



**HAL**  
open science

# Eine kurze Geschichte der mathematischen Populationsdynamik

Nicolas Bacaër, Christina Binder, Hefeng Wang

► **To cite this version:**

Nicolas Bacaër, Christina Binder, Hefeng Wang. Eine kurze Geschichte der mathematischen Populationsdynamik. , 2021, 979-10-343-7393-2. hal-03328869

**HAL Id: hal-03328869**

**<https://hal.science/hal-03328869>**

Submitted on 27 Oct 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

Nicolas Bacaër

mit Christina Binder und Hefeng Wang

# Eine kurze Geschichte der mathematischen Populationsdynamik





**Eine kurze Geschichte der  
mathematischen Populationsdynamik**

Nicolas Bacaër

mit Christina Binder und Hefeng Wang

Nicolas Bacaër  
*Institut de recherche pour le développement*  
nicolas.bacaer@ird.fr

Christina Binder  
Universität Wien  
a11723862@unet.univie.ac.at

Hefeng Wang  
Technische Universität München  
hefeng.wang@tum.de

Leser, welche die Papierversion dieses Buches erwerben möchten, können eine E-Mail an nicolas.bacaer@ird.fr senden.

Titelbilder: Heinrich-Heine-Haus und *Fondation suisse* in der *Cité internationale universitaire* in Paris

*Titre original: Histoires de mathématiques et de populations*  
© Cassini, Paris, 2008

*Pour l'édition allemande:*  
© Nicolas Bacaër, Paris, 2021  
ISBN: 979-10-343-7393-2  
Dépôt légal: mai 2021  
2<sup>e</sup> tirage revu et corrigé: septembre 2022

# Einleitung

Die Populationsdynamik ist das Gebiet der Wissenschaft, das versucht, die zeitlichen Schwankungen der Größe und Zusammensetzung biologischer Populationen, wie die von Menschen, Tieren, Pflanzen oder Mikroorganismen, auf einfache mechanistische Weise zu erklären. Es ist mit dem eher beschreibenden Gebiet der Populationsstatistik verwandt, unterscheidet sich aber dennoch deutlich davon. Eine Gemeinsamkeit ist, dass sie ausgiebig Gebrauch von der mathematischen Sprache machen.

Die Populationsdynamik liegt an der Schnittstelle verschiedener Bereiche: Mathematik, Sozialwissenschaften (Demografie), Biologie (Populationsgenetik und Ökologie) und Medizin (Epidemiologie). Infolgedessen wird sie selten als Ganzes dargestellt, trotz der Ähnlichkeiten zwischen den Problemen, die in den verschiedenen Anwendungen auftreten. Eine bemerkenswerte Ausnahme auf Französisch ist das Buch *Mathematische Theorie der Population* von Alain Hillion.<sup>1</sup> Aber es stellt das Thema aus der Sicht des Mathematikers dar und unterscheidet verschiedene Modelltypen: zeitdiskrete Modelle ( $t = 0, 1, 2, \dots$ ) und zeitkontinuierliche Modelle ( $t$  ist eine reelle Zahl), deterministische Modelle (zukünftige Zustände sind genau bekannt, wenn der aktuelle Zustand genau bekannt ist) und stochastische Modelle (bei denen Wahrscheinlichkeiten eine Rolle spielen). Das Buch betrachtet dann logisch diskrete deterministische Modelle, kontinuierliche deterministische Modelle, diskrete stochastische Modelle und kontinuierliche stochastische Modelle.

Im vorliegenden Buch habe ich versucht, das gleiche Thema zu diskutieren, aber aus historischer Sicht. Die Forschung wird in ihrem Kontext erklärt. Kurze Biografien von Wissenschaftlern sind enthalten. Dies sollte das Buch für diejenigen, die mit der Mathematik weniger vertraut sind, leichter lesbar machen und kann in der Regel helfen, den Ursprung der untersuchten Probleme zu verstehen. Aber dieses Buch ist nicht nur für Geschichtsinteressierte gedacht. Es kann auch als eine Einführung in die mathematische Modellierung dienen. Es schien wichtig, die Details der meisten Berechnungen mit einzubeziehen, damit der Leser die Grenzen der Modelle wirklich erkennen kann. Das letzte Kapitel konzentriert sich auf die zahlreichen aktuellen Probleme der Populationsdynamik, die man aus mathematischer Sicht zu untersuchen versuchen kann.

---

<sup>1</sup>Presses Universitaires de France, Paris, 1986.

Es war nicht möglich, in einem Buch dieser Länge ein vollständiges Bild aller bisher entwickelten Arbeiten zu geben oder auf alle Wissenschaftler einzugehen, die zu diesem Thema beigetragen haben. Die getroffene Auswahl enthält notwendigerweise eine willkürliche Komponente, insbesondere für die jüngsten Jahrzehnte. Ich hoffe dennoch, dass die gewählte Stichprobe repräsentativ genug ist und dass Personen, die auf dem Gebiet tätig sind und deren Arbeit nicht erwähnt wird, nicht verärgert sein werden.

Die ideale Zielgruppe für dieses Buch wäre unter anderem:

- Schüler und Studenten, die sich fragen, welche Verbindungen zwischen den Mathematikkursen, die sie besuchen müssen, und der Welt um sie herum bestehen könnten, oder Studenten, die eine persönliche Arbeit zu einem Thema mit Bezug zur Bevölkerungsdynamik vorbereiten.
- Mathematiklehrer, die versuchen, ihren Kurs attraktiver zu gestalten. Die Kenntnis der vier Elementaroperationen reicht aus, um den Großteil der Kapitel 1, 2 und 5 zu verstehen. Kapitel 3 kann als Einführung in die Anwendungen von Logarithmen dienen. Dieses Buch behandelt auch Rekursionsgleichungen in den Kapiteln 1, 3, 8, 11, 14, 21, 23, 24, Differentialgleichungen in den Kapiteln 4, 6, 12, 13, 16, partielle Differentialgleichungen in den Kapiteln 20, 25, eine Integralgleichung in Kapitel 10 und Anwendungen der Wahrscheinlichkeitsrechnung in den Kapiteln 2, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19, 22.
- Personen, die bereits mit Demografie, Epidemiologie, Genetik oder Ökologie vertraut sind und bereit sind, ihr Lieblingsgebiet mit anderen zu vergleichen, die möglicherweise ähnliche mathematische Modelle beinhalten.
- Leser, die an der Geschichte der Wissenschaft interessiert sind.

