

**Zeitschrift:** Neue Schweizer Rundschau  
**Herausgeber:** Neue Helvetische Gesellschaft  
**Band:** 4 (1936-1937)  
**Heft:** 11

**Artikel:** Biologische Massenerscheinungen in mathematischer Beleuchtung  
**Autor:** Bodewig, Ewald  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-759089>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 15.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Biologische Massenerscheinungen in mathematischer Beleuchtung\*)

Von Ewald Bodewig

**A**ls im Jahre 1713 aus dem Nachlass von Jakob Bernouilli ein Buch, benannt „Ars coniectandi oder die Wahrscheinlichkeitsrechnung“, herausgegeben wurde, da ahnte wohl niemand, dass hier der Ansatz zu einer Wissenschaft vorlag, die einige Jahrhunderte später, oft allerdings zu Unrecht, unser ganzes modernes Leben beherrschen sollte: die mathematische Statistik.

Allerdings hatten Bernouilli selbst und seine ihm gleichwertigen Nachfolger: Daniel Bernouilli, und vor allem Laplace und Poisson ihre Ansprüche noch höher geschraubt. Und in der Tat waren um die Wende des Jahres 1800 die Wissenschaftler in ihrem Rationalismus davon überzeugt, dass die Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung im täglichen Leben eine Höherentwicklung der Menschheit in jeder Beziehung zur Folge haben müsse.

Jakob Bernouilli's mathematische Leistung lag in dem nach ihm benannten neuen Gesetz, dem ersten asymptotischen Gesetz der Wahrscheinlichkeitsrechnung. Sein Inhalt lässt sich in folgender Weise etwa plausibel machen: Nicht wahr, wenn es regnet, so werden auf dem Marktplatz die Steine nass. Aber sie werden nicht alle gleichmässig nass, besonders wenn der Regen nur kurz ist. Je länger er aber dauert, umso kleiner werden die Unterschiede. Und wenn es zwei Tage lang ununterbrochen geregnet hat, dann sind alle Steine praktisch gleich nass. Genauer ausgedrückt: Wenn der Marktplatz 10 000 Pflastersteine hat und es regnet 10 000 Tropfen, so fällt durchaus nicht auf jeden Stein genau *ein* Tropfen. Aber wenn es 10 000 Millionen Tropfen regnet: dann bekommt jeder Stein eine Million Tropfen ab oder nur ganz wenig davon verschieden. Noch anders gesagt: Wenn zwei Spieler Kopf und Wappen werfen und sie spielen bis zum finanziellen Ruin eines der beiden, so gewinnt fast immer der Reichere. Dass der Aermere siegt,

---

\*) Habilitationsrede, gehalten am 20. Februar 1936 in der Aula des Museums für Völkerkunde in Basel.

ist nur Zufall. Deshalb gewinnt in Monte Carlo letzten Endes immer die Bank. Zwar rückt für jeden Spieler das *Verhältnis* zwischen Gewinn und Verlust der 1 unbegrenzt näher, und zwar umso näher, je länger die beiden spielen. Aber die *Differenz* zwischen Gewinn und Verlust wächst über alle Grenzen.

Genau dies ist der Inhalt des Bernouillischen Gesetzes. Es bedeutete einen entscheidenden Fortschritt gegenüber der Wahrscheinlichkeitstheorie wie sie von Pascak und Fermat sowie den Engländern betrieben worden war. Erst die asymptotischen Gesetze begründen eine wirkliche Wahrscheinlichkeitsrechnung, die auf die Vorgänge des täglichen Lebens anwendbar ist.

Denn die Wahrscheinlichkeitsrechnung sucht aus gewissen Gesetzmässigkeiten eines empirischen Wiederholungsvorganges, kurz einer Massenerscheinung, andere Gesetzmässigkeiten herzuleiten.

Es gibt eben Naturvorgänge, die man in ihren einzelnen Elementen nicht festhalten kann, sondern die erst als Massenerscheinung der Beobachtung zugänglich sind. Und die Mathematik hat dabei die Aufgabe, bei diesen Massenerscheinungen das Gesetzmässige zu entdecken und von Nebensächlichem zu trennen. Sie betrachtet dabei nicht die Individualität der Ereignisse, sondern ihre Summe. Die Naturwissenschaft hat die Verhältnisse im Kleinen zu untersuchen. Sie hat die Gesetze aufzustellen, nach denen sich *jeder einzelne Vorgang* abwickelt. Oft kann aber die Naturwissenschaft — sei es beim derzeitigen Stand der Wissenschaft, sei es aus Gründen, die in der Sache selbst liegen, weil etwa die Ursachen der Erscheinung zu zahlreich sind (man denke an alle Grössenbeziehungen eines Organismus) — gar nicht die einzelnen Gesetze aufstellen, und es muss dann bei einer *Analyse im Grossen* überhaupt bleiben. Z. B. kann man unmöglich untersuchen, weshalb ein bestimmter Mensch gerade 1,73 m gross geworden ist. Man muss vielmehr eine lange Reihe von Menschen vornehmen und ihre Körperlängen feststellen, dann wird man schon eher etwas sagen können.

Oft hat man auch gar kein Interesse an dem Einzelschicksal, selbst wenn man es analysieren könnte, sondern interessiert sich von vorne herein nur für das Verhalten im Grossen. Z. B. in der Bevölkerungslehre.

