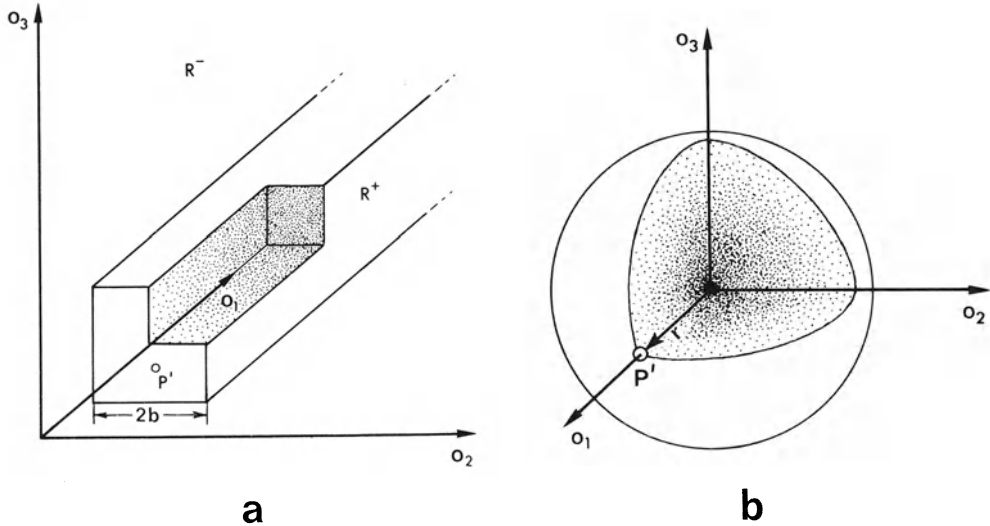


Abb. 6. a) Das Korridormodell  
b) Das Kugelmodell

Eine Qualitätsfunktion mit Kuppencharakter ist das Kugelmodell. Die Abb. 6 b zeigt wieder die Qualitätsdichteverteilung für drei Dimensionen. Die Dichte ist kugelsymmetrisch im Parameterraum verteilt. Gleiche Qualität wird durch konzentrisch angeordnete Schalen von Hyperkugeln beschrieben. Die Qualität steigt mit abnehmendem Kugelradius monoton an und erreicht im Kugelzentrum den maximalen Wert. Als Gebirge im zweidimensionalen Fall gesehen stellt das Kugelmodell eine kreissymmetrische Kuppe dar.

Für beide Modellfunktionen ist es gelungen, die Fortschrittsgeschwindigkeit  $\phi$  zu berechnen. Dabei gehorchen die Komponenten des Zufallsvektors  $\underline{z}$  einer  $(0; \sigma)$ -Normalverteilung. Ist die Variablenzahl  $n$  groß, so ergeben sich die asymptotischen Formeln:

Für das Korridormodell

$$\phi^* = \frac{s^*}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{s^*}{\sqrt{2\pi}}} \quad \text{mit} \quad \phi^* = \frac{\phi n}{b}, \quad s^* = \frac{\sigma n}{b}$$

und für das Kugelmodell

$$\phi^* = \frac{s^*}{\sqrt{2\pi}} \left\{ e^{-\left(\frac{s^*}{\sqrt{8}}\right)^2} - \frac{\sqrt{\pi} s^*}{\sqrt{8}} \left[ 1 - \phi\left(\frac{s^*}{\sqrt{8}}\right) \right] \right\}$$

mit  $\phi^* = \frac{\phi n}{r}, \quad s^* = \frac{\sigma n}{r}$

Dabei ist  $\Phi$  das Gaußsche Fehlerintegral

$$\Phi(u) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^u e^{-z^2} dz.$$

Die 1. wesentliche Aussage, die diese Formeln uns liefern, ist die Existenz eines scharfen Maximums für die Fortschrittsgeschwindigkeit. Die Abb. 7 zeigt den Verlauf des universellen Fortschrittsparameters  $\phi^*$  als Funktion des universellen Schrittweitenparameters  $s^*$ . Der Leser mag sich vielleicht darüber wundern, daß für den Schrittweitenparameter eine logarithmische Skala gewählt wurde. Dies ist notwendig, da  $s^*$  einen Bereich überstreicht, der sich nur in Zehnerpotenzen messen läßt.

Wir wollen das schmale Band der für die Evolution effektiven Schrittweiten als Fortschrittsfenster der Evolution bezeichnen. Als "Fenster" bezeichnet man in der Physik und Technik einen sehr eng begrenzten Bereich auf einer Größenskala, wobei nur innerhalb dieses Bereiches ein bestimmter Effekt auftritt. Fenster der Atmosphäre nennt man z.B. denjenigen Bereich im großen Spektrum elektromagnetischer Wellen, dessen Wellenlängen praktisch ungeschwächt die Atmosphäre durchdringen. Oder ein Startfenster in der Raumfahrt kennzeichnet denjenigen Zeitpunkt, zu dem das Zielobjekt unter antriebsenergetisch günstigsten Bedingungen erreichbar ist. Die Existenz des Evolutionsfensters besagt: Evolution durch Mutation und Selektion tritt nur in einem sehr schmalen Mutations-Schrittweitenbereich auf. Zu große oder zu kleine Mutationsschrittweiten sind tödlich für die Evolution. Schärfer formuliert: Die Richtung einer Mutation darf und muß dem Zufall überlassen werden. Die Größe einer Mutation, die Mutationsprungweite, muß jedoch gezielt sein. Zum Optimierungsprozeß der Evolution gehört

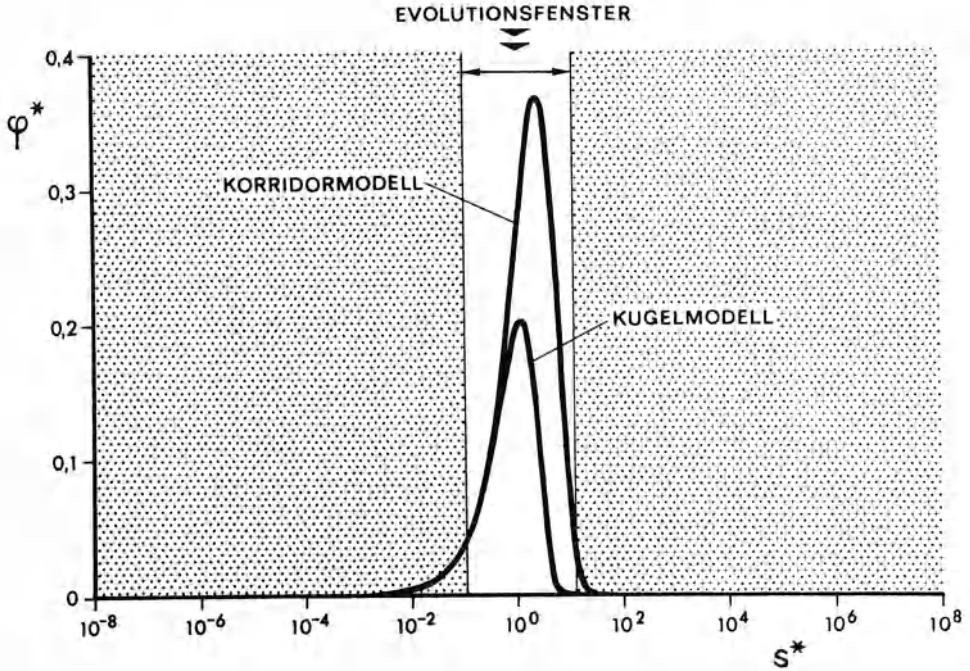


Abb. 7. Das Fortschrittsfenster der Evolution

also hinzu, daß auch die Mutationsrate optimiert wird. Wie das geschieht werden wir im Kapitel 6 kennenlernen.