Dieses Buch ist im Wesentlichen eine Übersetzung der französischen Ausgabe, die 2008 von Cassini in Paris unter dem Titel *Histoires de mathématiques et de populations* veröffentlicht wurde. Die Literaturlisten am Ende der einzelnen Kapitel wurden erweitert und aktualisiert. Diese Listen enthalten Webseiten, welche die Originalarbeiten zeigen.

Für die deutsche Übersetzung bin ich Christina Binder und Hefeng Wang sehr dankbar, welche die automatische Übersetzung der Software DeepL überprüft und korrigiert haben.

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Die Fibonacci-Folge (1202)</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Die Sterbetafel von Halley (1693)</b>	<b>4</b>
<b>3</b>	<b>Euler und das geometrische Wachstum von Populationen (1748–1761)</b>	<b>10</b>
<b>4</b>	<b>Daniel Bernoulli, d’Alembert und die Pockenimpfung (1760)</b>	<b>22</b>
<b>5</b>	<b>Malthus und die Hindernisse für geometrisches Wachstum (1798)</b>	<b>33</b>
<b>6</b>	<b>Verhulst und die logistische Gleichung (1838)</b>	<b>37</b>
<b>7</b>	<b>Bienaymé, Cournot und das Aussterben von Familiennamen (1845–1847)</b>	<b>42</b>
<b>8</b>	<b>Mendel und die Vererbung (1865)</b>	<b>47</b>
<b>9</b>	<b>Galton, Watson und die Aussterbewahrscheinlichkeit (1873–1875)</b>	<b>51</b>
<b>10</b>	<b>Lotka und die Theorie der stabilen Bevölkerung (1907)</b>	<b>58</b>
<b>11</b>	<b>Das Hardy-Weinberg-Gesetz (1908)</b>	<b>62</b>
<b>12</b>	<b>Ross und Malaria (1911)</b>	<b>67</b>
<b>13</b>	<b>Lotka, Volterra und das Räuber-Beute-System (1920–1926)</b>	<b>73</b>
<b>14</b>	<b>Fisher und natürliche Selektion (1922)</b>	<b>80</b>
<b>15</b>	<b>Yule und die Evolution (1924)</b>	<b>84</b>
<b>16</b>	<b>McKendrick und Kermack über die Modellierung von Epidemien (1926–1927)</b>	<b>93</b>
<b>17</b>	<b>Haldane und Mutationen (1927)</b>	<b>103</b>



<b>18 Erlang und Steffensen über die Aussterbewahrscheinlichkeit (1929–1933)</b>	<b>107</b>
<b>19 Wright und zufällige genetische Drift (1931)</b>	<b>111</b>
<b>20 Die Diffusion von Genen (1937)</b>	<b>117</b>
<b>21 Die Leslie-Matrix (1945)</b>	<b>124</b>
<b>22 Perkolation und Epidemien (1957)</b>	<b>128</b>
<b>23 Spieltheorie und Evolution (1973)</b>	<b>134</b>
<b>24 Chaotische Populationen (1974)</b>	<b>140</b>
<b>25 Chinas Ein-Kind-Politik (1980)</b>	<b>147</b>
<b>26 Einige aktuelle Probleme</b>	<b>154</b>

## Kapitel 1

### Die Fibonacci-Folge (1202)

Im Jahr 1202 veröffentlichte Leonardo von Pisa, auch Fibonacci genannt, ein Buch, welches das indische Dezimalsystem, das auch von arabischen Mathematikern übernommen worden war, in Europa popularisierte. Unter den vielen Beispielen, die in dem Buch genannt werden, bezieht sich eines auf das Wachstum einer Kaninchenpopulation. Es ist eines der ältesten Beispiele für ein mathematisches Modell für die Dynamik einer Population.

Leonardo von Pisa, der lange nach seinem Tod Fibonacci genannt wurde, wurde um 1170 in der Republik Pisa geboren, als diese auf dem Höhepunkt ihrer kommerziellen und militärischen Macht in der mediterranen Welt war. Um 1192 wurde Fibonaccis Vater von der Republik in den Hafen von Bejaia, heute in Algerien, geschickt, um einen Handelsposten zu leiten. Sein Sohn schloss sich ihm kurz darauf an, um sich auf den Beruf des Kaufmanns vorzubereiten. Leonardo begann, das Dezimalsystem zu erlernen, das die Araber aus Indien mitgebracht hatten und das heute noch in fast gleicher Form in Gebrauch ist: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 und 9. Auf seinen Geschäftsreisen rund um das Mittelmeer verglich er die verschiedenen Zahlensysteme und studierte die arabische Mathematik. Zurück in Pisa, beendete er 1202 ein Buch in Latein mit dem Titel *Liber abaci* („Buch der Berechnung“), in dem er das neue Zahlensystem erklärte und zeigte, wie man es für Buchhaltung, Gewichts- und Währungsumrechnungen, Zinssätze und viele andere Anwendungen verwenden konnte. Er sammelte auch die meisten der den Arabern bekannten Ergebnisse in Algebra und Arithmetik.