Oft aber ist, auch für eine Massenerscheinung, das Einzelschicksal wichtiger als der Verlauf im Grossen. Denn der letztere sagt ja nur etwas darüber aus, was in einer sehr grossen Zahl von Fällen und durchschnittlich stattfindet. Das Naturgesetz hingegen soll sich in *allen* Fällen bewahrheiten. Dann aber kann man oft, wenn alle Mittel versagen, gerade mit den Methoden der Mathematik etwas über die Einzelursache aussagen oder wenigstens vermuten oder bestätigen.

So kann man zwischen verschiedenen Erscheinungen einen mehr oder weniger festen Zusammenhang, eine *Korrelation*, oft nachweisen oder, besser gesagt, bestätigen. Denn bevor man etwas beweisen will, muss man wissen oder wenigstens einleuchtende Gründe dafür haben, dass das, wovon man spricht, auch wirklich existiert. Sonst kann man unter Umständen zu viel beweisen, und man bringt eine Theorie über die Eigenschaften von angeblichen Hexen heraus.

So hat es Autoren gegeben, die einen Zusammenhang zwischen der Höhe der Wohnzimmer und der Grösse der Bewohner des betreffenden Landes nachweisen wollten. Dadurch muss natürlich die Mathematik in Misskredit kommen.

In der menschlichen Vererbungslehre sind ähnliche Schlüsse leider ziemlich häufig. Aus einer beschreibenden Statistik wird gefolgert, dass diese oder jene Erscheinung erblich bedingt sei, und zwar ohne dass man die Erbllichkeit überhaupt einmal exakt nachgewiesen hätte, was beim Menschen nämlich beinahe unmöglich ist. Ja, manche, wie Rüdin-München, behaupten sogar, diese Untersuchung müsse später geschehen. Nun kann man natürlich aus einer unbewiesenen Hypothese mathematische Schlüsse ziehen. Aber man muss sich über die Bedingtheit dieser Schlüsse im Klaren sein, und *einmal* muss man doch an die Prüfung dieser Voraussetzungen schreiten, sei es auch erst anhand der Schlussfolgerungen, die man vielleicht leichter verifizieren kann als die Voraussetzungen selbst. Aber aus der Statistik *allein* heraus den erblichen Charakter beweisen zu wollen, ist sehr bedenklich, besonders da gerade auf diesem Gebiet die elementarsten Voraussetzungen für eine Statistik, vor allem eine sehr grosse Zahl von Fällen, fast nie erfüllt sind. Mit derselben Methode könnte man etwa auch beweisen, dass Unglücksfälle erblich sind.

Aus dem gleichen Grunde waren auch alle mathematischen Theorien, die aus dem Geschlechtsverhältnis im allgemeinen das Geschlechtsverhältnis bei Zwillingen berechnen wollten, ziemlich wertlos, solange man gar nicht wusste, dass die Zwillinge in ein- und zweieiige zerfallen. —

Ferner müssen die Massenerscheinungen eine gewisse *Konstanz* aufweisen, sonst kann man die Methode der Wahrscheinlichkeitsrechnung und ähnliche nicht anwenden.

Bemerkt man andererseits, dass eine konstante Massenerscheinung einen andern Verlauf als bisher nimmt, so wird man daraus schliessen, dass von den vielen, vielleicht unbekannten Ursachen, einige jetzt einen verstärkten Einfluss bekommen haben. Und man wird vielleicht vermuten können, welches diese Ursachen sind und hat damit Anregungen für neue, rein naturwissenschaftliche Untersuchungen.

So ist also die mathematische Analyse von Massenerscheinungen sehr wertvoll, wenn man nur die Voraussetzungen für ihre Anwendung beachtet.

Daher hat auch auf diesem Gebiet die mathematische Behandlung sich längst Eingang verschafft, wenn sie auch noch nicht derart beherrschend geworden ist wie in der Physik. Besonders die *Variationsstatistik* ist ein wichtiges Anwendungsgebiet.

Hier sollen uns aber die biologischen Massenerscheinungen interessieren, und wir wollen vier Beispiele von ihnen betrachten: Die Sterblichkeitstabellen, das Geschlechtsverhältnis der Neugeborenen, einiges aus dem Problemkreis des Kampfes ums Dasein und etwas aus der Vererbungslehre.

## I.

Hat man eine Gruppe von, sagen wir 1000 neugeborenen Kindern, willkürlich herausgegriffen; stellt man dann jedes Jahr fest, wieviele von diesen ursprünglich Tausend gestorben sind, und trägt diese Resultate in bekannter Weise graphisch ein, so erhält man eine sogen. „Sterblichkeitskurve“. Dabei hat man keinen Unterschied zwischen den verschiedenen Todesursachen gemacht. Vielmehr haben *alle* Einflüsse, die das Leben beenden, ihren Niederschlag gefunden. Für eine Versicherungsgesellschaft, die sich ja meistens nur für den Eintritt des

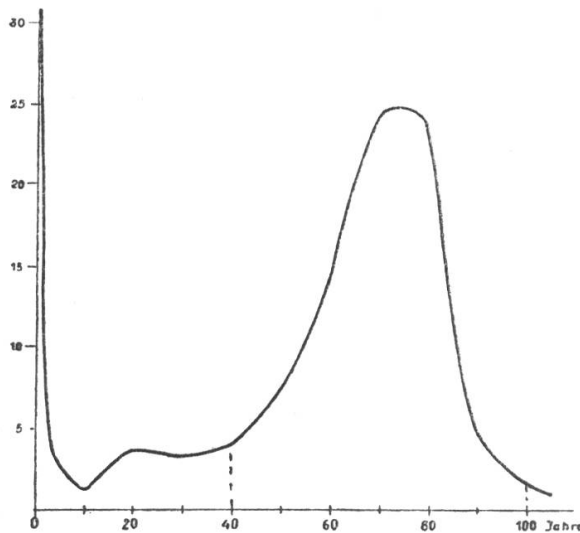
Todes, nicht für dessen Ursache interessiert, sicherlich das einzig Richtige. Aber der Biologe interessiert sich umgekehrt gerade für gewisse Todesursachen, insbesondere für den Tod infolge Organabnützung: den *biologischen Tod*.