Die 2. wichtige Erkenntnis, die uns die Fortschrittsformeln der zweigliedrigen Evolutionsstrategie vermitteln, betrifft die Größe der optimalen Mutationsstreuweite  $\sigma$ . Wir erhalten das Maximum der Fortschrittsgeschwindigkeit beim Korridormodell für

$$\sigma_{\text{opt}} = \frac{\sqrt{8\pi b}}{n} ,$$

und beim Kugelmodell für

$$\sigma_{\text{opt}} = \frac{1,224 r}{n} .$$

Es sei  $n \gg 1$ . Die Gesamtschrittlänge  $\gamma$  einer Mutation im Variablenraum ist dann  $\gamma = \sigma \cdot \sqrt{n}$  (5). Mit wachsender Variablenzahl  $n$  muß also  $\gamma$  proportional mit  $1/\sqrt{n}$  abnehmen, damit das Evolutionsfenster nicht verlassen wird. Das bedeutet, die Sprungweite der Mutation wird sehr klein gegenüber der Breite  $2b$  des Korridormodells bzw. dem Radius  $r$  des Kugelmodells. Die Höherentwicklung findet im Variablenraum in einem sehr dünnen Schlauch statt. Die Bahn, die die Evolutionsstrategie einschlägt, entspricht dabei dem Gradientenweg. Die Evolution verliert sich also nicht im multivariablen Raum der nahezu unendlich vielen Möglichkeiten, sondern sie diffundiert gleichsam auf einer Linie zum Qualitätsdichtemaximum.

Unter den Evolutionsbiologen ist in den letzten Jahrzehnten häufig folgende Frage diskutiert worden: Hat die Evolution größere Entwicklungssprünge aufzuweisen oder haben sich die Baupläne additiv, also durch Summierung unzähliger kleiner, durch Selektion kanalisierter Mutationsschritte herausgebildet (6). Das Ergebnis der hier vorgestellten Theorie der Darwinschen Evolution spricht für die Additions-Hypothese. Das würde bedeuten, daß sprunghafte Typenumbildungen, wie sie in paläontologischen Entwicklungsreihen auftreten, lediglich durch Überlieferungslücken bedingt sind.

##### 5. Algorithmen von Evolutionsstrategien

Wir wollen nun das aus theoretischen Gründen stark idealisierte Schema der zweigliedrigen Evolutionsstrategie verlassen. Unser Ziel ist, Algorithmen höherer Nachahmungsformen der biologischen Evolution zu entwerfen. Ein bewährtes Mittel, um Evolutionsstrategien systematisch darzustellen, sind symbolische Spiele mit Karten. Die Kartenspiele werden unter Einhaltung gewisser elementarer Spielregeln, die durch Spielzeichen angedeutet sind, durchgeführt. In der Abb. 2 haben wir bereits ein solches Evolutionsspiel mit Karten kennengelernt. Die Spielzeichen, die wir jetzt für unsere genaueren Evolutions-Kartenspiele benötigen, sind in der Abb. 8 zusammengestellt. Wir wollen die Bedeutung dieser Spielzeichen der Reihe nach abhandeln:

Spielzeichen "Variablensatz": Eine einzelne Karte stellt einen Informationsträger dar. Auf diesem Informationsträger sind die Einstellzustände der Variablen des technischen bzw. biologischen Systems



niedergeschrieben. Das sind üblicherweise Dezimalzahlen in der Technik bzw. stets quaternärkodierte Nukleotidbasentriplets in der Biologie.

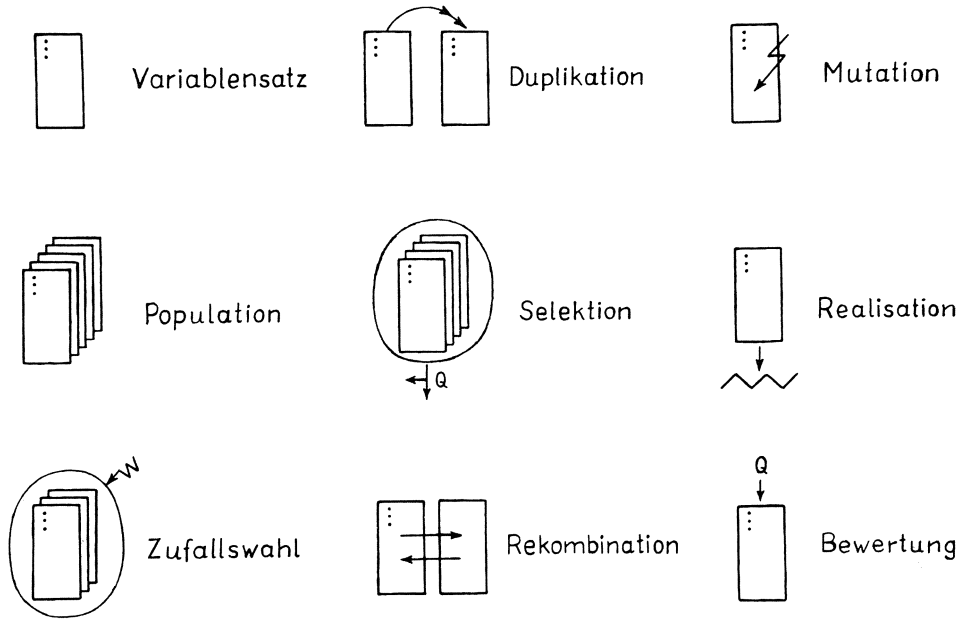


Abb. 8. Spielzeichen für Evolutionsstrategien

Spielzeichen "Population": Ein Satz von Karten enthält die Gesamtinformation der zu einer Population zusammengeschlossenen Individuen einer Generation. Die Variabilität einer Population ist durch die unterschiedlichen Einstellwerte der Variablen auf den einzelnen Karten gegeben.

Spielzeichen "Zufallswahl": Die Umrandung eines Kartensatzes soll eine Urne symbolisieren. Das mit einem Pfeil versehene  $w$  bedeutet, daß eine Karte zufällig aus der Urne herausgegriffen wird. Befinden sich innerhalb der Umrandung mehrere Populationen, so bezieht sich die Zufallswahl auf diese Einheiten. Wenn nicht anders vereinbart, so erfolgt die Zufallswahl nach einer gleichverteilten Wahrscheinlichkeit.

Spielzeichen "Duplikation": Ein Doppelpfeil weist auf eine Kartenverdoppelung hin. Die Information der einen Karte soll auf eine zweite übertragen werden. Ein Doppelpfeil an einer Population heißt, daß der gesamte Kartensatz kopiert werden soll.