Fibonacci betrachtete in seinem Buch das, was man heute ein Problem der Populationsdynamik nennen würde. Aber es erschien nur als Rechenübung inmitten anderer, nicht verwandter Themen: Der vorhergehende Abschnitt im Buch handelt von perfekten Zahlen, welche die Summe ihrer Faktoren sind, wie  $28 = 14 + 7 + 4 + 2 + 1$ , und der folgende Abschnitt ist ein Problem über die Aufteilung von Geld unter vier Personen, das einem linearen System von vier Gleichungen entspricht. Hier ist eine Übersetzung aus dem Lateinischen des Bevölkerungsproblems:

„Ein gewisser Mann hatte ein Paar Kaninchen zusammen an einem

bestimmten geschlossenen Ort. Man möchte wissen, wie viele aus dem Paar in einem Jahr entstehen, wenn es die Natur der Tiere ist, in einem Monat ein anderes Paar zu gebären und im zweiten Monat die Geborenen ebenfalls zu gebären.“

Wenn es zu Beginn des ersten Monats ein Paar neugeborener Kaninchen gibt, wird dieses Paar nach einem Monat noch nicht fruchtbar sein und es wird zu Beginn des zweiten Monats nur noch ein Kaninchenpaar geben. Dieses Kaninchenpaar wird zu Beginn des dritten Monats ein weiteres Paar zur Welt bringen, so dass es insgesamt zwei Paare geben wird. Das erste Kaninchenpaar wird wiederum zu Beginn des vierten Monats ein weiteres Paar gebären. Das zweite Kaninchenpaar wird aber noch nicht fruchtbar sein. Es wird nur drei Kaninchenpaare geben.

Unter Verwendung moderner Notationen sei  $P_n$  die Anzahl der Kaninchenpaare zu Beginn des Monats  $n$ . Die Anzahl der Kaninchenpaare  $P_{n+1}$  im Monat  $n + 1$  ist die Summe aus der Anzahl  $P_n$  der Paare im Monat  $n$  und der Anzahl der neugeborenen Paare im Monat  $n + 1$ . Aber nur die Kaninchenpaare, die mindestens zwei Monate alt sind, bringen im Monat  $n + 1$  neue Kaninchenpaare zur Welt. Das sind die Paare, die schon im Monat  $n - 1$  da waren und deren Anzahl  $P_{n-1}$  ist. Somit ist

$$P_{n+1} = P_n + P_{n-1}.$$

Dies ist eine Rekursionsgleichung: Sie gibt die Bevölkerung im Monat  $n + 1$  als Funktion der Bevölkerung in den vorhergehenden Monaten an. Daher könnte Fibonacci leicht die folgende Tabelle erstellen, wobei  $1 + 1 = 2$ ,  $1 + 2 = 3$ ,  $2 + 3 = 5$ ,  $3 + 5 = 8$  usw.

$n$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
$P_n$	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144	233

In der Tat betrachtete Fibonacci als Anfangsbedingung die Situation im Monat  $n = 2$ . Da  $P_{14} = 144 + 233 = 377$  ist, erhielt er zwölf Monate nach seinem Startpunkt schließlich 377 Kaninchenpaare. Er bemerkte, dass sich diese Zahlenfolge unendlich fortsetzen könnte.

Nach 1202 schrieb Fibonacci mehrere weitere Bücher, wie *Practica geometriae* im Jahr 1220 und *Liber quadratorum* („Buch der Quadrate“) im Jahr 1225. Sein Ruf führte zu einem Treffen mit dem Kaiser Friedrich II., der die Wissenschaft schätzte. Im Jahr 1240 verlieh die Republik Pisa Fibonacci eine jährliche Rente. Das Jahr seines Todes ist unbekannt.

In den folgenden Jahrhunderten geriet Fibonaccis Kaninchenproblem in Vergessenheit und hatte keinen Einfluss auf die Entwicklung von mathematischen Modellen für die Populationsdynamik. Mehrere Wissenschaftler stießen in ihren Studien auf die gleiche Zahlenfolge, bezogen sich aber weder auf Fibonacci noch auf eine Population. In mehreren Büchern Keplers findet sich die Bemerkung, dass das Verhältnis  $P_{n+1}/P_n$  für  $n \rightarrow +\infty$  gegen die Goldene Zahl  $\phi = (1 + \sqrt{5})/2$  konvergiert. Dies ist ein Sonderfall einer Eigenschaft, die den meisten Populationsmodellen gemeinsam ist: die Tendenz, geometrisch zu wachsen (siehe Kapitel 3 und 21). Im Jahr 1728 erhielt Daniel Bernoulli die exakte Formel

$$P_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left[ \frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right]^n - \frac{1}{\sqrt{5}} \left[ \frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right]^n$$

beim Studium allgemeiner Rekursionsgleichungen. Das Gesamtwerk von Fibonacci wurde im neunzehnten Jahrhundert veröffentlicht. Von da an war die Folge  $(P_n)$  in Büchern der Unterhaltungsmathematik unter dem Namen Fibonacci-Folge zu finden.

Es ist klar, dass die Hypothesen, die zur Fibonacci-Folge führen, um eine Kaninchenpopulation zu modellieren, alles andere als realistisch sind: keine Sterblichkeit, keine Trennung der Geschlechter usw. Das Interesse an dieser Folge in den letzten Jahrzehnten in der Biologie rührt daher, dass einige Pflanzen Strukturen aufweisen, die einige der Zahlen  $P_n$  beinhalten, zum Beispiel 8 und 13 in Kiefernzapfen oder 34 und 55 in Sonnenblumen. Eine wissenschaftliche Zeitschrift, *The Fibonacci Quarterly*, ist sogar ganz den Eigenschaften und Anwendungen der Fibonacci-Folge gewidmet!

