Aufgabe: Zeigen Sie, daß sich anhand einer zeitlich bewegten Gauß-Verteilung die Richtung der Wanderungsbewegung einer Population ermitteln läßt.

Lösung: Eine Gaußsche Populationsverteilung ist stationär, wenn sich Erwartungswert und Standardabweichung nicht ändern. Ändert sich die Populationsdichte hingegen zeitlich, etwa durch Wachstum, setzt nach der Kontinuitätsgleichung Strom ein. Nur bei einer statistisch isotropen Bewegung verläuft der Strom radial nach außen. In realen Räuber-Beute-Systemen ist die Abwanderung jedoch meist gerichtet, d.h. eindimensional, und folgt der Bewegung des jagdbaren Wildes, etwa entlang von Flußläufen und unter Umgehung geographischer Hindernisse. Auch Jäger und Sammler folgten diesen Gesetzen.

Die unkorrelierte zweidimensionale Wahrscheinlichkeitsverteilung um den Punkt (x_0, y_0) mit Varianz σ^2 in radialer Richtung läßt sich in kartesischen Koordinaten darstellen durch

$$z(x,y) = \frac{1}{2\pi\sigma^2} e^{-\frac{(x-x_0)^2+(y-y_0)^2}{2\sigma^2}}.$$

Das gleiche Verhalten zeigt die räumliche Ausbreitung einer Mutation mit der Zeit *t*. Erwartungswert und Breite der Verteilung ändern sich zeitlich durch die Abwanderungsbewegung:

$$x_0 = v_x t, \quad y_0 = v_x t, \quad \sigma^2 = \left(v_x^2 + v_y^2\right) t^2,$$

wobei v_x und v_y die Geschwindigkeiten in *x*- und *y*-Richtung sind. In die obige Gleichung eingesetzt, lautet die zeitabhängige Wahrscheinlichkeitsverteilung wie folgt:

$$z(x,y,t) = \frac{1}{2\pi\left(v_x^2 + v_y^2\right) t^2} e^{-\frac{(x-v_x t)^2+(y-v_y t)^2}{2\left(v_x^2+v_y^2\right)t^2}}.$$

Führen wir nun eine Bewegungsrichtung φ mit dem Geschwindigkeitsbetrag *v* ein und ersetzen die Komponenten durch die Ausdrücke

$$v_x = v\cos\varphi, \quad v_y = v\sin\varphi, \quad v = \sqrt{v_x^2 + v_y^2},$$

erhalten wir den folgenden einfachen Ausdruck für die Wahrscheinlichkeitsdichte:

$$z(x,y,t) = \frac{1}{2\pi v^2 t^2} e^{-\frac{(x-vt\cos\varphi)^2+(y-vt\sin\varphi)^2}{2v^2t^2}}.$$

Das Integral über diese Dichte ist auf eins normiert,

$$\int_{-\infty}^{\infty}\int_{-\infty}^{\infty} z(x,y,t)\,dxdy = \frac{1}{2\pi v^2 t^2}\int_0^{\infty} re^{-\frac{r^2}{2v^2t^2}}dr\int_0^{2\pi} d\phi = \frac{1}{2\pi v^2 t^2} v^2 t^2 2\pi = 1.$$

Copyright © 2019, Manfred Hiebl. Alle Rechte vorbehalten.

Die Größe z beschreibt also die orts- und zeitabhängige Entwicklung einer Mutation in Richtung φ mit der Geschwindigkeit v. Zunächst suchen wir nach den räumlichen Extremwerten dieser Funktion und leiten z für eine feste Zeit t nach x und y ab. Das Ergebnis lautet:

$$\frac{\partial z}{\partial x} = -\frac{x - vt\cos\varphi}{2\pi v^4 t^4} e^{-\frac{(x-vt\cos\varphi)^2+(y-vt\sin\varphi)^2}{2v^2t^2}},$$
$$\frac{\partial z}{\partial y} = -\frac{y - vt\sin\varphi}{2\pi v^4 t^4} e^{-\frac{(x-vt\cos\varphi)^2+(y-vt\sin\varphi)^2}{2v^2t^2}}.$$