Spielzeichen "Selektion": Die Umrandung kennzeichnet wieder eine Urne, aus der Karten herausgenommen werden. Der sich verzweigende Pfeil mit dem danebenstehenden  $Q$  heißt, daß dabei eine Auslese nach der Qualität  $Q$  vorgenommen wird. Die herausselektierten Karten weisen höhere Qualitätswerte auf als der aus dem Prozeß herausfallende Rest. Befinden sich innerhalb der Umrandung mehrere Populationen, so bezieht sich die Selektion auf diese Einheiten. - Wir bilden aus den Qualitäten  $Q$  der Individuen einer Population den Mittelwert  $\bar{Q}$ . Ferner bezeichnen wir die tatsächliche Qualität einer Population mit  $Q'$ . Dann kann  $Q'$  größer als  $\bar{Q}$  sein, wenn sich z.B. soziale Verhaltensstrukturen in einer Population bilden.

Spielzeichen "Rekombination": Zwei gegenläufige Pfeile symbolisieren einen Mischungsprozeß. Es können erstens die Variablenwerte zweier oder mehrerer Karten gemischt werden (Mischungspfeile zwischen einzelnen Karten). Aber es können zweitens auch die Individuen zweier oder mehrerer Populationen vermischt werden (Mischungspfeile zwischen Kartensätzen). Wir wollen in Gedanken die Variablen auf jeder Karte von 1 bis  $n$  durchnummerieren. Bei der Variablenmischung ist dann dafür zu sorgen, daß für den Aufbau einer Nachkommenkarte jede Variablennummer genau einmal aus einer Mischungsurne gezogen wird, damit wieder ein vollständiger Variablensatz entsteht. Einfacher vollzieht sich die Individuenmischung. Sämtliche Karten der zu mischenden Populationen gelangen in eine Mischungsurne. Dann wird aus der Urne so oft eine Karte gezogen, bis eine Population mit der ursprünglichen Individuenzahl wiederhergestellt ist. - Die hier angesetzten Mischungsregeln sind mathematisch besonders einfach zu fassen. Die Regeln müssen modifiziert werden, sobald die biologische Realität genauer simuliert werden soll,

Spielzeichen "Mutation": Ein Zickzackpfeil an einem Variablensatz heißt, daß die Variablenwerte dieses Satzes durch einen Zufallsprozeß (meist mit normalverteilter Wahrscheinlichkeitsdichte) abgeändert werden sollen. Dabei können sämtliche Variablenwerte einer Zufallsänderung unterworfen werden. Es können aber ebenso nur einige

Variablennummern herausgewürfelt werden, die dann allein eine Zufallsänderung erfahren.

Spielzeichen "Realisation": Mit diesem Spielschritt wird die Ebene der Information verlassen. Der auf der Karte vermerkte Einstellzustand der Objektvariablen wird realisiert. In der biologischen Welt entsteht aus der genetischen Information das Erscheinungsbild des Lebewesens. In der Technik wird nach den Angaben auf dem Protokollblatt beispielsweise die Form einer Gelenkplatte eingestellt (1. Evolutionsexperiment). Das Zeichen für die Realisation, eine Zickzacklinie, wurde der Gelenkplatte nachempfunden.

Spielzeichen "Bewertung": Aus spieltechnischen Gründen erfolgt durch diesen Schritt ein formaler Rücksprung in die Informationsebene. Die gemessene Qualität  $Q$ , die sich aus der neuen Einstellung der Objektvariablen in der Realisationsebene ergibt, wird auf der Karte vermerkt. Diese Notierung der Qualität auf der betreffenden Karte ist als eine Hilfsoperation anzusehen, die in der biologischen Realität nicht auftritt.

Wir wollen mit unseren Spielzeichen jetzt verschiedene Formen von Evolutionsstrategien aufbauen. Wir beginnen mit der

(1+1)-gliedrige Evolutionsstrategie (Abb. 9a): Der Variablensatz eines Elters wird dupliziert. Das erhaltene Duplikat wird mutiert, realisiert und bewertet. Dann gelangen Elter und Nachkomme in eine Selektionsurne, aus der die qualitätsbeste Datenkarte ausgelesen und zum Elter der nachfolgenden Generation erklärt wird.

Die (1+1)-ES haben wir bereits unter dem Namen "zweigliedrige Evolutionsstrategie" kennengelernt (Abb. 2). Besser wird die biologische Wirklichkeit wiedergegeben, wenn der Elter nicht nur einen, sondern mehrere Nachkommen erzeugt. So arbeitet z.B. eine

(1+6)-gliedrige Evolutionsstrategie (Abb. 9b): Der Variablensatz eines Elters wird jetzt 6 mal dupliziert. Die mutierten und nach der Realisation bewerteten Kartenduplikate gelangen zusammen mit der Elternkarte in die Selektionsurne. Hier wird wieder die beste Datenkarte ausgelesen und zum Elter der nachfolgenden Generation erklärt.

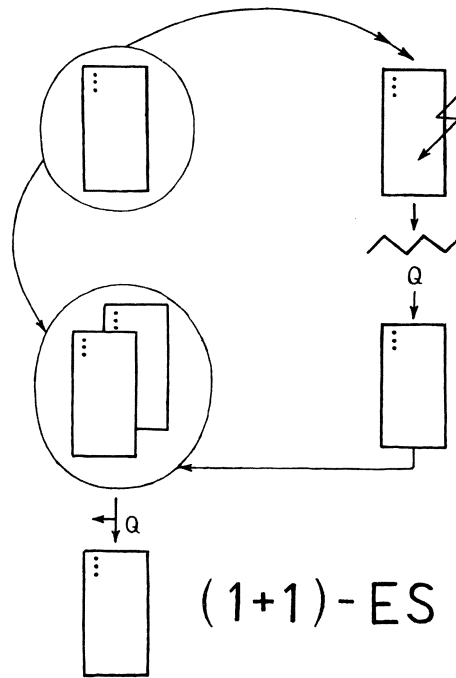


Abb. 9a. (1+1)-gliedrige Evolutionsstrategie

Wir wollen die (1+6)-gliedrige Evolutionsstrategie durch eine kleine Modifikation umwandeln in eine

(1,6)-gliedrige Evolutionsstrategie (Abb. 9c): Dieses Schema unterscheidet sich von dem vorangegangenen darin, daß nicht mehr der Elter plus die Nachkommen, sondern nur noch die Nachkommen in die Selektionsurne eingegeben werden. Der Elter scheidet aus dem Prozeß aus, auch wenn er eine höhere Qualität als sämtliche Nachkommen aufweist.

Wiederum besser wird die Evolution simuliert, wenn in einer Generation mehrere Eltern Nachkommen produzieren. Ein Beispiel für ein solches Schema ist eine

(3,9)-gliedrige Evolutionsstrategie (Abb. 9d): 3 Eltern erzeugen in zufälliger Folge insgesamt 9 Nachkommen. Die mutierten und nach der Realisation bewerteten Datenkarten der Nachkommen gelangen wie-