Ueber diese tiefer liegenden Verhältnisse in der Absterbeordnung können aber die rohen Sterbetafeln und Kurven nichts aussagen. Aus ihnen etwa ein „mittleres Lebensalter“ berechnen zu wollen, ist nur eine formale Spielerei, hat aber keine biologische Bedeutung. Für die Berechnung des *biologischen* mittleren Lebensalters hat man vielmehr alle Fälle auszuschneiden, bei denen das Leben aus nichtbiologischen Gründen plötzlich beendet wird.

Genau so wie man nun zur Feststellung der mittleren Körpergrösse nur die völlig Ausgewachsenen berücksichtigt, so hat man bei uns nur die biologisch *reifen* Individuen zu untersuchen. Alle Todesfälle in der Kindheit scheiden daher sofort aus. Sie sind nicht biologisch typisch in unserem Sinne. Das geht schon daraus hervor, dass die Sterbehäufigkeit ein deutliches Minimum im Alter von 11 Jahren zeigt. Aber auch die Todesfälle bis weiterhin zum 40. Jahre etwa sind meist nicht durch Abnützung der Organe, sondern von aussen her bedingt. Erst der jetzt übrig bleibende Teil der Kurve kann wahrscheinlichkeits theoretisch untersucht werden. Alles andere ist bloss mathematische Spielerei, mit der man wohl einige Grössen formal definieren kann, in der einen biologisch aufklärenden Kern zu sehen jedoch verfehlt wäre.

Meist stammen solche Spielereien übrigens nicht von Mathematikern, sondern etwa von Volkswirtschaftlern. Wie z. B. die mit grosser Geschäftigkeit verbreiteten Angaben Burgdörfer's, der die Vergreisung und den späteren Untergang des deutschen Volkes prophezeit, wenn nicht irgendwie Einhalt geboten werde. In Wirklichkeit liegt diese angebliche Vergreisung zum grossen Teil daran, dass es der ärztlichen Wissenschaft gelungen ist, eine früher gar nicht für möglich gehaltene Anzahl von Menschen vor dem nicht biologischen Tode zu bewahren. Ein Erfolg, für den man nur dankbar sein kann. Ist doch z. B. die Sterblichkeit der Säuglinge unter einem Jahr in den letzten 50 Jahren auf den dritten Teil gesunken. Wollte man die angeb-

liche Vergreisung des Volkes verhindern, so müsste man vor allem die ärztlichen Fortschritte der letzten Jahrzehnte künstlich wieder rückgängig machen.



*Sterblichkeitscurve.*

*Die Zahlen links geben an wie viele von den ursprünglich 1000 Menschen im laufenden Jahre gestorben sind.*

Das mittlere biologische Lebensalter liegt vielmehr bei etwa 70 Jahren. Und das Ziel der Wissenschaft sollte umgekehrt gerade darin bestehen, dieses Alter auch praktisch bei jedem Einzelmenschen zu erreichen.

Ganz ähnlicher Art wie diese rohen Sterbetafeln sind übrigens die *Tafeln der „empirischen Erbprognose“* von Prof. Rüdin-München. Auch in ihnen steckt nach Rüdin's eigenem Ausspruch „alles drin“. D. h. alle Ursachen für das Zustandekommen einer bestimmten körperlichen Erscheinung. Sie sind daher in ihrer Rohgestalt für biologische Zwecke ziemlich wertlos und müssten erst bearbeitet werden. Umso bedenklicher ist es, wenn dieses Rohmaterial dazu benutzt wird, um Eingriffen in die persönliche Freiheit eine angeblich wissenschaftliche Grundlage zu geben.

## II.

Wir kommen zum zweiten Beispiel und bleiben dazu bei unseren Neugeborenen. Unter ihnen befinden sich mehr Knaben als Mädchen, und zwar etwa im Verhältnis 106:100. Man sagt: Die Knabenziffer ist 106. Gewiss schwankt diese Zahl, u. a. weil die Statistik über Totgeburten oder Fehlgeburten in den verschiedenen Ländern verschieden gehandhabt wird.



Aber trotz dieser Fehlerquellen bleibt die Knabenziffer in den einzelnen Staaten innerhalb ganz enger Schranken. Man sagt: Die Dispersion ist normal. Das bedeutet: Die Aussichten für eine Knaben- oder Mädchengeburt sind dieselben wie die bei einem reellen Glücksspiel mit 106 Treffern und 100 Nieten. Jeder Einzelfall hat die gleiche Chance. Jeder Fall ist unabhängig vom andern.

Freilich hat es genau wie beim Roulettespiel seit jeher Leute gegeben, deren Bestreben es war, aus dem Glücksspiel ein Geschicklichkeitsspiel zu machen. Auf die verschiedenen Theorien der Geschlechtsbestimmung einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Trotz dieser Theorien ist es jedenfalls so, dass bisher die Knabenziffer der Lebendgeborenen bewusst nicht beeinflusst werden kann, sondern innerhalb jeder Nation eine *massenphysiologische Konstanz* ist.

