Ueber eine kombinatorische Aufgabe der Biologie

H. Hadwiger

Ueber eine kombinatorische Aufgabe der Biologie

Auf das spezielle kombinatorische Problem, das hier studiert werden soll, wurde ich aufmerksam gemacht durch Herrn Privatdozent Dr. F. E. LEHMANN in Bern, der mich in freundlicher Weise auch über denjenigen Fragenkreis in der Biologie orientierte, der zur Aufstellung des genannten Problems Anlass geboten hatte. Es handelt sich dabei um die Diskussion der Chromosomenverteilung bei dispermen Seeigel-Eiern. Insbesondere soll die Anzahl der Möglichkeiten ermittelt werden, bei denen in der Chromosomenverteilung gewisse Verhältnisse bestehen, die den Biologen interessieren. Da mit Rücksicht auf den ungeheuren Umfang der Möglichkeiten an eine Auszählung auf empirischem Wege [1]) nicht zu denken ist, und eine Berechnung mit den Hilfsmitteln der Kombinatorik zu verwickelt schien, entschloss sich TH. BOVERI [2]) die gesuchten Häufigkeiten auf experimentellem Wege zu bestimmen. Er bediente sich zu diesem Zwecke einer Vorrichtung, welche geeignet ist, die dem Gesetz des Zufalls unterworfene Verteilung der Chromosomen, welche durch numerierte Holzkugeln vertreten sind, zu erzeugen. Ich benutze nun die Versuchsanordnung von Boveri in einer etwas allgemeineren Form, um das kombinatorische Problem, um das es sich handelt, anschaulich zu schildern.

Eine kreisrunde Platte sei in R kreissektorförmige und gleichgrosse Felder eingeteilt. (Fig., R = 3).

[1]) Die Zahl der Möglichkeiten in dem in dieser Note behandelten Beispiel beträgt: 58.149737.003040.059690.390169.

[2]) Boveri, Th.: Zellen-Studien VI. Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes.
Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 43. Bd. (1907).

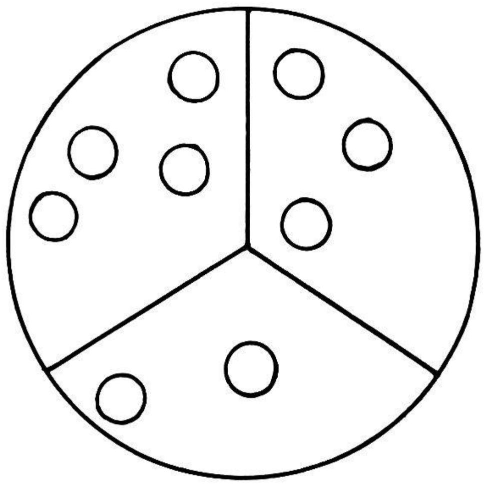
Ich besitze ferner einen Vorrat von $N = K \cdot S$ Kugeln, der in K Kategorien von je S gleichfarbigen Kugeln zerlegt werden kann. K verschiedene Farben kennzeichnen die K Kategorien. Nun verteile ich meinen Kugelvorrat beliebig auf die R Felder der Platte. Da jede Kugel R Plätze zur Verfügung hat, ergibt eine einfache Ueberlegung, dass die Anzahl der möglichen Verteilungen R^N ist. Wenn auf der Platte je zwei in der kreisförmigen Anordnung benachbarte Felder zu einem Doppelfeld zusammengefasst werden, so lassen sich R Doppelfelder unterscheiden.

Ich suche nun die Anzahl der Kugelverteilungen A^k, ($k = 0, 1, .. R$), bei denen genau k verschiedene Doppelfelder je eine vollständige Farbserie, das heisst von jeder Farbkategorie mindestens einen Vertreter enthalten.

Dies ist die kombinatorische Fragestellung.

Die Koppelung benachbarter Felder zu Doppelfeldern erschwert die mathematische Behandlung für $R > 3$, ist aber in der biologischen Fassung des Problems wesentlich.

Die besprochene Aufgabe soll nun gelöst werden für die besonderen Werte: $R = 3$, $K = 18$, $S = 3$. Dies ist eine von den Zahlenanlagen, für die Boveri seine experimentellen Ergebnisse mitgeteilt hat. Jedoch habe ich darauf geachtet, dass das Allgemeine der Lösungsmethode mühelos herausgelesen wird, so dass bei einer anderen Zahlenanlage zu einer analogen Rechnung wichtige Richtlinien vorgezeigt sind.



Wir bezeichnen die 3 Felder der Platte (Fig) mit Q_1, Q_2, Q_3. F_1, F_2, .. F_{18} sollen die 18 Farbkategorien bezeichnen. Jede enthält 3 Kugeln, so dass wir über einen Vorrat von 54 Kugeln verfügen. Die Anzahl der verschiedenen Kugelverteilungen auf die Felder Q_i ist

(1) $A = 3^{54}$.