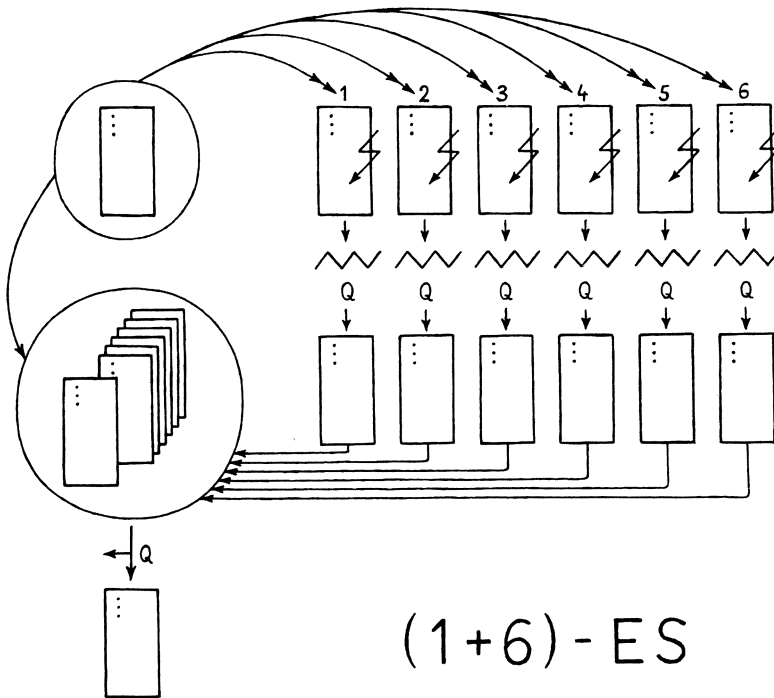


Abb. 9b.  $(1+6)$ -gliedrige Evolutionsstrategie

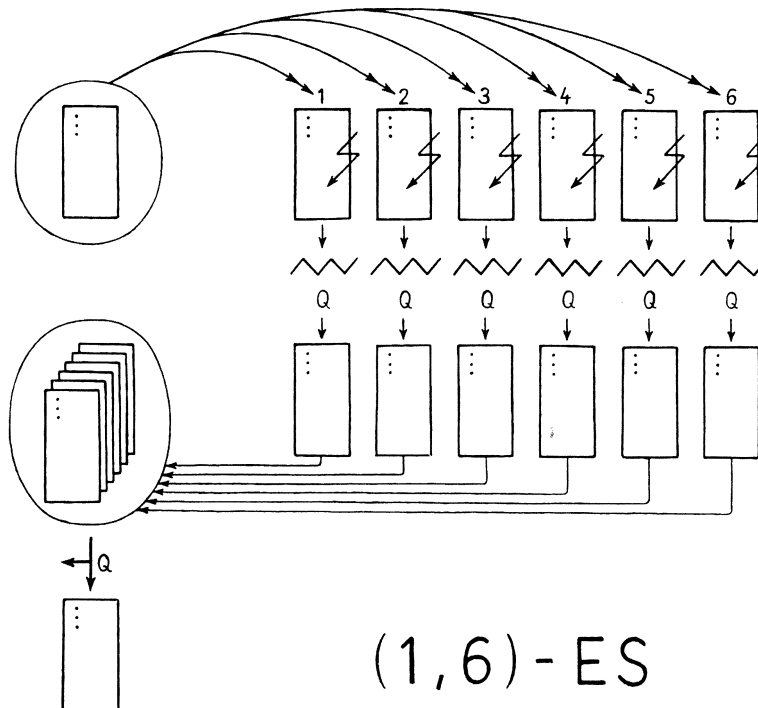


Abb. 9c.  $(1,6)$ -gliedrige Evolutionsstrategie

der in die Selektionsurne. Diesmal werden die 3 besten Datenkarten ausgelesen und zu Eltern der nachfolgenden Generation erklärt.

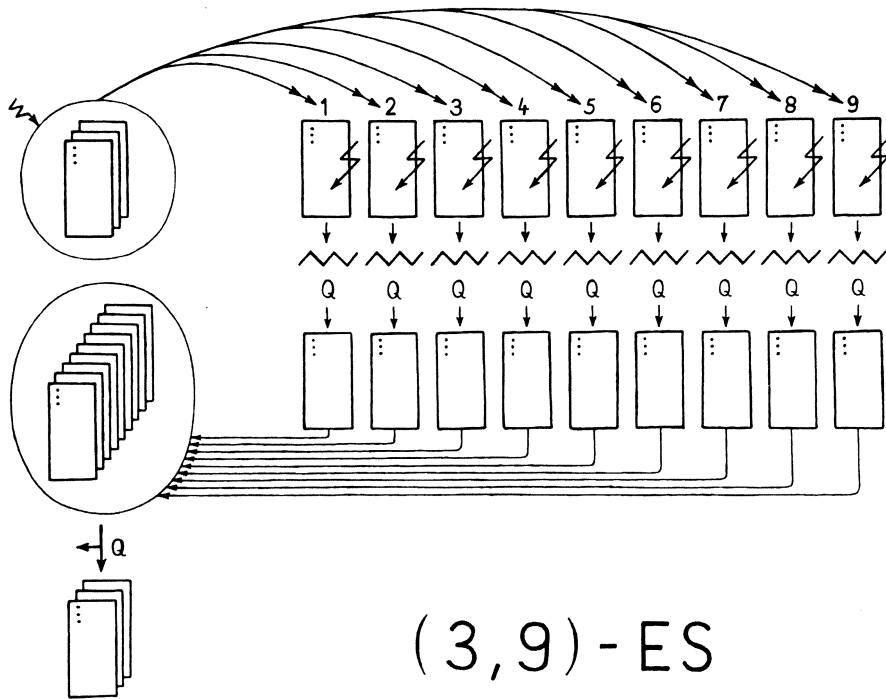


Abb. 9d. (3,9)-gliedrige Evolutionsstrategie

Die oben beschriebenen Evolutionsstrategien tragen die gemeinsame Kurzbezeichnung  $(\mu, \lambda)$ -ES. Lies: Mü Plus oder Komma Lambdagliedrige Evolutionsstrategie. Dabei bedeutet  $\mu$  die Zahl der Eltern und  $\lambda$  die Zahl der Nachkommen in einer Generation. Das Pluszeichen steht für den Fall, daß Eltern und Nachkommen zusammen in die Selektionsurne eingebracht werden. Das Kommazeichen wird gewählt, wenn die Eltern nicht in die Auslese mit einbezogen werden. Damit die Kommastrategie funktioniert, muß  $\lambda \geq \mu$  sein. Die elegante Nomenklatur der Plus- oder Kommastrategie wurde erstmals von H.P. SCHWEFEL in seiner Dissertation (7) eingeführt.

Es ist nun an der Reihe, in das Handlungsschema der Evolutionsstrategie einen Mischungsmechanismus nach dem Vorbild der sexuellen

Fortpflanzung in der Natur einzufügen. Ein Schema mit Mischung der Variablenwerte zweier Eltern beschreibt beispielsweise eine

(6/2,10)-gliedrige Evolutionsstrategie (Abb. 9e): Hier erzeugen 6 Eltern insgesamt 10 Nachkommen, wobei allerdings ein Elter im Mittel nur die Hälfte seiner Variablenwerte auf einen Nachkommen überträgt. Genau gesehen entsteht der Nachkomme wie folgt: Zwei Elternkarten werden zufällig aus der Population herausgegriffen und dupliziert. Die Variablen (Nummer und Wert zusammen) werden aus den Kartenduplikaten gewissermaßen herausgeschnitten und in eine Mischungsurne eingebracht. Aus der Urne wird der neue, vollständige Variablensatz des Nachkommen gezogen. Wie bisher gelangen die 10 Nachkommenkarten dann nach vollzogener Mutation, Realisation und Bewertung in die Selektionsurne, aus der dann die 6 besten Karten herausselektiert und als Eltern für die nachfolgende Generation verwendet werden.