### Weitere Lektüre

1. Bernoulli, D.: *Observationes de seriebus... Comment. Acad. Sci. Imp. Petropolitanae* 3, 85–100 (1728/1732) → *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2, Birkhäuser, Basel, 1982, S. 49–64.
2. Sigler, L.E.: *Fibonacci's Liber Abaci*. Springer (2002).
3. Vogel, K.: Leonardo Fibonacci. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 4, S. 604–613. Scribner, New York (1971)

## Kapitel 2

### Die Sterbetafel von Halley (1693)

Im Jahr 1693 untersuchte der berühmte englische Astronom Edmond Halley die Geburts- und Sterberegister der Stadt Breslau, die von Caspar Neumann an die *Royal Society* übermittelt worden waren. Er erstellte eine Sterbetafel, die zeigt, wie viele Menschen, die im gleichen Jahr geboren wurden, bis zu einem beliebigen Alter überleben. Er benutzte seine Tabelle auch, um den Preis von Leibrenten zu berechnen. Dieses Kapitel erinnert an diese Arbeit und stellt sie in den Kontext von Halleys Leben und der frühen Entwicklungen der „politischen Arithmetik“ und der Wahrscheinlichkeitstheorie, die Leute wie Graunt, Petty, De Witt, Hudde, Huygens, Leibniz und de Moivre interessierten.

Edmond Halley wurde 1656 in der Nähe von London geboren. Sein Vater war ein reicher Seifenfabrikant. Edmond interessierte sich schon in jungen Jahren für die Astronomie. Er begann sein Studium am *Queen's College* der Universität Oxford. Als 1675 das Greenwich Observatorium eingeweiht wurde, konnte Halley bereits Flamsteed, den *Astronomer Royal*, besuchen. Er unterbrach sein Studium von 1676 bis 1678, um auf die Insel Sankt Helena zu gehen und einen Katalog der Sterne zu erstellen, die von der südlichen Hemisphäre aus zu sehen sind. Bei seiner Rückkehr nach England wurde er *Fellow of the Royal Society*. Er veröffentlichte auch die Beobachtungen, die er während seiner Reise nach St. Helena über die Zirkulation der Winde gemacht hatte. Im Jahr 1684 besuchte er Newton in Cambridge, um den Zusammenhang zwischen Keplers Gesetzen der Planetenbewegung und der Anziehungskraft der Sonne zu diskutieren. Er ermutigte Newton, die berühmten *Philosophiæ Naturalis Principia Mathematica* zu schreiben, ein Buch, das er schließlich auf eigene Kosten veröffentlichte. Zu dieser Zeit war er als Sekretär der *Royal Society* tätig. 1689 konstruierte er eine Glocke für das Unterwassertauchen, die er selbst testete.

Etwa zur gleichen Zeit sammelte Caspar Neumann, ein in Breslau lebender Theologe, Daten über die Zahl der Geburten und Sterbefälle in seiner Stadt. Breslau gehörte zum Habsburgerreich (die Stadt liegt heute in Polen und heißt Wrocław). Zu den Daten gehörte auch das Alter, in dem die Menschen gestorben waren. So konnte man daraus eine Sterbetafel konstruieren,

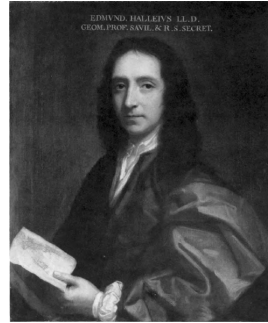


Abbildung 2.1:  
Halley (1656–1742)

welche die Wahrscheinlichkeit, bis zu einem bestimmten Alter zu überleben, zeigte.

Die erste Sterbetafel war 1662 in London in einem Buch mit dem Titel *Natürliche und politische Beobachtungen zu den Sterblichkeitsziffern* veröffentlicht worden. Dieses Buch gilt gemeinhin als Gründungstext sowohl der Statistik als auch der Demografie und weist eine merkwürdige Besonderheit auf: Man fragt sich noch heute, ob es von John Graunt, einem Londoner Kaufmann und auf dem Buchdeckel angegebenen Autor, oder von seinem Freund William Petty, einem der Gründer der *Royal Society*, verfasst wurde. Auf jeden Fall versuchte die im Buch enthaltene Sterbetafel, die Daten der Sterbeverzeichnisse zu nutzen, die seit Beginn des siebzehnten Jahrhunderts regelmäßig über die Beerdigungen und Taufen in London berichteten. Diese Sterbeverzeichnisse dienten vor allem dazu, die Bevölkerung über die wiederkehrenden Pestepidemien zu informieren. Aus diesem Grund gaben sie die Todesursache und nicht das Alter an, in dem die Menschen starben. Um eine Sterbetafel zu erhalten, welche die Überlebenschance in Abhängigkeit vom Alter angibt, mussten Graunt oder Petty raten, wie die verschiedenen Todesursachen mit den Altersgruppen zusammenhängen. So könnte ihre Sterbetafel mit großen Fehlern behaftet gewesen sein. Das Buch war dennoch sehr erfolgreich, mit fünf Auflagen zwischen 1662 und 1676. Mehrere Städte in Europa hatten begonnen, ähnliche Sterbeverzeichnisse wie die von London zu veröffentlichen.

