Versuch einer automatentheoretischen Beschreibung von Selektionsprozessen

Von K. Bellmann und M. Gössel

Wir betrachten eine Population P von Individuen mit einer beliebigen meßbaren Eigenschaft x. Die Phänotypenwerte seien etwa normalverteilt. Mit $\bar{x}$ bezeichnen wir das Populationsmittel von x.

Zur genaueren phänomenologischen Beschreibung von Selektionsprozessen werden zweckmäßig die Begriffe "Selektionsdifferenz" $S(t_i)$ und "Response" $R(t_i)$ benutzt, die durch

$$
\begin{aligned}
S(t_i) &= \bar{x}_E(t_i) - \bar{x}(t_i) \\
R(t_i) &= \bar{x}(t_{i+1}) - \bar{x}(t_i)
\end{aligned}
\tag{1}
$$

definiert sind. Dabei sind $\bar{x}(t_i)$ der Mittelwert von x in der i-ten Generation der Population, $\bar{x}_E(t_i)$ der Mittelwert von x der aus der i-ten Generation selektierten Eltern, und t charakterisiert die diskrete Zeit, die durch die Generationsfolge gegeben ist.

Wir benötigen noch die Größe $\tilde{R}(t_i)$, die durch

$$\tilde{R}(t_i) = \bar{x}(t_{i+1}) - \bar{x}(t_0) \tag{2}$$

definiert sei. $\tilde{R}(t_i)$ stellt den Gesamtresponse von der 0-ten bis zur i-ten Generation dar.

Aus (1) und (2) folgt unmittelbar

$$\tilde{R}(t_k) = \sum_{i=0}^{k} R(t_i) \tag{3}$$

und damit auch $\tilde{R}(t_0) = R(t_0)$. (t_k gibt den Endpunkt des Selektionsprozesses an.)

Wir betrachten im folgenden den Selektionsprozeß als Ganzes und schließen dabei auch Intervalle ohne Selektion ein, für die $S(t_j) = 0$ gilt. Relaxation der Selektion ist also ausdrücklich zugelassen.

Wenn durch den Züchtungsprozeß ein möglichst großer Mittelwert $\bar{x}$ angestrebt wurde, vermindert sich $\bar{x}$ im allgemeinen ohne künstliche Selektion im Verlaufe der Zeit. Dieser Prozeß wird im folgenden als Selbstreduktion von P bezeichnet.

Die Änderung des Mittelwertes $\bar{x}$ von Generation zu Generation wird durch zwei sich überlagernde Prozesse bestimmt:

1. Veränderung von $\bar{x}$ durch künstliche Selektion (d.h. $S \neq 0$).
2. Veränderung von $\bar{x}$ ohne (künstliche) Selektrion, d. h. durch Selbstreduktion (d.h. $S = 0$).

Wir setzen voraus, daß sich beide Prozesse linear überlagern. Nach diesen Vorbereitungen soll der Selektionsprozeß von einem abstrakteren Standpunkt aus untersucht werden, was uns zu einem automatentheoretischen Modell dieses Prozesses führen soll. Eine Folge von Werten $S(t_i)$, die auf das System Population als Input einwirkt, verursacht eine Folge von Werten $R(t_i)$, die die man als Output des Systems ansehen kann, wobei wir, wie oben erläutert, t_i als diskrete Zeit des Systems auffassen. (Das Vorgehen in der praktischen Züchtung besteht darin, daß eine bestimmte Anzahl Generationen lang eine Selektion bestimmter Intensitäten durchgeführt wird. Danach erfolgt die Nutzung ohne Selektion. Ein solches Vorgehen wird durch eine Inputfolge $C_1 C_2 \dots C_K 0\,0\,0 \dots$ beschrieben. Dabei sind die C_i $(i = 1, 2, \dots, K)$ die entsprechenden Selektionsintensitäten.) Eine derartige Input-Output-Beziehung wird mathematisch adäquat durch einen abstrakten Automaten beschrieben.

Wir betrachten hier wegen der vorausgesetzten linearen Überlagerung der unter 1. und 2. aufgeführten Prozesse einen Spezialfall des abstrakten Automaten, den linearen Automaten [2, 3, 5]. Außerdem können wir uns auf eindimensionalen Input und Output beschränken, da Selektionsdifferenz und Response skalaren Charakter haben.