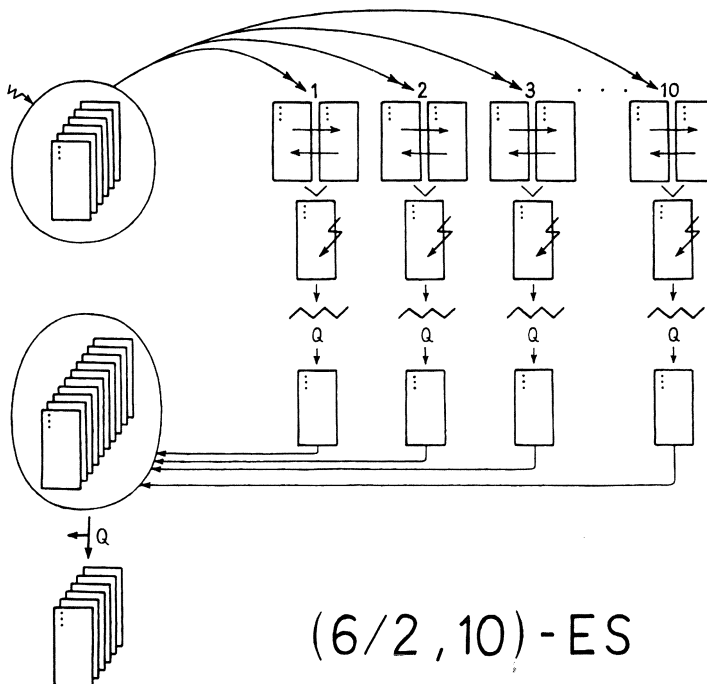


Abb. 9e. (6/2,10)-gliedrige Evolutionsstrategie

In der Evolutionstheorie wird in der Regel das Individuum als Selektionseinheit betrachtet. Damit läßt sich aber nicht erklären, weshalb Eigenschaften durch Evolution entstehen können, die für das Individuum neutral oder sogar nachteilig sind und lediglich die Population als Ganzes begünstigen. Um z.B. die Entwicklung altruistischer Verhaltensweisen oder einer genetisch festgelegten Lebenszeit bei Lebewesen zu verstehen, müssen wir annehmen, daß in der Evolution nicht nur das Individuum, sondern zuweilen auch die Population als Selektionseinheit wirksam wird. So gesehen bildet die biologische Art ein Aggregat miteinander konkurrierender Populationen. Wir wollen in unserem Evolutionskartenspiel auch diesen Aspekt berücksichtigen. Beispiel für ein Schema, bei dem neben der Individuenauslese auch ganze Populationen selektiert werden, ist eine

[2,3(4,7)]-gliedrige Evolutionsstrategie (Abb. 9f): Die Schreibweise als Zweiklammer-Ausdruck soll andeuten, daß es sich hier um eine formale Erweiterung des bisherigen Musters handelt. Innerhalb der runden Klammer stehen weiterhin Individuen als Spieleinheiten. Außerhalb der runden, d.h. in den eckigen Klammern, befinden sich dagegen Populationen als Spieleinheiten. Das Verfahren läuft wie folgt ab: 2 Elternpopulationen führen 3 mal hintereinander eine (4,7)-gliedrige Evolutionsstrategie aus. Die Selektion nach der individuellen Qualität  $Q$  liefert also 3 Nachkommenpopulationen. Diese gelangen nun als Einheiten in eine zweite Selektionsurne, aus der aufgrund ihrer gruppenspezifischen Qualität  $Q' = \bar{Q}$  die 2 besten Populationen herausgesucht werden. Die gruppenspezifische Qualität  $Q'$  wird hier durch den Mittelwert  $\bar{Q}$  der Individuen-Qualitäten ausgedrückt. Damit kann auf ein Realisierungs- und Bewertungszeichen in der Populationsebene in der Abb. 9f verzichtet werden.

Schließlich gibt es in der Populationsbiologie noch den wichtigen Faktor des Genflusses zwischen Populationen. Darunter versteht man den genetischen Mischungsprozeß, der sich einstellt, wenn Individuen zwischen getrennten Populationen derselben Art ausgetauscht werden. Wir gelangen zur Schreibform einer Evolutionsstrategie mit Individuenmischung, indem wir das innerhalb der Individuenklammer verwendete Schreibzeichen für die Variablenmischung formal auf die Populationsklammer übertragen. Ein Spielschema, bei dem sowohl einzelne Variable als auch ganze Variablenätze miteinander gemischt werden, ist z.B. eine



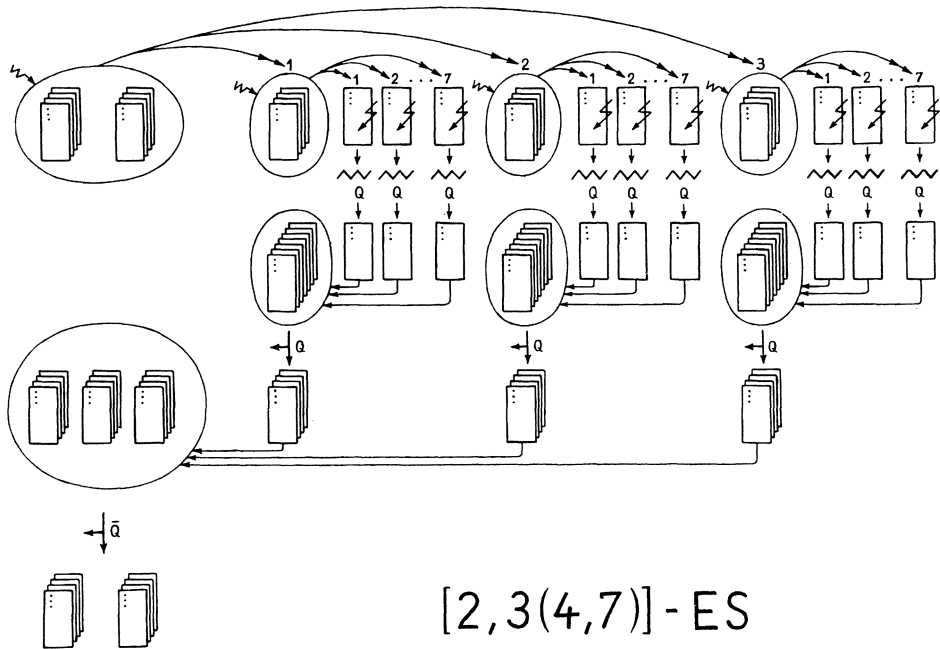


Abb. 9f.  $[2, 3(4, 7)]$ -gliedrige Evolutionsstrategie

$[4/3, 6(3/2, 9)]$ -gliedrige Evolutionsstrategie (Abb. 9g): Es wird 6 mal hintereinander ein  $(3/2, 9)$ -gliedriges Evolutionsspiel ausgeführt. Für jedes dieser Unterspiele wird eine Ausgangspopulation aus 3 Elternindividuen benötigt. Diese Elternpopulationen werden durch folgenden Mischungsprozeß hergestellt: Aus dem Pool der 4 Ausgangspopulationen werden zufällig 3 Populationen ausgewählt. Deren Individuen werden dann nach Mischung in einer Urne zu 3 neuen Populationen zusammengestellt. Der restliche Spielablauf mit diesen 3 Elternpopulationen folgt den bereits bekannten Regeln.