Denken wir uns eine davon auf der Platte realisiert, und zählen wir in jedem Feld die gleichfarbigen Kugeln, so werden wir das Zählresultat übersichtlich durch eine Matrix mit 3 Zeilen und 18 Spalten darstellen:

$$(2) \quad \left\| \begin{matrix} a_{1,1} & . & . & . & . & . & a_{1,18} \\ . & & & & & & . \\ a_{3,1} & . & . & . & . & . & a_{3,18} \end{matrix} \right\|$$

Hierbei bedeutet a_{iK} die Zahl der Kugeln der Kategorie F_K im Feld Q_i. Da jede Kategorie 3 Kugeln enthält gilt die Spaltenrelation:

$$(3) \quad a_{1,K} + a_{2,K} + a_{3,K} = 3 \qquad [K = 1, 2, 3, \ldots 18]$$
$$0 \leqq a_{iK} \leqq 3 \qquad [i = 1, 2, 3; K = 1, 2, \ldots 18]$$

Die Matrix (2) charakterisiert eine Farbverteilung, die wohl von einer Kugelverteilung zu unterscheiden ist. Da die Relation (3) nur 10 verschiedene Wertetripel, die wir später ausführlich notieren werden, enthält, gibt es nur

(4) $B = 10^{18}$.

verschiedene Farbverteilungen. Da wir die gleichfarbigen Kugeln individuell unterscheiden, können Kugeln, die die gleiche Farbe besitzen, aber in verschiedenen Feldern liegen, vertauscht werden, wobei neue Kugelverteilungen entstehen, die zur gleichen Farbverteilung gehören. Die Anwendung der kombinatorischen Grundformeln (Permutation mit teilweise gleichen Elementen) liefert für die Zahl der der Farbverteilung (2) zugehörenden Kugelverteilungen das Produkt

$$(5) \quad \prod_{K=1}^{18} \frac{3!}{a_{1,K}!\, a_{2,K}!\, a_{3,K}!}$$

Die folgende Tabelle enthält die 10 Lösungen der diophantischen Gleichung (3). Die einzelnen Wertetripel werden symbolisch bezeichnet mit x_1, x_2 ,... x_{10};

(6)

x_ν	$a_{1,\kappa}$	$a_{2,\kappa}$	$a_{3,\kappa}$	α_ν
x_1	3	0	0	1
x_2	0	3	0	1
x_3	0	0	3	1
x_4	2	1	0	3
x_5	2	0	1	3
x_6	1	2	0	3
x_7	0	2	1	3
x_8	1	0	2	3
x_9	0	1	2	3
x_{10}	1	1	1	6

$$\alpha_\nu = \frac{3!}{a_{1,\kappa}!\ a_{2,\kappa}!\ a_{3,\kappa}!}$$

Nun besteht jede Spalte der Farbenverteilungsmatrix (2) aus einem Zahlentripel der Tabelle (6).

Es sei nun μ_ν die Anzahl der Tripel x_ν die als Spalten in der Matrix (2) auftreten. Offenbar gilt dann

$$(7) \qquad \mu_1 + \mu_2 + \ldots + \mu_{10} = 18; \qquad 0 \leqq \mu_\nu \leqq 18$$

Zu jedem Lösungssystem der Gleichung (7) können durch Permutation der Spalten

$$(8) \qquad \frac{18!}{\mu_1!\ \mu_2!\ \ldots\ \mu_{10}!} = Q\ [\mu_1, \mu_2, \ldots \mu_{10}]$$

verschiedene Farbenverteilungsmatrizen erzeugt werden. In der letzten Kolonne der Tabelle (6) haben wir die zur Bildung des Produktes (5) notwendigen Faktoren, die zu den Tripeln gehören, notiert. Die Zahl der zu einem Lösungssystem von (7) gehörenden Kugelverteilungen wird mit Rücksicht auf (5) und (8)

$$(9) \qquad \frac{18!}{\mu_1!\ \mu_2!\ \ldots\ \mu_{10}!}\ \alpha_1^{\mu_1} \cdot \alpha_2^{\mu_2} \ldots \alpha_{10}^{\mu_{10}} = P\ [\mu_1, \mu_2, \ldots \mu_{10}]$$

Nach dem verallgemeinerten binomischen Lehrsatz gelten dann die Relationen:

$$(10) \quad [x_1 + x_2 + \ldots + x_{10}]^{18} = \sum_{\mu_1=0}^{18} \cdots \sum_{\mu_{10}=0}^{18} Q\ [\mu_1, \mu_2, \ldots \mu_{10}]\ x_1^{\mu_1}\ x_2^{\mu_2} \ldots x_{10}^{\mu_{10}}$$

$$(11) \quad [\alpha_1 x_1 + \alpha_2 x_2 + \ldots + \alpha_{10} x_{10}]^{18} = \sum_{\mu_1=0}^{18} \cdots \sum_{\mu_{10}=0}^{18} P\ [\mu_1, \mu_2, \ldots \mu_{10}]\ x_1^{\mu_1}\ x_2^{\mu_2} \ldots x_{10}^{\mu_{10}}$$