Ein linearer Automat wird durch die Überführungs- und Ergebnisfunktion

$$\begin{aligned} \mathbf{z}(t_{i+1}) &= \mathbf{A}\mathbf{z}(t_i) + \mathbf{B}x(t_i) \\ y(t_i) &= \mathbf{C}\mathbf{z}(t_i) + \mathbf{D}x(t_i) \end{aligned} \tag{4}$$

beschrieben. $\mathbf{z}$ ist ein n-dimensionaler Zustandsvektor, x ein eindimensionaler Input (vektor), y ein eindimensionaler Output (vektor). $\mathbf{A}$, $\mathbf{B}$, $\mathbf{C}$, $\mathbf{D}$ sind Matrizen entsprechender Dimension mit konstanten Matrixelementen.

Die Überführungsfunktion bestimmt aus dem Zustand $\mathbf{z}(t_i)$ und dem Input $x(t_i)$ den Folgezustand $\mathbf{z}(t_{i+1})$. Die Ergebnisfunktion bestimmt aus dem Zustand $\mathbf{z}(t_i)$ und dem Input $x(t_i)$ den zugehörigen Output $y(t_i)$. Die Dimension n des Zustandsvektors heißt auch die Dimension des linearen Automaten.

Der Zustand $\mathbf{z}(t_j)$ ist durch den Initialzustand $\mathbf{z}(t_0)$ und die auf den Automaten wirkende Inputfolge $x(t_0), x(t_1), x(t_2), \dots$ durch

$$\mathbf{z}(t_j) = \mathbf{A}^j \mathbf{z}(t_0) + \sum_{i=0}^{j-1} \mathbf{A}^{j-i-1} \mathbf{B} x(t_i) \tag{5}$$

bestimmt.

Für den Output gilt entsprechend

$$y(t_j) = \mathbf{C}A^j \mathbf{z}(t_0) + \sum_{i=0}^{j} \mathbf{M}(t_{j-i}) x(t_i) \tag{6}$$

mit

$$\mathbf{M}(t_k) = \begin{cases} \mathbf{D} & \text{für } k = 0 \\ \mathbf{C}\mathbf{A}^{k-1}\mathbf{B} & \text{für } k > 0 \end{cases}$$

Ist die Dimension n des Automaten endlich, dann gibt es eine endliche Zahl $r \leqq n$, so daß für alle m

$$\mathbf{M}(t_{m+r+1}) = \alpha_1 \mathbf{M}(t_{m+1}) + \alpha_2 \mathbf{M}(t_{m+2}) + \cdots + \alpha_r \mathbf{M}(t_{m+r}) \tag{7}$$

gültig ist.

Der Wert von r kann aus der Folge der Matrizen

$$[\mathbf{M}(t_1)] \quad \begin{bmatrix} \mathbf{M}(t_1) & \mathbf{M}(t_2) \\ \mathbf{M}(t_2) & \mathbf{M}(t_3) \end{bmatrix} \quad \begin{bmatrix} \mathbf{M}(t_1) & \mathbf{M}(t_2) & \mathbf{M}(t_3) \\ \mathbf{M}(t_2) & \mathbf{M}(t_3) & \mathbf{M}(t_4) \\ \mathbf{M}(t_3) & \mathbf{M}(t_4) & \mathbf{M}(t_5) \end{bmatrix} \ldots \tag{8}$$

als der größte Rang entnommen werden, der einmal erreicht, bei Fortführung der Folge erhalten bleibt.

Die Kenntnis der Beziehung (7) erlaubt, explizit eine Realisierung des linearen Automaten anzugeben. (Minimierungsprobleme bei linearen Automaten, auf die wir hier nicht eingehen, sind ausführlich z.B. in [2, 4] untersucht.)

Eine mögliche Realisierung ist durch

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & 0 & 1 & \ldots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \ldots & \cdot \\ 0 & 0 & 0 & & 1 \\ \alpha_1 & \alpha_2 & \alpha_3 & \ldots & \alpha_r \end{bmatrix} \qquad \mathbf{B} = \begin{bmatrix} \mathbf{M}(t_1) \\ \mathbf{M}(t_2) \\ \mathbf{M}(t_3) \\ \cdot \\ \cdot \\ \mathbf{M}(t_r) \end{bmatrix} \tag{9}$$

$$\mathbf{C} = [1 \quad 0 \quad 0 \ldots 0] \qquad \mathbf{D} = \mathbf{M}(t_0)$$

gegeben.

Befindet sich das zu realisierende System im Initialzustand $\mathbf{z}(t_0) = 0$, so ist $\mathbf{M}(t_k)$ nach (7) als (Impuls-) Antwort auf die Inputfolge 1 0 0 0 ... bestimmt. Auf die Folge C_1 0 0 0 ... antwortet das System mit $C_1 \cdot \mathbf{M}(t_k)$ (C_1 gibt wieder die Selektionsintensität an).