Nun waren aber schon die Statistiker des 19. Jahrhunderts darüber beunruhigt, dass die Knabenziffer in den meisten Ländern sank. Es setzte eine Flut von Erklärungsversuchen ein. Im Jahre 1841 wies Christof Bernouilli, der grösste Nationalökonom der Schweiz, darauf hin, dass viel mehr männliche Embryos sterben als weibliche, dass also die *Empfängnisziffer* weit höher als 106 sein muss.

Seltsamerweise ist dieser grundlegende Gedanke damals nicht durchgedrungen, ja nicht einmal bekannt geworden. Erst heute ist auf Grund eines überwältigenden Beweismaterials die Bernouillische Theorie allgemein angenommen: dass nämlich die *Knabenziffer wesentlich beeinflusst wird von der vorgeburtlichen Sterblichkeit*. Und da die Vitalität des weiblichen Geschlechtes grösser ist als die des Mannes — eine Erscheinung, die sich z. B. auch darin äussert, dass es viel mehr alte Frauen als Männer gibt und dass das biologische mittlere Alter der Frau um etwa 2 Jahre grösser ist als das des Mannes — so beträgt die Knabenziffer der *Fehlgeburten* 130—400 (je nach dem Monat), die der *Totgeburten* 120—150.

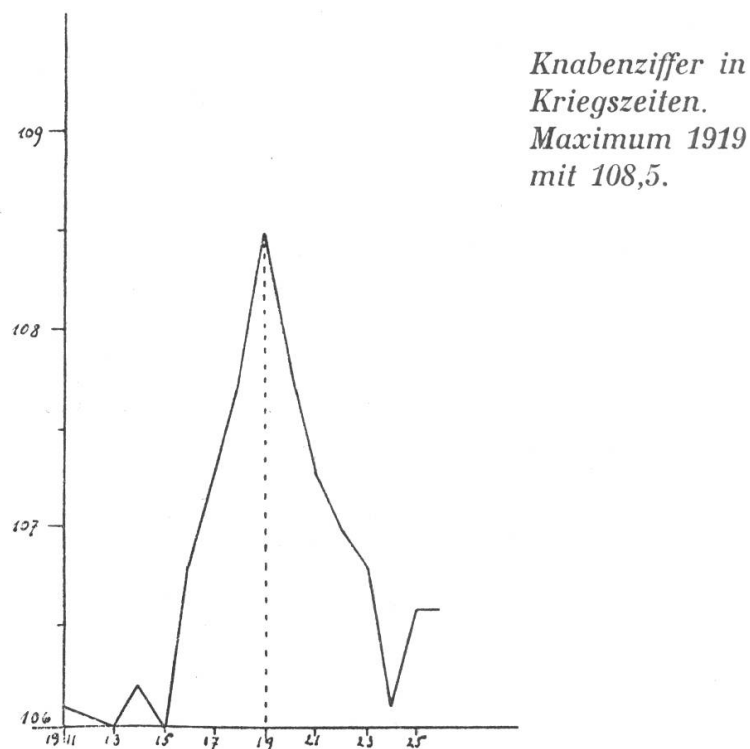
Man kann nun mathematisch aus der statistisch gefundenen Knabenziffer der Lebendgeborenen, der Knabenziffer der Fehlgeburten, der Fehlgeburtenquote: die *Empfängnisziffer* berechnen. Man erhält dann etwa 120—150.



Geht man umgekehrt von letzterer Ziffer aus, so kann man alle Schwankungen der Knabenziffer durch die *Änderung der Fehlgeburtenquote* erklären. So z. B. dass bei unehelichen Geburten die Knabenziffer etwas geringer ist, nämlich 105,3, was schon Chr. Bernouilli erklärt hat. Bei den Erstgeburten hingegen 116. Bei Mehrgeburten umso kleiner, je grösser die bisherige Kinderzahl ist. Oder auf eine ganze Population angewandt: Dass in Ländern mit hoher Geburtenquote (besonders also im 19. Jahrhundert, vgl. oben!) die Knabenziffer niedrig ist, und umgekehrt.

Andererseits ist in neuerer Zeit die Knabenziffer infolge der vielen Abtreibungen gesunken, so dass sich heute zwei Ursachen (niedrige Geburtenquote und Abtreibungen) mit entgegengesetzten Wirkungen überlagern und wir so niedrige Geburtenzahl und zugleich niedrige Knabenziffern haben.

Schliesslich ergab sich, wie ich 1921 anhand der Geburtenstatistik des Weltkrieges zeigte, eine Bestätigung der schon



öfter ausgesprochenen Ansicht, dass *nach Kriegen die Knabenziffer wirklich erhöht* ist und dies nicht auf zufälligen Schwankungen beruht, sondern dass hier eine der Ursachen der Ge-

schlechtsbestimmung sich geändert hat. Und zwar war diese Aenderung umso stärker, je mehr das Land unter dem Kriege zu leiden hatte, d. h. — um auf unser obiges Kennzeichen zurückzukommen — je stärker der Rückgang der Geburtenquote war. Und zwar lag in fast allen Ländern der Höhepunkt der Ziffer im Jahre 1919, also als die Geburten wieder zu steigen begannen. In Deutschland, besonders in Preussen und Bayern, fiel der Höhepunkt genau auf das Vierteljahr, ja sogar auf den Monat mit dem Wiederanstieg der Geburten zusammen.