So war es fast dreißig Jahre nach dieser ersten Sterbetafel, dass Neumann auf Anregung von Leibniz seine demografischen Daten aus der Stadt Breslau für die Jahre 1687–1691 an Henry Justel, den Sekretär der *Royal Society*, schickte. Justel starb kurz darauf, und Halley bekam die Daten in die Hände, analysierte sie und veröffentlichte 1693 seine Schlussfolgerungen in den *Philosophical Transactions of the Royal Society*. Sein Artikel trägt den Ti-

tel *Eine Schätzung des Grades der Sterblichkeit der Menschheit, gezogen aus merkwürdigen Tabellen der Geburten und Beerdigungen in der Stadt Breslau, mit einem Versuch, den Preis der Leibrenten zu ermitteln.*

Für den untersuchten Zeitraum von fünf Jahren stellte Halley fest, dass die Zahl der Geburten in Breslau mehr oder weniger gleich der Zahl der Sterbefälle war, so dass die Gesamtbevölkerung nahezu konstant war. Um die Analyse zu vereinfachen, nahm er an, dass sich die Bevölkerung genau im Gleichgewicht befindet: Die jährliche Anzahl der Geburten (nennen wir sie  $P_0$ ), die Gesamtbevölkerung, die Bevölkerung im Alter  $k$  ( $P_k$ ) und die jährliche Anzahl der Sterbefälle im Alter  $k$  ( $D_k$ ) sind alle im Zeitverlauf konstant. Dies hebt eine weitere interessante Eigenschaft der Daten aus Breslau hervor, denn eine solche Vereinfachung wäre für eine schnell wachsende Stadt wie London nicht möglich gewesen, wo die Statistik auch durch den Bevölkerungsstrom aus dem Umland verzerrt wurde.

Tabelle 2.1: Sterbetafel von Halley mit der Bevölkerung  $P_k$  im Alter  $k$ .

$k$	$P_k$	$k$	$P_k$	$k$	$P_k$	$k$	$P_k$	$k$	$P_k$	$k$	$P_k$
1	1.000	15	628	29	539	43	417	57	272	71	131
2	855	16	622	30	531	44	407	58	262	72	120
3	798	17	616	31	523	45	397	59	252	73	109
4	760	18	610	32	515	46	387	60	242	74	98
5	732	19	604	33	507	47	377	61	232	75	88
6	710	20	598	34	499	48	367	62	222	76	78
7	692	21	592	35	490	49	357	63	212	77	68
8	680	22	586	36	481	50	346	64	202	78	58
9	670	23	579	37	472	51	335	65	192	79	49
10	661	24	573	38	463	52	324	66	182	80	41
11	653	25	567	39	454	53	313	67	172	81	34
12	646	26	560	40	445	54	302	68	162	82	28
13	640	27	553	41	436	55	292	69	152	83	23
14	634	28	546	42	427	56	282	70	142	84	20

Die Daten aus Breslau hatten einen Mittelwert von 1.238 Geburten pro Jahr: Dies ist der Wert, den Halley für  $P_0$  nahm. Im Prinzip könnte er aus den Daten auch den Jahresmittelwert  $D_k$  der Anzahl der Todesfälle unter den Menschen im Alter  $k$  für alle  $k \geq 0$  berechnen. Unter Verwendung der Formel

$$P_{k+1} = P_k - D_k, \quad (2.1)$$

konnte er die Tabelle 2.1 konstruieren, die  $P_k$  ergibt. Umgekehrt können wir die von ihm verwendeten Werte von  $D_k$  aus der Formel  $D_k = P_k - P_{k+1}$  ermitteln:  $D_0 = 238$ ,  $D_1 = 145$ ,  $D_2 = 57$ ,  $D_3 = 38$  und so weiter. Tatsächlich

hat Halley seine Ergebnisse ein wenig umgestellt, entweder um runde Zahlen zu erhalten (dies ist der Fall von  $D_1$ , der leicht verändert wurde, so dass  $P_1 = 1.000$  ist) oder um gewisse Unregelmäßigkeiten zu glätten, die durch die geringe Anzahl von Todesfällen im hohen Alter in einer Fünfjahresstudie bedingt sind. Halley nimmt die Summe aller Zahlen  $P_k$  in der Tabelle und erhält einen Schätzwert für die Gesamtbevölkerung von Breslau, der nahe bei 34.000 liegt.<sup>1</sup> Zusammenfassend hatte diese Methode den großen Vorteil, dass sie keine allgemeine Volkszählung erforderte, sondern nur die Kenntnis der Anzahl der Geburten und Sterbefälle sowie des Alters, in dem die Menschen während einiger Jahre starben.

Halleys Sterbetafel diente im 18. Jahrhundert als Referenz für verschiedene Arbeiten (siehe Kapitel 4). In der Tat, obwohl die Werte von  $P_k$  spezifisch für die Stadt Breslau waren, konnte man das Verhältnis  $P_{k+1}/P_k$  als die Wahrscheinlichkeit betrachten, bis zum Alter  $k+1$  zu überleben, wenn man bereits das Alter  $k$  erreicht hat. Diese Wahrscheinlichkeit konnte man sinnvollerweise auch für die Bevölkerung anderer europäischer Städte der damaligen Zeit verwenden. Zum Beispiel konnte man erwarten, dass ein einjähriges Kind 661 von 1.000 Chancen hat, das Alter 10 zu erreichen, oder 598 von 1.000 Chancen, das Alter 20 zu erreichen.

Halley benutzte seine Sterbetafel auch, um den Preis von Leibrenten zu berechnen. Während des 16. und 17. Jahrhunderts hatten mehrere Städte und Staaten solche Leibrenten an ihre Bürger verkauft, um Geld zu beschaffen. Die Käufer erhielten jedes Jahr bis zu ihrem Tod einen festen Geldbetrag, der einem bestimmten Prozentsatz der ursprünglich gezahlten Summe entsprach, oft dem doppelten Zinssatz der damaligen Zeit, aber unabhängig vom Alter des Käufers. Natürlich riskierte die Institution den Bankrott, wenn zu viele Menschen mit einer sehr langen Lebenserwartung diese Renten kauften. Ohne eine verlässliche Sterbetafel konnte das Problem nicht richtig angegangen werden.