Tatsache ist, daß bei der Übersetzung des verwickelten biologischen Evolutionsgeschehens in abstrakte Spielschemata erhebliche Vereinfachungen vorgenommen wurden. Dabei war der Leitgedanke entscheidend, die elementaren Spielregeln für den Aufbau von Evolutionsstrategien so zu gestalten, daß sie sich mathematisch so einfach wie möglich handhaben lassen. Selbstverständlich muß das biologische Grundphänomen dabei erhalten bleiben. Es sind also hauptsächlich mathematische Gründe, weshalb z.B. für die Mechanismen der Zufallswahl und Rekombination

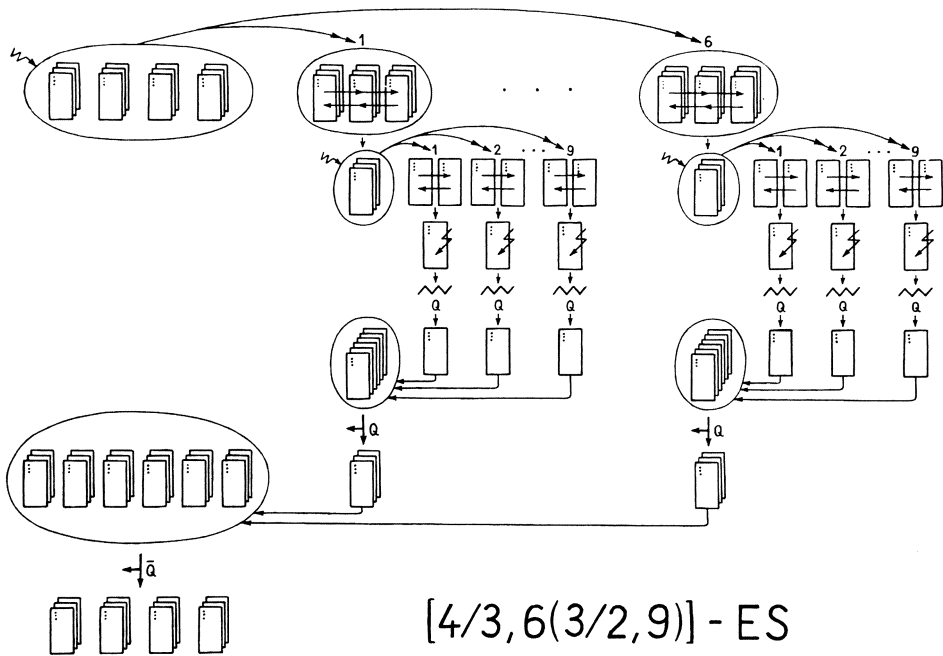


Abb. 9g.  $[4/3, 6(3/2, 9)]$  -gliedrige Evolutionsstrategie

bination gleichverteilte Wahrscheinlichkeiten und für die Mutations-sprünge normalverteilte Wahrscheinlichkeiten angesetzt werden. Gewiß müssen weitere Spielzeichen eingeführt werden, wenn der biologische Evolutionsvorgang genauer simuliert werden soll. Das hätte in dem hier verfolgten Konzept aber nur dann einen Sinn, wenn eine reelle Chance besteht, daß solche besonders wirklichkeitsgetreuen Evolutions-spiele auch einer mathematischen Behandlung zugänglich sind.

## 6. Skizze einer Theorie der Darwinschen Evolution

Sämtliche im vorangegangenen Kapitel beschriebenen Formen von Evolu-tionsstrategien lassen sich unter der Kurzbezeichnung

$$[\mu'/\sigma', \lambda'(\mu/\sigma', \lambda)]-ES$$

zusammenfassen. Es bedeuten:

- $\mu'$  = Zahl der Elternpopulationen
- $\lambda'$  = Zahl der Nachkommenpopulationen
- $\sigma'$  = Mischungszahl für Populationen
- $\mu$  = Zahl der Elternindividuen
- $\lambda$  = Zahl der Nachkommenindividuen
- $\sigma$  = Mischungszahl für Individuen.

Hat man eine Evolutionsstrategie durch ein Kartenspiel dargestellt, so reizt es natürlich, dieses Spiel auch auszuprobieren. Durch Simulationsversuche auf einem Digitalrechner läßt sich die Adaptationseigenschaft jeder der aufgeführten Evolutionsstrategien testen. Die Krönung der Theorie wäre jedoch die Entwicklung einer allgemeingültigen Formel für die Fortschrittsgeschwindigkeit  $\phi$  der  $[\mu'/\sigma', \lambda'(\mu/\sigma, \lambda)]$ -gliedrigen Evolutionsstrategie im  $n$ -dimensionalen Variablenraum. Wie im dritten Kapitel bereits ausgeführt wurde, hängt aber  $\phi$  noch vom Ordnungszustand der Qualitätsdichtewerte im Variablenraum ab. Nun haben wir für ein evolutionsfähiges System gefordert, daß die Qualitätsdichteverteilung als Ordnungszustand eine gewisse Glattheit aufweist. Grundgedanke der hier skizzierten Theorie der Darwinschen Evolution ist, bereits mit dieser Teilkenntnis der Eigenschaft einer Qualitäts- bzw. Tauglichkeitsfunktion eine Aussage über die Evolutionsgeschwindigkeit eines biologischen Systems für diese oder jene Strategievarianten zu machen. Gewiß würde eine exakte mathematische Fassung der Tauglichkeitsfunktion, könnte sie gefunden werden, dieser Aussage einen höheren Grad an Zuverlässigkeit verleihen. Für Makromoleküle im Übergangsfeld zwischen belebter und unbelebter Materie konnte erstmals M. EIGEN (2) den Tauglichkeitswert (dort Wertfunktion genannt) quantitativ formulieren. Da kaum angenommen werden kann, daß es gelingt, auch für ein höherentwickeltes Lebewesen eine Tauglichkeitsfunktion anzugeben, ist es bereits ein Fortschritt, sich nur auf das Glattheitspostulat zu stützen. Von allen denkbaren Tauglichkeitsfunktionen ist dann nur noch ein Bruchteil davon auch erlaubt. Und aus diesem Bruchteil wird man wiederum nur die Funktionen auswählen, die sich am besten für eine mathematische Behandlung eignen, und das sind zur Zeit das Korridormodell und das Kugelmodell.

Speziell für das Qualitätsdichtefeld des Kugelmodells ist es gelungen, Formeln für die Fortschrittsgeschwindigkeit  $\phi$  der in den Abb. 9a bis 9d dargestellten Evolutionsstrategien abzuleiten. Nachfolgend möchte ich das Ergebnis für die zur Zeit im Mittelpunkt des theore-

tischen und praktischen Interesses stehende  $(1, \lambda)$ -gliedrige Evolutionsstrategie angeben. Ihr Algorithmus lautet:

$$\begin{aligned} 0_{-N1}^g &= 0_{-E}^g + \underline{z}_1 && (1. \text{ Nachkomme der Generation } g) \\ &\vdots \\ 0_{-N\lambda}^g &= 0_{-E}^g + \underline{z}_\lambda && (\lambda. \text{ Nachkomme der Generation } g) \end{aligned}$$