Wohl gemerkt: Die Dispersion des Geschlechtsverhältnisses ist auch in Zeiten einer hohen Knabenziffer annähernd normal. Es handelt sich also wieder um ein Glücksspiel, aber die Bedingungen des Spieles sind eben andere geworden.

Hingegen besteht keine Korrelation zwischen der Knabenziffer und dem *Alter der Eltern* oder der *Rassenzugehörigkeit*.

### III.

Einem ganz anderen Problemkreis und zugleich andern Methoden hat sich der italienische Mathematiker Volterra zugewandt.

Ein biologischer Kollege hatte nämlich gefunden, dass besonders gefräßige Fische des Adriatischen Meeres sich im Kriege stark vermehrt hatten, was offenbar mit dem vernachlässigten Fischfang zusammenhing. Er fragte daher Volterra, ob man ein solches Ergebnis auch mathematisch hätte voraussagen können. Er hatte sich dabei gerade an den Richtigen gewandt; denn dieses Problem und die sich anschliessenden führten z. T. zu Integro-Differentialgleichungen, einem Gebiet, auf dem Volterra unbestrittener Meister war.

Angenommen also, in einem abgeschlossenen Milieu leben verschiedene Arten von Lebewesen, etwa von Tieren, zusammen. Wobei das Zusammenleben vor allem darin besteht, dass die verschiedenen Arten einander auffressen oder zum mindesten einander die Nahrung wegnehmen. Dann handelt es sich darum: unter gewissen Voraussetzungen die Aenderung der Bevölkerungszahlen der verschiedenen Arten zu studieren.

Seine umfangreichen Untersuchungen fasste Volterra zusammen unter dem Titel: „*Mathematische Theorie des*

Kampfes ums Dasein". Einige dieser Ergebnisse sollen kurz angegeben werden.

Es handelt sich zunächst um solche Arten, die sich gegenseitig die Nahrung streitig machen. Infolge der natürlichen Vermehrung wird nun der Nahrungsraum kleiner. Das beeinflusst natürlich die Fortpflanzungsfreudigkeit. Und damit sieht man schon einige bedrohliche Komplikationen am Horizont auftauchen. In der Tat kann man zeigen, dass nach einiger Zeit alle Rassen verhungert sind bis auf eine einzige, und das ist diejenige, die sich am stärksten vermehrt und zugleich am bescheidensten lebt. Kurz: diejenige, von der *kleinsten relativen* Gefrässigkeit. Ein Ergebnis, zu dem man als Humanist und gleichzeitiger Europäer keine rechte Stellung zu nehmen weiss.

Wir gehen daher gleich zum *zweiten Falle* über, in welchem einige Tierarten die anderen Tierarten auffressen. Wir beschränken uns auf zwei Arten, von denen die erste von der zweiten gefressen wird. Der Zustand wird dann abgesehen von den relativen Gefrässigkeiten davon abhängen, wie häufig sich die beiden Rassen begegnen. Denn jede Begegnung vermehrt die Bevölkerungszahl der zweiten Rasse, während sie sich auf die Zahl der ersten Rasse, die also von der zweiten gefressen wird — sagen wir — in negativem Sinne äussert.

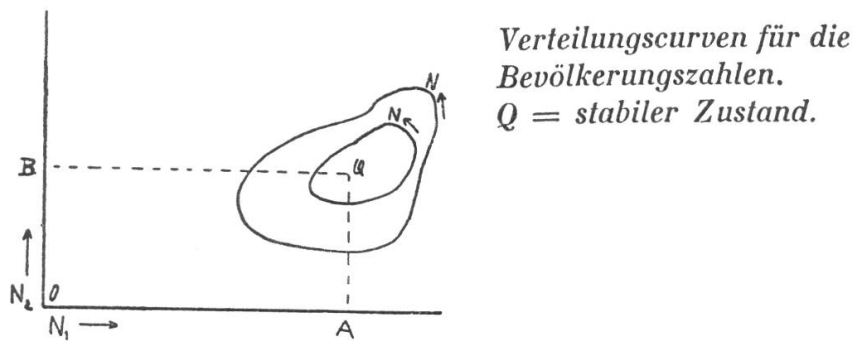
Bezeichnet man die Bevölkerungen der beiden Rassen mit  $N_1$  bzw.  $N_2$  und den prozentualen Bevölkerungszuwachs mit  $N'_1$  bzw.  $N'_2$ , so kann man die sich jetzt ergebende Verschiebung mathematisch durch die Differentialgleichungen darstellen:

$$N'_1 = + E_1 - \gamma_1 N_2 \quad , \quad N'_2 = - E_2 + \gamma_2 N_1$$

Das  $E$  ist bei jeder Rasse die Bevölkerungszunahme, die vorhanden wäre, wenn die andere Rasse nicht existierte. Und das  $\gamma$  bezieht sich bei jeder Rasse auf die Wirkung der Karambolagen. Die verschiedenen Rollen, die das Schicksal den beiden Rassen zugedacht hat, hat übrigens in den  $\pm$  Zeichen seinen nüchternen mathematischen Ausdruck gefunden.

Verfolgt man die obigen Gleichungen weiter, so ergibt sich folgendes Ergebnis: Angenommen, im Anfang nähme die gefressene Rasse zu und ebenso die Raubtierrasse. Dann wird letztere so viel fressen, dass die Bevölkerung der ersten Rasse

allmählich abnimmt. Dadurch aber wird der Nahrungsspielraum für die zweite Rasse kleiner, und die Fortpflanzungsfreudigkeit sinkt. Dadurch wird die erste Rasse mehr geschont und kann sich wieder vermehren. Infolgedessen kommt die zweite Rasse wieder hoch. Ihre Gesamtgefrässigkeit nimmt also wieder zu. Dadurch wird die erste Rasse zu stark dezimiert usw.