Setzen wir diese Ausdrücke gleich null und das Ergebnis in die zweiten Ableitungen ein,

$$\frac{\partial^2 z}{\partial x^2} = -\left[1 - \frac{(x - vt\cos\varphi)^2}{v^2t^2}\right] \frac{1}{2\pi v^4 t^4} e^{-\frac{(x-vt\cos\varphi)^2+(y-vt\sin\varphi)^2}{2v^2t^2}},$$
$$\frac{\partial^2 z}{\partial y^2} = -\left[1 - \frac{(y - vt\sin\varphi)^2}{v^2t^2}\right] \frac{1}{2\pi v^4 t^4} e^{-\frac{(x-vt\cos\varphi)^2+(y-vt\sin\varphi)^2}{2v^2t^2}},$$
$$\frac{\partial^2 z}{\partial y \partial x} = \frac{\partial^2 z}{\partial x \partial y} = \frac{(x - vt\cos\varphi)(y - vt\sin\varphi)}{2\pi v^6 t^6} e^{-\frac{(x-vt\cos\varphi)^2+(y-vt\sin\varphi)^2}{2v^2t^2}},$$

so erhalten wir an der Stelle

$$x = vt\cos\varphi, \quad y = vt\sin\varphi$$

ein lokales Maximum, weil

$$\frac{\partial^2 z}{\partial x^2} = -\frac{1}{2\pi v^4 t^4} < 0, \quad \frac{\partial^2 z}{\partial y^2} = -\frac{1}{2\pi v^4 t^4} < 0.$$

Anhand der folgenden 5 Abbildungen läßt sich die zeitliche und räumliche Entwicklung der Mutation gut beschreiben.

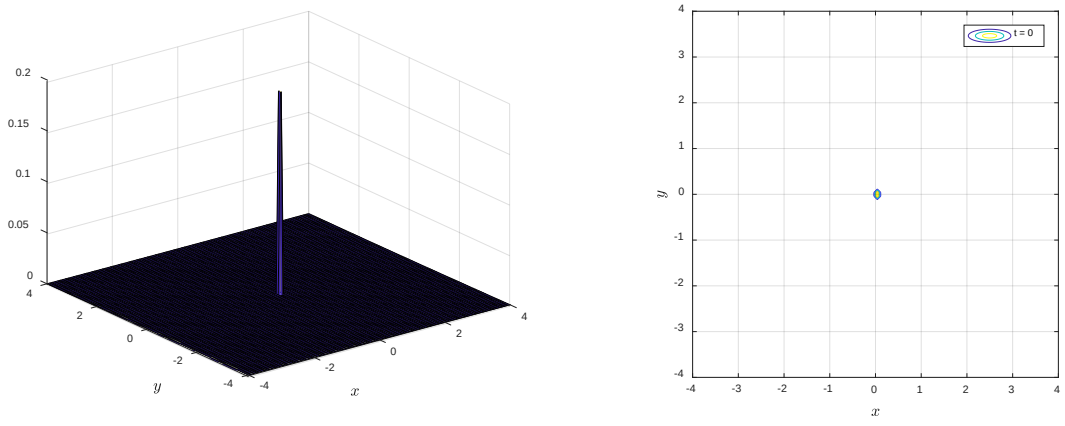


Abbildung 1. Bewegte Gaußverteilung und Konturplot nach der Zeit t ~ 0

Copyright © 2019, Manfred Hiebl. Alle Rechte vorbehalten.