Wir bezeichnen nun die Zahl der Farbverteilungen bzw. die Zahl der Kugelverteilungen bei denen in k Doppelfeldern der Platte eine vollständige Farbserie enthalten ist, mit B_K bzw. mit A_K dann gilt:

$$(12) \qquad B_3 = \sum_{\mu_4=0}^{18} \cdot \cdot \sum_{\mu_{10}=0}^{18} Q\,[0, 0, 0, \mu_4 \,.\,.\, \mu_{10}]$$

und analog

$$(13) \qquad A_3 = \sum_{\mu_4=0}^{18} \cdot \cdot \sum_{\mu_{10}=0}^{18} P\,[0, 0, 0, \mu_4 \,.\,.\, \mu_{10}]$$

Um dies einzusehen, überlegen wir, dass dann und nur dann in je zwei benachbarten Feldern jede Farbe mindestens einmal vertreten ist, wenn in der Farbverteilungsmatrix keine Spalte zwei Nullen enthält. Würde etwa die s.te Spalte zwei Nullen enthalten, so wäre in zwei Feldern der Platte kein Vertreter der Farbkategorie F_s, und da je zwei Felder der Platte immer ein Doppelfeld bilden, könnte dieses keine vollständige Farbserie enthalten. Ebenso leicht schliesst man umgekehrt.

Das Fehlen solcher Spalten bedeutet aber das Fehlen der Tripel x_1, x_2, x_3, so dass alle die betrachteten Fälle durch $\mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = 0$ gekennzeichnet sind. Die Summen (12) und (13) können ermittelt werden, indem wir in den formalen Entwicklungen (10) und (11) die Symbole x_ν ersetzen durch die Zahlen:

$$x_1 = x_2 = x_3 = 0, \; x_4 = x_5 = \,.\,.\, = x_{10} = 1.$$

Dann ist

$$(14) \quad B_3 = 7^{18}$$

$$(15) \quad A_3 = [\alpha_4 + \alpha_5 + \,.\,.\, + \alpha_{10}]^{18} = 24^{18}$$

Durch analoge, nur etwas kompliziertere Ueberlegungen und Summenermittlungen gewinnen wir auch die übrigen B_K und A_K.

Ich stelle nun die erreichten Resultate zusammen:

K	B_K	A_K
3	7^{18}	24^{18}
2	$3\,[8^{18} - 7^{18}]$	$3\,[25^{18} - 24^{18}]$
1	$3\,[9^{18} - 2\,.\,8^{18} + 7^{18}]$	$3\,[26^{18} - 2\,.\,25^{18} + 24^{18}]$
0	$10^{18} - 3\,.\,9^{18} + 3\,.\,8^{18} - 7^{18}$	$27^{18} - 3\,.\,26^{18} + 3\,.\,25^{18} - 24^{18}$

Der Quotient

$$V_K = \frac{B_K}{B}$$

kann als Wahrscheinlichkeit dafür gedeutet werden, dass bei einer aus der Gesamtheit der Farbverteilungen wahllos herausgegriffenen Verteilung genau k Doppelfelder der Platte je eine vollständige Farbserie enthalten. Analog bedeutet der Quotient

$$U_K = \frac{B_K}{A}$$

die Wahrscheinlichkeit dafür, dass eine beliebige Kugelverteilung die oben genannte Eigenschaft aufweist. Seine Berechnung war das Ziel unserer Untersuchung. Bezeichnen wir noch mit U_K^O den Wert, den Boveri[3]) experimentell für U_K gewonnen hat, so ist:

k	V_K	U_K	U_K^O
3	0,001628	0,12002	0,11
2	0,049157	0,39069	0,42
1	0,347083	0,37944	0,36
0	0,602130	0,10985	0,11

Beachtenswert ist das unähnliche Verhalten der Wahrscheinlichkeiten für Farb- und Kugelverteilungen. Da V_K auch als Kugelverteilungswahrscheinlichkeit gedeutet werden kann, wobei aber gleichfarbige Kugeln individuell nicht unterschieden werden, so zeigt diese Erscheinung deutlich, wie stark sich solche Unterschiede auswirken können. Was die Uebereinstimmung mit dem experimentellen Befund von Boveri anbetrifft, so kann wohl gesagt werden, dass es überrascht, wie gut es Boveri gelungen ist, mit einer relativ geringen Versuchszahl eine solche Näherung an die theoretischen Werte zu erreichen.

[3]) Vergleiche die in Fussnote [2]) zitierte Abhandlung, S. 154.