Ein Ergebnis, das man mehr oder weniger ahnen konnte. Was man aber nicht vorausfühlen konnte, ist, dass es sich um einen genauen *Kreislauf* handelt. D. h. es gibt bei jeder Rasse eine minimale und eine maximale Bevölkerungszahl, die für alle Zeiten fest bleiben. Und jede Rasse pendelt bis in alle Ewigkeit zwischen diesen beiden Extremen periodisch hin und her. Die Dauer der Periode ist dabei für ein und dieselben Anfangszahlen für alle Zeiten unveränderlich (Natürlich, wenn es sich stets um dieselben beiden Rassen handelt). Die Figur gibt an, wie die Anzahlen  $N_1$   $N_2$  sich im Laufe der Zeit ändern.

Man ist versucht, solche Verhältnisse bei der Entstehung von *Seuchen* vorauszusetzen. Denn bekanntlich glaubt man bei manchen Seuchen ein periodisches Ab- und Anschwellen feststellen zu können. So bei der Diphtherie eine Periode von etwa 30 Jahren. Es wäre denkbar, dass es sich hier um einen rein internen Kampf zweier Mikroorganismen handelt. (Natürlich sind auch andere Erklärungen möglich).

Es ist also bei diesen Verhältnissen ein ähnliches Spiel, wie wenn zwei teilweise gefüllte Krüge zusammen eine Wassermenge enthalten, die grösser ist als jeder Krug allein fassen kann, und wie wenn man jetzt das Wasser aus dem einen Krug in den andern schüttet, bis dieser voll ist, und dann aus dem vollen Krug wieder in den ersten schüttet, bis jener voll ist,

und dieses Spiel immer wiederholt. Und zwar ohne einen einzigen Tropfen Wasser zu verschütten.

Die Lebewesen werden also gewissermassen bloss ineinander umgeschüttet, was einen besonders tiefen Einblick in das Walten der gütigen Mutter Natur gestattet. —

Interessant ist auch, dass es bei jedem Paar von feindlichen Rassen, wenn der Koeffizient der Gefrässigkeit, der Koeffizient der Fortpflanzungsfreudigkeit und die Zahl der Zusammenkünfte der beiden Rassen festliegen, es genau *einen* einzigen Zustand gibt, der sich überhaupt nicht ändert. Die Anzahlen der beiden Rassen sind dann gerade so gross, dass die eine genau so viel frisst, wie die andere produziert. Eine Art paradiesischer Zustand.

Und um diesen ganz genau bestimmten stabilen Zustand kreisen im allgemeinen Falle unsere Verteilungen herum. Alle Verteilungskurven haben diesen Punkt in ihrem Innern. Und je mehr der Anfangszustand sich von dem stabilen Zustand unterscheidet, d. h. je grösser die Entfernung des Ausgangspunktes  $N$  von  $Q$  ist, umso grösser ist die zugehörige Bevölkerungskurve. Und es leuchtet ein, wenn ich als Resultat angebe: dass auch die *Periode*, also die Zeit für die Rundfahrt, in diesem Falle *grösser* ist.

Ferner wird es einleuchten, dass im allgemeinen Falle die *durchschnittliche Bevölkerung* bei jeder der beiden Rassen stets *dieselbe* ist bei jeder Verteilungskurve, und zwar gerade *gleich den beiden Zahlen im stabilen Zustand*. D. h. die durchschnittliche Bevölkerung der ersten Rasse ist gleich der Abszisse  $OA$  von  $Q$ , die der zweiten Rasse gleich der Ordinate  $OB$  von  $Q$ .

Das Bisherige galt für den Fall, dass die beiden Rassen unter sich gelassen werden. Dezimiert man aber jede der beiden Rassen dauernd und zwar jede für sich dauernd gleich stark, jedoch die eine Rasse anders als die andere, so *ändern sich die durchschnittlichen Bevölkerungszahlen* der beiden und bleiben also nicht konstant wie bisher. Aber die Aenderung äussert sich bei beiden verschieden: Die gefressene Rasse nimmt zu, die Raubtierrasse aber ab!

Damit war die Frage des biologischen Kollegen Volterras betr. der adriatischen Fische beantwortet, und die Antwort stimmte mit der Wirklichkeit überein.

Vernichtet man übrigens nur *eine* der beiden Rassen, so wird bloss die durchschnittliche Bevölkerung der *anderen* Rasse verändert!

Man wird dies, ebenso wie das vorherige Resultat anzuwenden haben auf gewisse Probleme der *Hygiene*, etwa der Desinfektion: Vernichtet man zwei Bakterienarten, von denen die erste von der zweiten lebt, und führt man diese Vernichtung dauernd durch — so erlangt die gefressene Rasse relativ das Uebergewicht. Was oft sehr bedenklich ist. Denn sie ist oft die gefährlichere Art, während die andere jedenfalls für den Menschen weniger schädlich ist, da sie ja von den anderen Bakterien lebt, ja sich vielleicht für den Menschen überhaupt nicht interessiert.