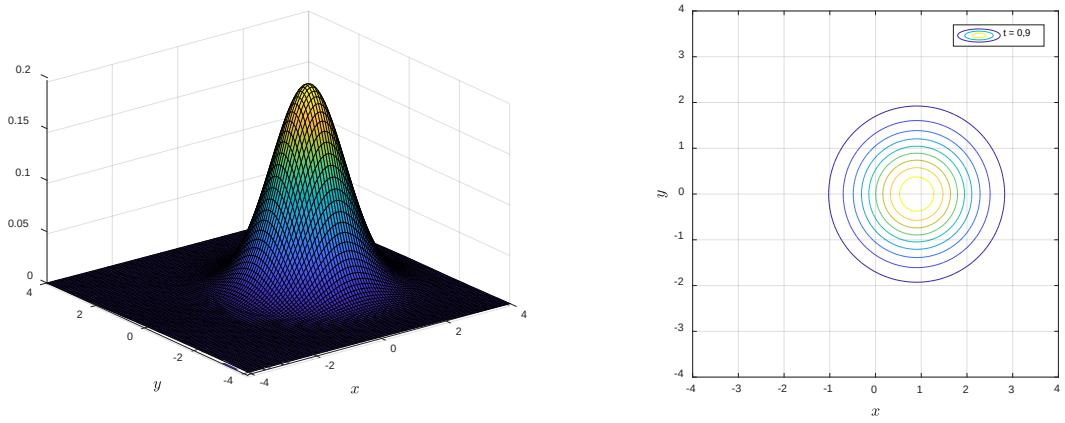


Abbildung 2. Bewegte Gaußverteilung und Konturplot nach der Zeit t = 0,9

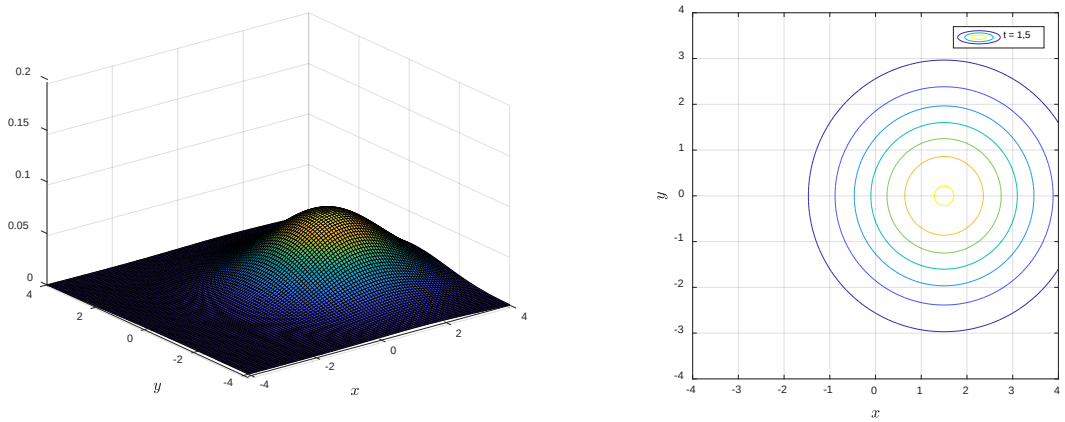


Abbildung 3. Bewegte Gaußverteilung und Konturplot nach der Zeit t = 1,5

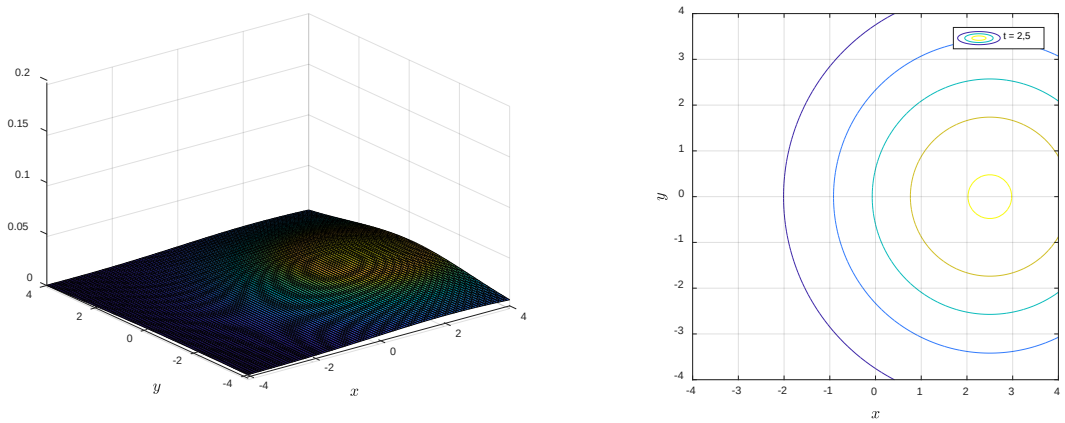


Abbildung 4. Bewegte Gaußverteilung und Konturplot nach der Zeit t = 2,5

Copyright © 2019, Manfred Hiebl. Alle Rechte vorbehalten.

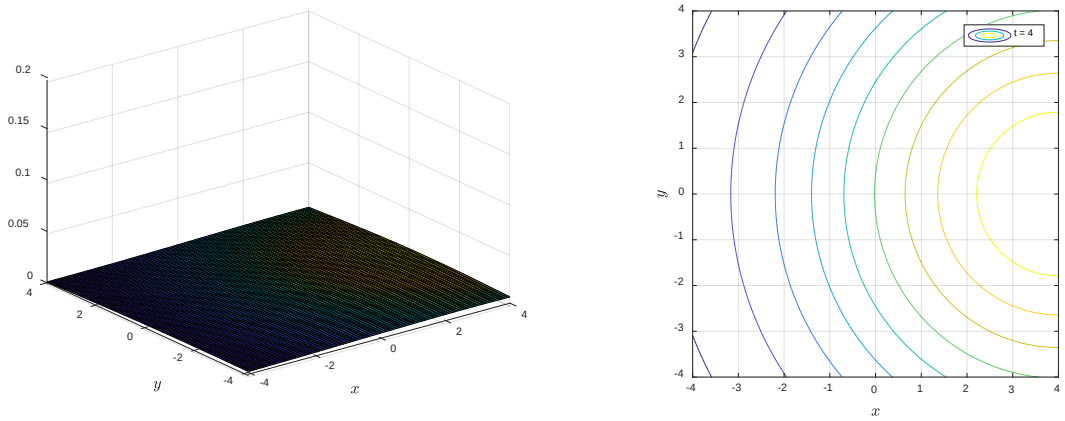
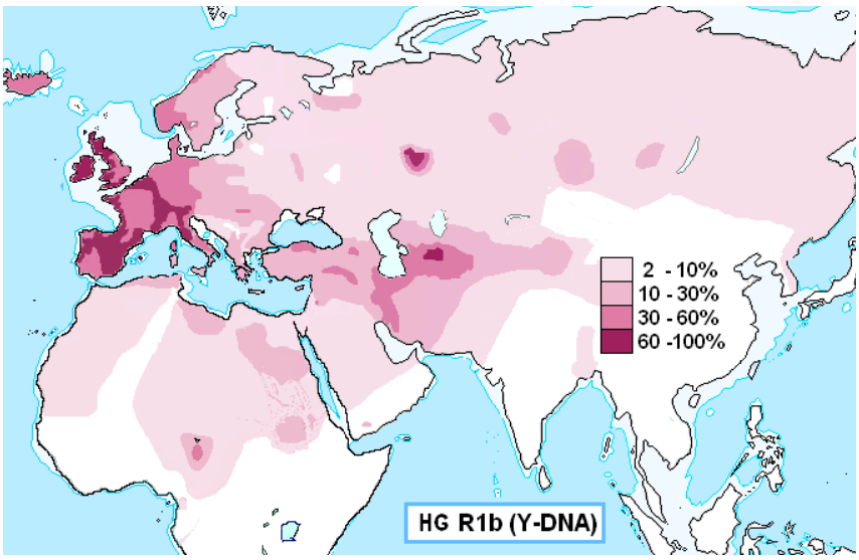