Im Jahr 1671 hatten sich Johan De Witt, Ratspensionär von Holland, und Johannes Hudde, einer der Bürgermeister der Stadt Amsterdam, bereits Gedanken über das Problem der Berechnung des Preises von Leibrenten gemacht. Sie fürchteten eine Invasion französischer Truppen und wollten Geld zur Verstärkung der Armee aufbringen. Sie hatten Daten über Personen, die mehrere Jahrzehnte zuvor Leibrenten gekauft hatten, insbesondere das Alter, in dem die Renten gekauft worden waren, und das Alter, in dem die Personen gestorben waren. Sie hatten es geschafft, den Preis der Leibrenten mehr oder weniger korrekt zu berechnen, aber ihre Methode wurde später vergessen. Holland wurde im folgenden Jahr überfallen und De Witt wurde von der Menge ge-

---

<sup>1</sup>Für Menschen, die älter als 84 Jahre sind, hat Halley gerade erwähnt, dass ihre Zahl 107 ist.



lyncht.

Halley betrachtete das Problem 1693 erneut mit der Breslauer Sterbetafel und unter der Annahme eines Zinssatzes von 6 %. Die Berechnungsmethode ist einfach. Sei  $i$  der Zinssatz. Sei  $R_k$  der Preis, zu dem eine Person im Alter von  $k$  eine Leibrente von zum Beispiel einem Pfund pro Jahr kaufen kann. Diese Person hat eine Wahrscheinlichkeit  $P_{k+n}/P_k$ , im Alter  $k+n$  noch am Leben zu sein. Das Pfund, das der Staat zu zahlen verspricht, wenn er dieses Alter erreicht, erhält man, indem man  $1/(1+i)^n$  Pfund der Anfangssumme mit dem Zinssatz  $i$  anlegt. Wenn man also die vereinfachende Annahme macht, dass die Anfangssumme nur zur Zahlung der Renten verwendet wird, dann sollte der Preis

$$R_k = \frac{1}{P_k} \left( \frac{P_{k+1}}{1+i} + \frac{P_{k+2}}{(1+i)^2} + \frac{P_{k+3}}{(1+i)^3} + \dots \right) \quad (2.2)$$

sein. Halley erhielt auf diese Weise die Tabelle 2.2, die den Faktor  $R_k$  angibt, mit dem die gewünschte Rente multipliziert werden muss, um die notwendige Anfangssumme zu erhalten. Ein Mann im Alter von 20 Jahren würde also jedes Jahr  $1/12,78 \approx 7,8\%$  der Anfangssumme erhalten. Aber ein Mann im Alter von 50 Jahren würde  $1/9,21 \approx 10,9\%$  erhalten, weil er weniger Jahre zu leben hätte. Man beachte, dass der doppelte Zinssatz einer Rente in Höhe von 12 % der anfänglichen Summe entsprechen würde, oder entsprechend einem Preis, der dem 8,33-fachen der Rente entspricht. Die Berechnungen sind natürlich recht mühsam. Halley konnte jedoch mit Hilfe von Logarithmentafeln den allgemeinen Term  $P_{k+n}/(1+i)^n$  schneller ermitteln. Da er keine Werte für  $P_k$  über 84 Jahre angegeben hat, ist es nicht möglich, seine Berechnungen genau zu überprüfen. Schließlich hatte Halleys Arbeit keine unmittelbare Auswirkung: Mehrere Jahrzehnte lang wurden in England und anderswo Leibrenten weiterhin zu einem Preis verkauft, der unabhängig vom Alter des Käufers war, und zwar zu einem Preis, der viel niedriger war, als er sein konnte, zum Beispiel das 7-fache der Rente.

Tabelle 2.2: Multiplikationsfaktor, der den Preis von Leibrenten angibt.

$k$	$R_k$	$k$	$R_k$	$k$	$R_k$	$k$	$R_k$	$k$	$R_k$
1	10,28	15	13,33	30	11,72	45	9,91	60	7,60
5	13,40	20	12,78	35	11,12	50	9,21	65	6,54
10	13,44	25	12,27	40	10,57	55	8,51	70	5,32

Die aus den Lebenstafeln abgeleiteten Fragen interessierten schon zu Halleys Zeiten viele Wissenschaftler. Der Niederländer Christiaan Huygens, 1657

Autor des ersten der Wahrscheinlichkeitstheorie gewidmeten Büchleins, diskutierte 1669 in seinem Briefwechsel mit seinem Bruder die Sterbetafel von Graunt und die Berechnung der Lebenserwartung<sup>2</sup>. Wenige Jahre bevor er Neumann mit der *Royal Society* in Kontakt brachte, schrieb auch Leibniz in einem Aufsatz, der unveröffentlicht blieb, über die Berechnung der Lebenserwartung. Im Jahr 1709 war Nikolaus I. Bernoulli an der Reihe. 1725 veröffentlichte Abraham de Moivre eine ganze *Abhandlung über Leibrenten*. Ihm fiel insbesondere auf, dass der Preis  $R_k$  für alte Zeitalter leicht berechnet werden kann, da die Formel (2.2) nur wenige Terme enthält. Wir können dann die Rückwärtsrekursionsformel  $R_k = (P_{k+1}/P_k) \times (1 + R_{k+1})/(1 + i)$  verwenden, die ausgehend von (2.2) leicht zu beweisen ist. Mit dem Wert, den Halley für den Preis im Alter von 70 Jahren angibt, können wir also die anderen Werte der Tabelle 2.2 überprüfen.<sup>3</sup>

Nach dieser Pause, in der er sich auf die Demografie konzentrierte, kehrte Halley zu seinen Hauptforschungsthemen zurück. Zwischen 1698 und 1700 umsegelte er den Atlantischen Ozean, um eine Karte des Erdmagnetfeldes zu zeichnen. Im Jahr 1704 wurde er Professor an der Universität Oxford. Im folgenden Jahr veröffentlichte er ein Buch über Kometen und sagte voraus, dass der Komet von 1682, den Kepler 1607 beobachtet hatte, 1758 wiederkommen würde: Er wurde als Halleyscher Komet bekannt. Halley veröffentlichte auch eine Übersetzung des Buches von Apollonius von Perga über die Kegelschnitte. Im Jahr 1720 löste er Flamsteed als *Astronomer Royal* ab. Er versuchte, das Problem der genauen Bestimmung des Längengrades auf See aus der Beobachtung des Mondes zu lösen, ein Problem von großer praktischer Bedeutung für die Navigation. Er starb 1742 im Alter von 86 Jahren in Greenwich.