Auch andere Probleme fallen vielleicht unter diesen Gesichtspunkt. Z. B. hat man in Amerika eine Raubvogelart stark dezimiert, weil sie schädlich war. Mit dem Erfolg, dass hinterher Heuschreckenschwärme ganze Länder kahl frassen. Auch hier scheint ein Beispiel dafür vorzuliegen, dass die gefressene Rasse sich vermehrt, auch wenn sie selbst ebenfalls geschädigt wird.

So ergibt sich aus einem einzigen Beispiel der mathematischen Analyse eine Fülle von Anregungen und neuen Gesichtspunkten für den Biologen.

Daneben hat Volterra noch viele andere biologische Möglichkeiten untersucht. Wie das Zusammenleben von beliebig vielen Tierarten, den Einfluss äusserer Störungen, den Parasitismus und vieles andere.

Von einem Bekanntwerden dieser Untersuchungen in biologischen Kreisen kann man sich nur das Beste für beide Teile versprechen.

#### IV.

Unser letztes Beispiel sei der Vererbungslehre entnommen:

Bekanntlich hat Mendel entdeckt, dass in einem Lebewesen, also einer Pflanze, einem Menschen oder einem Tier, sich gewisse äussere Eigenschaften erst zeigen, wenn ihnen eine Erbanlage, ein *Gen*, zugrunde liegt, welche in dem betreffenden Wesen doppelt vorhanden ist, während die einzelne Erbanlage nach aussen hin wirkungslos ist. Man spricht von einem



*rezessiven Gen.* — Hingegen gibt es andere Gene, die schon dann eine bestimmte äussere Erscheinung bedingen, wenn sie nur einzeln vorkommen: „*Dominante Gene*“.

Nun findet sich aber nie ein Gen allein, sondern ist immer mit einem von zwei bestimmten anderen Genen gekoppelt. Man nennt solche, stets zusammen auftretenden Gene „*allelomorphe Gene*“. Das zu einem Gen allelomorphe kann nun von derselben Art wie das erstere sein oder von entgegengesetzter Art. Bezeichnet man also ein *bestimmtes* rezessives Gen mit  $r$ , das zugehörige dominante Gen mit  $d$ , so hat das betreffende Wesen eine der *drei Genstrukturen*:  $rr$ ,  $rd$ ,  $dd$ .

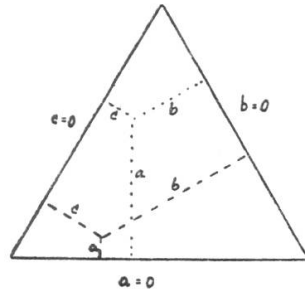
Hingegen gibt es infolge der Eigenschaften der Dominanz und Rezessivität nur *zwei Erscheinungsformen*:  $rr$  (oder  $r$ ) und  $rd+dd$  (oder  $d$ ).

Für die Kreuzung zweier Genotypen hat Mendel nun das Gesetz angegeben, das seit dieser Zeit seinen Namen trägt.

Was Mendel als Biologe nicht durchführte, war die Untersuchung, wie sich die Verteilung der drei Genstrukturen innerhalb einer *ganzen Population* im Laufe der Generationen ändert. Es handelt sich dabei um eine rein *mathematische Fragestellung*: Gegeben ist eine Population, in der die Typen  $rr$ ,  $rd$ ,  $dd$  mit den relativen Häufigkeiten  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , wo  $a+b+c=100\%$ , vorkommen. Wie gross sind diese relativen Häufigkeiten in der nächsten Generation? (Wenn man annimmt, dass „gleichmässige Panmixie“ stattfindet, d. h. die einzelnen Typen bei der Befruchtung keine bestimmten Partner bevorzugen, vielmehr die Befruchtung regellos vor sich geht).

Um das Resultat möglichst anschaulich darzustellen, wollen wir so vorgehen: Für jeden Verteilungszustand der  $a$ ,  $b$ ,  $c$  ist ja die Summe konstant gleich  $100\%$  oder etwa gleich  $1$ . Nun hat ein gleichseitiges Dreieck die Eigenschaft, dass für jeden Innenpunkt die Summe der Abstände von den drei Seiten konstant, und natürlich gleich der Höhe des Dreiecks ist. Nimmt man also ein gleichseitiges Dreieck mit der Höhe  $1$ , so entspricht jedem Punkt im Innern ein mögliches Tripel  $(a, b, c)$ . Die möglichen Verteilungszustände werden also abgebildet auf die Innenpunkte dieses Dreiecks. Die Seiten des Dreiecks entsprechen den Zuständen  $a=0$  bzw.  $b=0$  bzw.  $c=0$ .

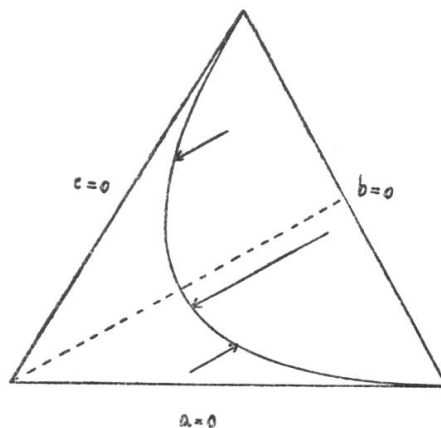




*Jeder Punkt im Dreiecksinnern entspricht einer möglichen Verteilung der drei Erscheinungstypen.*

Es gibt nun gewisse ausgezeichnete Zustände (in welcher Weise sie ausgezeichnet sind, werden wir nachher sehen). Sie liegen auf einer Parabel, welche die Seiten  $a$  und  $c$  in ihren Schnittpunkten mit  $b$  berührt und durch den Mittelpunkt der zu  $b$  gehörigen Höhe läuft. Ihre Axe ist letztere Höhe.