Abbildung 5. Bewegte Gaußverteilung und Konturplot nach der Zeit t = 4

Die Wahrscheinlichkeitsdichte der Mutation ist zu Beginn der Bewegung eine sogenannte δ-Funktion im Ursprung mit einer verschwindend kleinen Streuung. Ihr Absolutbetrag liegt strenggenommen im Unendlichen. Im Laufe der Zeit nehmen die Amplitudenwerte in dem Maße ab, wie die Schwankungsbreiten zunehmen. Je großflächiger also eine Mutation verteilt ist, desto mehr Zeit ist seit ihrer Entstehung vergangen. Sie ist also nicht dort entstanden, wo man sie am Ende in wesentlich höherer Frequenz findet, weil ihre Verteilung breiter geworden ist und wesentlich schwächere Gradienten festzustellen sind, sondern dort, wo sie fast ausgestorben ist und nur noch geringe Frequenzen in der Allelhäufigkeit zu finden sind. Je gleichverteilter die Wahrscheinlichkeitsdichte, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Mutation auch dort entstanden ist. Je variantenärmer ferner die Mutation, desto näher liegt sie bei ihrem Ursprung. Wir zeigen nun am Beispiel der Haplogruppe *E* (links im Bild), daß diese in Europa entstanden sein muß, und nicht, wie man vielleicht glauben möchte, in Afrika. Die geringsten Frequenzen der Haplogruppe *E* sind in Europa festzustellen. Ferner muß sich die Haplogruppe *E* von der mit ihr verwandten Haplogruppe *D*, die in Afrika nicht vorkommt, irgendwo getrennt haben. Das kann nur in Mittelasien oder Nahost



Copyright © 2019, Manfred Hiebl. Alle Rechte vorbehalten.

geschehen sein. Die schwachen Gradienten der Verteilung in Süd- und Westafrika liegen im heutigen Maximum dieser Haplogruppe und markieren gleichzeitig den Endpunkt ihrer Reise. Mithin ist Afrika von Europa aus besiedelt worden, und nicht umgekehrt. Ähnlich verhält es sich mit der Haplogruppe *R1b*, die in Westeuropa ihre Endstation hat. Relativ geringes, aber großflächiges Vorkommen besitzt sie indes in Zentralasien, wo vermutlich auch ihr Ursprung liegt. Da *R1b* und *R1a* miteinander verwandt sind, müssen sich die beiden irgendwo östlich des Kaspischen Meeres voneinander getrennt haben, also im Steppengebiet des heutigen Kasachstan. *R1a* hat sich ringförmig um dieses Gebiet herumgelegt und seine beiden Endstationen nördlich des Schwarzen Meeres und im Hochland von Iran erreicht. Das bedeutet aber, daß die indigene Bevölkerung in den Entstehungsgebieten derjenigen in den zuletzt erreichten Zielgebieten kaum mehr ähnelt, zumal eine Wanderung meistens in die menschenleeren Räume erfolgt, die noch nicht von früheren Bewohnern belegt sind. Wir haben damit nachgewiesen, daß Afrika von Europa und Europa von Asien aus besiedelt worden ist. Natürlich haben wir dabei längst nicht alle Völker betrachtet und ein kontinuierliches Bevölkerungswachstum vorausgesetzt.

Copyright © 2019, Manfred Hiebl. Alle Rechte vorbehalten.