### Weitere Lektüre

1. Fox, M.V.: *Scheduling the Heavens*. Morgan Reynolds (2007)
2. Graunt, J.: *Natural and Political Observations Mentioned in a Following Index and Made upon the Bills of Mortality* (1665). [echo.mpiwg-berlin.mpg.de](http://echo.mpiwg-berlin.mpg.de)
3. Hald, A.: *A History of Probability and Statistics and Their Applications before 1750*. Wiley, Hoboken, New Jersey (2003).
4. Halley, E.: An estimate of the degrees of the mortality of mankind. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 17, 596–610 (1693). [gallica.bnf.fr](http://gallica.bnf.fr)
5. Heyde, C.C.: John Graunt. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, S. 14–16. Springer (2001)
6. Koch, P.: Caspar Neumann. In: ebd., S. 29–32.
7. Le Bras, H.: *Naissance de la mortalité*. Gallimard, Paris (2000)

<sup>2</sup>Die Lebenserwartung im Alter  $k$  ist durch die Formel (2.2) mit  $i = 0$  gegeben.

<sup>3</sup>Halleys Tabelle enthält ein paar Fehler, insbesondere für die Altersgruppen 5 und 15.

## Kapitel 3

# Euler und das geometrische Wachstum von Populationen (1748–1761)

Euler schrieb bei mehreren Gelegenheiten über Bevölkerungsdynamik. In seiner Abhandlung von 1748, *Einführung in die Analysis des Unendlichen*, enthält das Kapitel, das sich mit der Exponentialfunktion befasst, vier Beispiele für das exponentielle Wachstum einer Bevölkerung. Im Jahr 1760 veröffentlichte er einen Artikel, in dem er dieses exponentielle Wachstum mit einer Altersstruktur der Bevölkerung kombinierte. Diese Arbeit ist ein Vorläufer der Theorie der stabilen Populationen, die im 20. Jahrhundert entwickelt wurde und eine wichtige Rolle in der Demografie spielt. Im Jahr 1761 half Euler auch Süßmilch bei der zweiten Auflage seiner Abhandlung über Demografie. Er erarbeitete ein interessantes Modell, das eine Art Variante der Fibonacci-Folge darstellt, veröffentlichte aber seine detaillierte Analyse nicht.

Leonhard Euler wurde 1707 in Basel geboren. Sein Vater war ein protestantischer Pfarrer. 1720 begann Euler ein Studium an der Universität. Er erhielt auch privaten Mathematikunterricht von Johann Bernoulli, einem der berühmtesten Mathematiker der Generation nach Leibniz und Newton. Er befreundete sich mit zwei der Söhne von Johann Bernoulli: Nikolaus II. und Daniel. 1727 ging Euler zusammen mit Daniel an die neu gegründete Akademie der Wissenschaften in Sankt Petersburg. Neben der Mathematik interessierte er sich auch für die Physik und viele andere naturwissenschaftliche und technische Fächer. Im Jahr 1741 lud ihn König Friedrich II. von Preußen ein, Direktor der mathematischen Abteilung der Akademie der Wissenschaften in Berlin zu werden. Euler veröffentlichte eine beträchtliche Anzahl von Artikeln und Büchern zu allen Aspekten der Mechanik (Astronomie, Elastizität, Flüssigkeiten, Festkörper) und Mathematik (Zahlentheorie, Algebra, unendliche Reihen, elementare Funktionen, komplexe Zahlen, Differential- und Integralrechnung, Differential- und partielle Differentialgleichungen, Optimierung, Geometrie), aber auch zur Demografie. Er war der produktivste Mathematiker seiner Zeit.

Im Jahr 1748 veröffentlichte Euler eine Abhandlung in lateinischer Sprache mit dem Titel *Einführung in die Analysis des Unendlichen*. Im Kapitel



Abbildung 3.1:  
Euler (1707–1783)

über Exponentialfunktionen und Logarithmen betrachtete er sechs Beispiele: eines zur mathematischen Theorie der musikalischen Tonleitern, ein weiteres zur Rückzahlung eines Darlehens mit Zinsen und vier zur Bevölkerungsdynamik. In letzterem nahm Euler an, dass die Population  $P_n$  im Jahr  $n$  die folgende Bedingung erfüllt:  $P_{n+1} = (1+x)P_n$  für alle ganzzahligen  $n$ . Die Wachstumsrate  $x$  ist eine positive reelle Zahl. Ausgehend von einer Anfangsbedingung  $P_0$  ist die Bevölkerung im Jahr  $n$  durch  $P_n = (1+x)^n P_0$  gegeben. Dies wird als geometrisches oder exponentielles Wachstum bezeichnet. Das erste Beispiel fragt:

„Wenn die Bevölkerung in einer bestimmten Region jährlich um ein Dreißigstel zunimmt und es zu einem Zeitpunkt 100.000 Einwohner gab, möchten wir die Bevölkerung nach 100 Jahren wissen.“

Die Antwort lautet  $P_{100} = (1 + 1/30)^{100} \times 100.000 \approx 2.654.874$ . Für dieses Beispiel ließ sich Euler von der Volkszählung in Berlin inspirieren, die 1747 stattfand und die eine geschätzte Einwohnerzahl von 107.224 ergab. Seine Berechnung zeigt, dass sich eine Bevölkerung innerhalb eines Jahrhunderts mehr als verzehnfachen kann. Genau das hatte man damals für die Stadt London beobachtet.