Herrscht nun in der Population der Zustand  $a, b, c$ , so erhält man den Zustand in der nächsten Generation, indem man den entsprechenden Punkt parallel zur Parabelaxe verschiebt, bis er auf die Parabel fällt. Von da an bleibt er jetzt unverändert liegen, denn die Parabelpunkte selbst können sich ja nicht mehr verschieben. Ihnen entsprechen also Zustände, die sich überhaupt nicht ändern. Man nennt sie „*Stabile*“ oder „*Natürliche Zustände*“.



*In der nächsten Generation ist jede Verteilung auf die Parabel gerückt und dadurch stabil geworden.*

Damit wäre der Einfluss der Panmixie auf den Verteilungszustand geklärt.

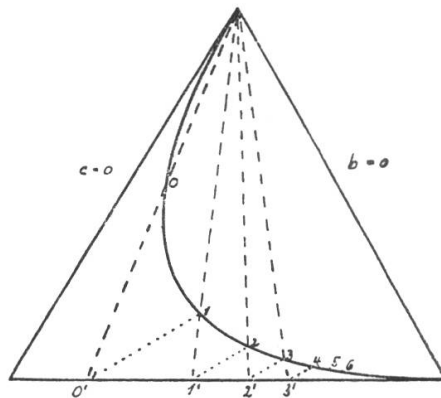
Ein anderes Problem betrifft die Ausschaltung einer bestimmten Erscheinungsform, also  $\mathbf{r}$  oder  $\mathbf{d}$ , und ihren Einfluss auf die Verteilung.

Werden die **d** ausgeschaltet, so ist alles klar: Die Population hat von jetzt an den reinrassigen Genotypus *rr*.

Anders ist es bei Ausschaltung der r. Etwa wenn bei einer Pflanzepopulation, die aus weissen und roten Exemplaren be-

steht, wobei rot dominant gegen weiss sein soll, die weissen Pflanzen beständig vernichtet werden. Dann werden sie trotzdem in jeder Generation noch zum Vorschein kommen, weil sie sich ja aus der Kreuzung der *rd* untereinander ergeben. Und die Frage ist, wie man ihre *Häufigkeit* bestimmt.

Wir gehen von einem natürlichen Zustand 0 aus. Werden jetzt die *rr* oder *a* eliminiert, so bleiben die *b* und *c* in ihrem *Verhältnis* ungeändert. Alle solchen Verteilungen mit konstantem *b/c* liegen aber auf der Ecklinie durch den Ausgangspunkt 0. So kommt in der Figur die Verteilung in den Punkt 0' zu liegen. In der nächsten Generation wird durch Panmixie die Verteilung 1 entstehen. Durch darauf folgende Vernichtung



*Wirkung der Auslese auf die Verteilungszahlen.*

der *rr* die Verteilung 1', und durch Panmixie daraus die Verteilung 2. Usw. So nehmen natürlich die *rr* an Häufigkeit stets ab; aber offenbar ist, wie man schon anschaulich sieht, nur bei grossen *a* diese Abnahme stark. Bei kleinen *a*, d. h. solchen, die fast in der Dreiecksecke *ab* liegen, ist die Abnahme weder absolut noch relativ irgendwie von Belang. Und zwar ist dies schon für  $a=1/4\%$  der Fall. (Erst für den Punkt 19 in der Figur wäre  $a=1/4\%$ ).

Dass diese Verhältnisse betr. der Abnahme der *rr* tatsächlich vorliegen, wird nicht nur durch Experimente an Pflanzen und Tieren bewiesen, sondern auch beim Menschen, und zwar durch die tödlichen, sogen. „lethalen“, Erbanlagen, die also den Tod des Kindes vor der Geburt, während der Geburt oder einige Tage danach zur Folge haben. Hier nimmt ja die Natur schon die Ausschaltung der *rr* oder *a* vor. Nun treten solche Krankheiten aber sehr selten auf. Die Ausschaltung der Merkmals-

träger hat also praktisch gar keinen Erfolg, sie vermindert ihre Häufigkeit praktisch gar nicht. Und dieses Ergebnis unserer Betrachtungen wird durch die Erfahrung durchaus bestätigt. Denn im Gegenfalle müssten ja umgekehrt die Merkmalsträger in früheren Generationen viel zahlreicher gewesen sein als heute, wofür sich aber keinerlei Anhaltspunkte ergeben.

Auch auf andere vererbungswissenschaftliche Fragen lässt sich die mathematische Analyse anwenden. So z. B. wurden von Felix Bernstein die sechs Konstitutionen der vier menschlichen Blutgruppen, nach denen die Biologen schon lange vergeblich gesucht hatten, auf rein mathematischem Wege gefunden. Ebenso konnten von mir selbst die sogen. geschlechtsgebundenen Erbanlagen, ihre Verteilung und die Wirkung der Sterilisation auf sie untersucht werden und dabei z. B. eine schon mehrmals in der medizinischen Literatur aufgestellte Behauptung, die Bluterkrankheit beruhe nicht nur auf einem geschlechtsgebundenen rezessiven Gen, sondern sei noch zu anderen (vielleicht sogar nichterblichen) Faktoren abhängig, fast zur Gewissheit erhärtet werden.

So liess sich an einigen Beispielen zeigen, wie eine mathematische Behandlung sehr wohl in der Lage ist, auch in biologischen Fragen aufklärend oder bestätigend zu wirken.