Auf die Inputfolge 0 0 0 0 ... reagiert das System vom Initialzustand $\mathbf{z}(t_0) = 0$ mit dem Output 0 0 0 0 ..., wie man ebenfalls unmittelbar aus (7) abliest.

Wir nehmen an, daß sich das System Population zunächst im genetischen Gleichgewicht befindet. Der dem System zuzuordnende Initialzustand ist dann $\mathbf{z}(t_0) = 0$, da die Population in diesem Falle auf die Inputfolge der Selektionsdifferenzen 0 0 0 0 ... mit der Response-Outputfolge 0 0 0 0 ... reagiert. Um in einfacher Weise das Modell für das genetische System bestimmen zu können, ist das Verhalten der Population auf die Inputfolge C_1 0 0 0 ... zu untersuchen. Ist dann das Modell bestimmt, so läßt sich eine Reaktion auf eine beliebige, etwa praktisch vorliegende Inputfolge vorhersagen. Die Response-Impuls-Antwort $R_I(t_k)$ erhält man, wenn man auf die Population die Selektions-Inputfolge 1 0 0 0 ... einwirken läßt. In der Praxis sind verschiedenartige Response-Impuls-Antworten möglich.

Wenn wir von zufälligen Mutationen absehen können, ist $R_I(t_k)$ eine monotone nicht wachsende Funktion mit

$$R_I(t_k) \underset{k \to \infty}{\to} 0.$$

D.h. die Änderungen des Populationsmittel von Generation zu Generation ohne weitere Selektion werden immer geringer. Es scheint sinnvoll, $R_I(t_k)$ durch

$$R_I(t_k) = \begin{cases} b_k & \text{für } k<j \\ b_j e^{-a(k-j)} & \text{für } k \geqq j \end{cases} \tag{10}$$

zu approximieren.

Die Beziehung (8) nimmt dann für alle $m \geqq 0$ die Form

$$R_I(t_{m+j+1}) = 0 \cdot R_I(t_{m+1}) + 0 \cdot R_I(t_{m+2}) + \cdots + 0 \cdot R_I(t_{m+j-1}) + e^{-a} \cdot R_I(t_{m+j}) \tag{11}$$

an, und aus (10) und (11) erhalten wir

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 \dots 0 \\ 0 & 0 & 1 \dots 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot \dots \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot \dots \cdot \\ 0 & 0 & 0 \dots 1 \\ 0 & 0 & 0 \dots e^{-a} \end{bmatrix} \qquad \mathbf{B} = \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ b_j \end{bmatrix} \tag{12}$$

$$\mathbf{C} = [1 \quad 0 \quad 0 \dots 0 \quad] \qquad \mathbf{D} = b_0.$$

Da $R_I(t_k)$ eine monotone nicht wachsende Funktion ist, gilt für $k \neq 0$

$$b_k \leqq 0,$$

wenn $b_0 > 0$ ist.

Ein Beispiel ist in [1] betrachtet.

Herrn Prof. Dr. W. Kämmerer möchten wir für Diskussionen herzlich danken.

ZENTRALINSTITUT FÜR
KYBERNETIK UND INFORMATIONSPROZESSE
DDR – 1199 BERLIN
RUDOWER CHAUSSEE 5

Literatur

[1] BELLMANN, K. & M. GÖSSEL, Zur automatentheoretischen Beschreibung von Selektionsprozessen, *Biometrische Zeitschrift*, J. 13, 1971, S. 79—86.

[2] GILL, A., *Linear Sequential Circuits*, Mac-Graw-Hill, New York, 1966.

[3] HO, B. L. & R. E. KALMAN, Effective construction of linear state-variable modells from input/output functions, *Regelungstechnik*, J. 14, 1966, S. 545—548.

[4] KALMAN, R. E., Irreducible realizations and the degree of a rational matrix, SIAM, J. 13, 1965, S. 520—544.

[5] KÄMMERER, W., *Einführung in mathematische Methoden der Kybernetik*, Akademie-Verlag, Berlin, (in Vorbereitung).

Zusammenfassung. Es wird ein Selektionsprozeß als linearer Automat beschrieben.
Abstract. The process of selection is considered as a linear automaton.
Резюме. Рассматривается селекционный процесс как линейный автомат.

(Eingegangen am 4. Mai 1970)