Es sei  $N \nu$  bester Nachkomme:  $Q(0_{-N\nu}^g) = \text{Max} \{Q(0_{-N1}^g), \dots, Q(0_{-N\lambda}^g)\}$

$$0_{-E}^{g+1} = 0_{-N\nu}^g \quad (\text{Elter der Generation } g + 1)$$

Es sind  $\underline{z}_1, \underline{z}_2, \dots$  wieder Zufallsvektoren mit  $(0; \sigma)$ -normalverteilten Komponenten. Auf die recht umfangreiche Ableitung der Formel für die Fortschrittsgeschwindigkeit  $\phi$  der  $(1, \lambda)$ -gliedrigen Evolutionsstrategie müssen wir hier verzichten. Für den Fall sehr vieler Variablen ( $n \gg 1$ ) ergibt sich die Näherungslösung:

$$\phi_{1, \lambda}^* = s^* \Psi^{-1} \left( \frac{\lambda}{\sqrt{1/2}} \right) - \frac{1}{2} s^{*2} \quad \text{mit} \quad \phi^* = \frac{\phi n}{r}, \quad s^* = \frac{\sigma n}{r}.$$

Dabei bedeutet  $\Psi^{-1}$  die Umkehrfunktion des in der Statistik gebräuchlichen Fehlerintegrals:

$$\Psi = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^x e^{-\frac{t^2}{2}} dt.$$

Die Funktion  $\Psi^{-1}$  ist übrigens heute schon auf einem Statistik-Taschenrechner verfügbar. Betrachten wir den Verlauf von  $\phi_{1, \lambda}^*(s^*)$ . Würden wir diese Funktion mit in das Diagramm der Abb. 7 eintragen, so zeigt der Vergleich mit den bereits gezeichneten Kurven einen sehr ähnlichen Verlauf (für positive  $\phi$ -Werte). Mit anderen Worten: Auch die  $(1, \lambda)$ -gliedrige Evolutionsstrategie besitzt das typische "Fensterverhalten". Evolutives Fortschreiten ist nur möglich, wenn die Mutationssprungweiten im Evolutionsfenster liegen. Bei zu großen Mutationssprüngen wird die Fortschrittsgeschwindigkeit sogar sehr schnell negativ.

Überspitzt kann man sagen: Kernpunkt der Darwinschen Evolution ist weniger das Prinzip der Mutation und Selektion, sondern mehr der Mechanismus, der dafür sorgt, daß die Mutation genau die richtige Größe hat. Wo finden wir aber diesen Mechanismus? Sicherlich noch nicht in dem zuletzt dargestellten Algorithmus. Deshalb darf diese Form der  $(1, \lambda)$ -gliedrigen Evolutionsstrategie noch nicht als ver-

einfache mathematische Formulierung eines Darwinschen Evolutionsprozesses angesehen werden. Richtig lautet der Algorithmus wie folgt:

$$\begin{aligned}
 S_{N1}^g &= S_E^g \cdot \zeta_1 \\
 \underline{0}_{N1}^g &= \underline{0}_E^g + S_{N1}^g \underline{z}_1 & (1. \text{ Nachkomme der Generation } g) \\
 &\vdots \\
 S_{N\lambda}^g &= S_E^g \cdot \zeta_\lambda \\
 \underline{0}_{N\lambda}^g &= \underline{0}_E^g + S_{N\lambda}^g \underline{z}_\lambda & (\lambda. \text{ Nachkomme der Generation } g)
 \end{aligned}$$

Es sei  $N_\nu$  bester Nachkomme:  $Q(\underline{0}_{N_\nu}^g) = \text{Max} \{Q(\underline{0}_{N1}^g), \dots, Q(\underline{0}_{N\lambda}^g)\}$

$$\begin{aligned}
 S_E^{g+1} &= S_{N_\nu}^g \\
 \underline{0}_E^{g+1} &= \underline{0}_{N_\nu}^g & (\text{ Elter der Generation } g + 1)
 \end{aligned}$$

Der Unterschied zum vorhergehenden Algorithmus besteht darin, daß jetzt die Mutationsschrittweite  $s$  als zusätzliche Variable auftritt. Wir bezeichnen  $s$  als Strategievariable. Unser Spielzeichen "Variablensatz" umfaßt jetzt also zwei Variablentypen, die Strategie- und die Objektvariable. Die Mutationsschrittweite  $s$  als Strategievariable unterliegt wie jede Objektvariable einer Mutation. Allerdings wird  $s$  mittels einer logarithmisch normalverteilten Zufallszahl  $\zeta$  multiplikativ verändert. Im Gegensatz dazu werden ja Objektvariable additiv verändert. Mit der multiplikativen Änderungsform wird gewährleistet, daß die Schrittweite  $s$  den ausgedehnten Variationsbereich schnell überstreichen kann. Die multiplikative Variationsart läßt sich auch als eine additive deuten, wenn man für  $s$  eine logarithmische Skala wählt. Tatsächlich wurde eine logarithmische Teilung der Schrittweitzkala im Fensterdiagramm (Abb. 7) vorgenommen. Multiplikative Variation der Schrittweite durch logarithmisch normalverteilte Zufallszahlen und logarithmische Teilung der Schrittweitzkala im Fensterdiagramm bedingen sich also wechselseitig.

Grundgedanke des Evolutionsalgorithmus mit Schrittweitenmutationen ist, in der Generation  $g$  die  $\lambda$  Objektvariablensätze mutativ mit unterschiedlichen Schrittweiten zu ändern. Der Elter der Generation  $g + 1$  erhält dann den Objektvariablensatz und die Mutationsschrittweite des qualitätsbesten Nachkommen zugewiesen. Es ist anzunehmen,

daß dies in den meisten Fällen derjenige Nachkomme ist, dessen Mutationsschrittweite der lokalen Topologie des Qualitäts- bzw. Tauglichkeitsdichtefeldes am besten angepaßt ist. Anders ausgedrückt: Unter den  $\lambda$  Nachkommen wird diejenige Schrittweite ausgelesen, die am günstigsten im Evolutionsfenster plaziert ist.

Befassen wir uns nunmehr mit der biologischen Realität. Wir fragen nach dem Analogon zur Mutation der Mutationsschrittweite. Nun ist bereits seit Jahrzehnten bekannt, daß Mutationsraten einer genetischen Kontrolle unterliegen. Die Gene, welche die Mutationsrate anderer Gene beeinflussen, heißen Mutatorgene. Es sind Mutationen an Mutatorgenen beobachtet worden, welche die Mutationsrate eines Genortes um den Faktor 1000 erhöht bzw. erniedrigt haben. Die Voraussetzungen für eine schnelle Veränderung der Mutabilität in beiden Richtungen sind also im biologischen Bereich gegeben. Differenziert arbeitet der Mechanismus wie folgt: Die an Lebewesen beobachtete Mutationsrate ist das Ergebnis mangelnder Exaktheit der DNS-Replikation. Nun tritt DNS-Replikation praktisch niemals spontan auf, sondern sie wird durch Enzyme bewirkt. Dieser Enzymkomplex, der neben der Replikation auch bereits aufgetretene Fehler repariert, kann nun sehr exakt arbeiten (Folge: Kleine Mutationsrate) oder weniger genau funktionieren (Folge: Hohe Mutationsrate). Die Information über die Aminosäuren-Zusammensetzung des Replikations- und Reparaturenzym ist ihrerseits wieder als Nukleotidbasensequenz in einem DNS-Abschnitt des Erbmaterials verschlüsselt. Angenommen es tritt in diesem Bereich des DNS-Moleküls eine Mutation auf. Die Folge ist eine veränderte Arbeitsfähigkeit des Enzymkomplexes und damit eine veränderte Mutationsrate. Wichtig ist in diesem Zusammenhang, daß die so veränderte Mutationsrate weitervererbt werden kann.

Kehren wir nun zurück zu unserem mathematischen Algorithmus der  $(1, \lambda)$ -gliedrigen Evolutionsstrategie mit variablen Mutationsschrittweiten. Umfangreiche Simulationsversuche haben bestätigt, daß der in diesem Algorithmus enthaltene Mechanismus der Schrittweitenadaption hervorragend funktioniert. Diese Tatsache hat dazu geführt, die  $(1, \lambda)$ -gliedrige Evolutionsstrategie mit Schrittweitenmutationen zu einem universellen mathematisch-technischen Optimierungsverfahren auszubauen. Ich möchte nachfolgend einige grundlegende technische Anwendungen der  $(1+1)$ -ES, der  $(1, \lambda)$ -ES und der  $(\mu, \lambda)$ -ES aufzählen. Bei der inzwischen überholten  $(1+1)$ -ES erfolgte die Schrittweitensteuerung nach der sogenannten  $1/5$ -Erfolgsregel  $(4, 5)$ .

Im Bereich der Lüftungstechnik wurden mit der  $(1, \lambda)$ -ES strömungsgünstigste Kanalumlenkboegen, Leitschaufelanordnungen und Mengenverzweigungssysteme entwickelt. Für einen Radialventilator konnte mit der  $(1, \lambda)$ -ES die optimale Form eines Schaufelprofils gefunden werden. Mit der  $(1+1)$ -ES wurden im Bereich der Baukonstruktionstechnik gewichtsminimale Fachwerke und festigkeitsgünstigste Schalenformen entwickelt. Es wurden pneumatische und elektronische Regler mit der  $(1+1)$ -ES bzw.  $(1, \lambda)$ -ES optimiert. Das Problem der Synthese eines Viergelenkgetriebes wurde mit der  $(1, \lambda)$ -ES gelöst. Mit der  $(1, \lambda)$ -ES und der  $(\mu, \lambda)$ -ES wurden optimale Rezepturen für galvanische Bäder entwickelt. Im biomedizinischen Bereich wurde die  $(1+1)$ -ES angewendet zum Entwurf der optimalen Steuerung einer Armprothese, zur strömungsgünstigsten Gestaltung eines Ventrikelmodells und zur Einstellung von Nervenschrittmachern auf einen für den Patienten optimalen Wert. Und schließlich wurde im Bereich der Bauplanung eine  $(\mu, \lambda)$ -ES zum Entwurf kostengünstigster Rohrleitungsnetze für regionale und städtische Wasserversorgungssysteme herangezogen.

Die Tatsache, daß zur Lösung der aufgeführten Probleme nicht konventionelle Optimierungsverfahren, sondern mit Erfolg Evolutionsstrategien herangezogen wurden, zeigt: Die biologische Evolution ist entgegen der landläufigen Meinung nicht das unökonomische verschwenderische Zufallsspiel der Natur. Ganz im Gegenteil: Die biologische Evolution benutzt eine Strategie, die einem scharfsinnigen mathematischen Optimierungsverfahren mindestens ebenbürtig ist.

Nun liegt der Nutzen von Evolutionsstrategien nicht allein auf dem Sektor der mathematisch-technischen Optimierung. Das Konzept der mathematischen Evolutionsstrategie kann auch als Grundlage zur Lösung evolutionsbiologischer Fragen dienen. Während die mathematischen Methoden der klassischen Populationsgenetik lediglich kurzzeitige Evolutionsphänomene beschreiben, ermöglicht das hier vorgestellte Optimierungsmodell der Evolution, auch Langzeit-Evolutionsprozesse mathematisch zu behandeln. Die Idee ist folgende: Als erstes wird die Länge des Optimierungsweges im multidimensionalen Aminosäurenraum abgeschätzt. Die Evolution durchschreitet nun diese Raumdistanz mit der örtlich veränderlichen Fortschrittsgeschwindigkeit  $\phi$ . Wir setzen  $\phi \approx \frac{1}{2} \phi_{\max}$ . Wir setzen also voraus, daß die mutative Schrittweitensteuerung der Evolutionsstrategie die Mutationsrate so auf das Evolutionsfenster einregelt, daß im Mittel die Hälfte der maximal möglichen Fortschrittsgeschwindigkeit erreicht wird. Aus der Anein-

anderreihung der Fortschrittsgeschwindigkeiten ergibt sich dann die Zahl der Generationen, die benötigt wird, um die anfangs abgeschätzte Wegstrecke im abstrakten Aminosäurenraum zu durchmessen. Aus der Zahl der Generationen folgt dann die Evolutionszeit. Rechnungen dieser Art wurden durchgeführt für das Korridormodell (5) und das Kugelmodell als Tauglichkeitsfeld im biologischen Variablenraum. Es ergeben sich für die Gesamtdauer der Evolution vom primitiven Einzeller zum hochentwickelten Säugetier Zeiten von einigen Milliarden Jahren. Ein Zahlenwert dieser Größe ordnet sich überraschend gut in die paläontologische Zeitskala ein. Doch sollte man diese Tatsache nicht überbewerten. Wichtig ist, daß die zeitliche Größenordnung stimmt und nicht etwa 100 Milliarden Jahre herauskommen. Denn mehr als eine Abschätzung kann diese Rechnung nicht sein. Dafür stellt der Ansatz des Korridormodells oder des Kugelmodells als Tauglichkeitsdichtefunktion im Aminosäurenraum eine zu starke Abstraktion dar. Vielleicht läßt sich einmal eine für Lebewesen besser zutreffende Tauglichkeitsfunktion im Aminosäurenraum definieren. Der Weg, um daraus wieder die Evolutionsdauer zu bestimmen, bleibt derselbe.

So können wir, am Ende dieser Arbeit angelangt, das Kennengelernte auf die folgende Kurzformel bringen: Die Darwinsche Evolution läßt sich als Optimierungsstrategie formulieren. Diese Strategie stellt einerseits eine ausgezeichnete Methode dar, um technische Systeme zu optimieren. Diese Strategie ist - als mathematisches Formelsystem - andererseits auch als Ansatz geeignet, um evolutionsbiologische Fragestellungen, wie z.B. die Frage nach der Evolutionszeit, quantitativ zu beantworten.

### Literatur

1. MILLER, S.L.: A production of amino acids under possible primitive earth conditions. *Science* 117 (1953), 528-529.
2. EIGEN, M.: Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Naturwissensch.* 58 (1971), 465-523.
3. RECHENBERG, I.: Cybernetic solution path of an experimental problem. *Roy.Aircr.Etabl., libr.transl.1122*, Farnborough 1965.
4. RECHENBERG, I.: Bionik, Evolution und Optimierung. *Naturw. Rundsch.* 26 (1973), 465-472.
5. RECHENBERG, I.: Evolutionsstrategie, Optimierung technischer Systeme nach Prinzipien der biologischen Evolution. Stuttgart: Frommann Holzboog 1973.
6. MAYER, E.: Artbegriff und Evolution. Hamburg, Berlin: Parey 1967.
7. SCHWEFEL, H.-P.: Numerische Optimierung von Computer-Modellen mittels der Evolutionsstrategie. Basel, Stuttgart: Birkhäuser 1977.