Das Berechnen von  $(1 + 1/30)^{100}$  ist mit einem modernen Taschenrechner sehr einfach. Aber zu Eulers Zeiten mussten Logarithmen verwendet werden, um zahlreiche Multiplikationen von Hand zu vermeiden und das Ergebnis schnell zu erhalten. Wir berechnen zunächst den dezimalen Logarithmus (zur Basis 10) von  $P_{100}$ . Die grundlegende Eigenschaft des Logarithmus  $\log(ab) =$

$\log a + \log b$  zeigt, dass

$$\log P_{100} = 100 \log(31/30) + \log(100.000) = 100(\log 31 - \log 30) + 5.$$

Die Logarithmen waren 1614 von dem Schotten John Napier eingeführt worden. Sein Freund Henry Briggs hatte 1617 die erste Tabelle der dezimalen Logarithmen veröffentlicht. Im Jahr 1628 hatte der Niederländer Adriaan Vlacq die Arbeit von Briggs vervollständigt, indem er eine Tabelle veröffentlichte, die dezimale Logarithmen von ganzen Zahlen von 1 bis 100.000 mit zehnstelliger Genauigkeit enthielt. Dies ist die Art von Tabelle, die Euler benutzte, um  $\log 30 \approx 1,477121255$ ,  $\log 31 \approx 1,491361694$  und schließlich  $\log P_{100} \approx 6,4240439$  zu erhalten. Es bleibt, die Zahl  $P_{100}$  zu finden, deren Logarithmus bekannt ist. Da die dezimalen Logarithmen ganzer Zahlen von 1 bis 100.000 im Bereich von 0 bis 5 liegen, suchen wir stattdessen den Logarithmus von  $P_{100}/100$ , der 4,4240439 ist. In der Logarithmentafel können wir nachsehen, dass  $\log 26.548 \approx 4,424031809$  und  $\log 26.549 \approx 4,424048168$ . Euler ersetzt die logarithmische Funktion durch eine Strecke zwischen 26.548 und 26.549 und erhält

$$\frac{P_{100}}{100} \approx 26.548 + \frac{4,4240439 - 4,424031809}{4,424048168 - 4,424031809} \approx 26.548,74.$$

Somit ist  $P_{100} \approx 2.654.874$ .

Das zweite Beispiel zur Bevölkerungsdynamik in Eulers Buch lautet wie folgt:

„Da nach der Sintflut alle Menschen von einer sechsköpfigen Bevölkerung abstammten, möchten wir, wenn wir annehmen, dass die Bevölkerung nach zweihundert Jahren 1.000.000 betrug, die jährliche Wachstumsrate finden.“

Da  $10^6 = (1+x)^{200} \times 6$  ist, erhalten wir mit einem Taschenrechner  $x = -1 + (10^6/6)^{1/200} \approx 0,061963$ . Mit Logarithmentafeln müssen wir  $\log(10^6) = 200 \log(1+x) + \log 6$  durchgehen, um  $\log(1+x) \approx 0,0261092$  und  $1+x \approx 1,061963$  zu erhalten. Daraus konnte Euler schließen, dass die Bevölkerung um  $x \approx 1/16$  pro Jahr zunehmen würde. Um den Ursprung dieses Beispiels zu verstehen, müssen wir uns daran erinnern, dass die zeitgenössischen Philosophen begannen, die Wahrheit der biblischen Geschichten zu leugnen. Eine wörtliche Lesart würde den Zeitpunkt der Sintflut um 2350 v. Chr. mit den folgenden Überlebenden festlegen: Noah, seine drei Söhne und deren Ehefrauen. Im Buch Genesis steht:

„Das sind die drei Söhne Noahs, von denen ist alles Land besetzt.“

Eine Bevölkerungswachstumsrate von  $1/16$  (oder 6,25 %) pro Jahr nach der Sintflut erschien Euler nicht allzu unrealistisch. Als Sohn eines protestantischen Pfarrers und weil er sein Leben lang religiös geblieben war, kam er zu dem Schluss:

„Aus diesem Grund ist es für die Ungläubigen ziemlich lächerlich, einzuwenden, dass in so kurzer Zeit nicht die ganze Erde bevölkert werden konnte, beginnend mit einem einzigen Menschen“.<sup>1</sup>

Euler bemerkte auch, dass, wenn das Wachstum bis 400 Jahre nach der Sintflut im gleichen Tempo fortgesetzt worden wäre, die Bevölkerung  $(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166$  Milliarden betragen hätte:

„Allerdings würde die ganze Erde diese Bevölkerung niemals ernähren können.“

Diese Idee würde ein halbes Jahrhundert später von Malthus stark weiterentwickelt werden (siehe Kapitel 5).

Eulers drittes Beispiel fragt:

„Wenn sich die menschliche Bevölkerung in jedem Jahrhundert verdoppelt, wie hoch ist die jährliche Wachstumsrate?“

Da  $(1+x)^{100} = 2$  ist, erhalten wir mit einem Taschenrechner  $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0,00695$ . Mit der Logarithmentafel ist  $100 \log(1+x) = \log 2$ . Somit sind  $\log(1+x) \approx 0,0030103$  und  $1+x \approx 1,00695$ . Die Bevölkerung wächst also jedes Jahr um  $x \approx 1/144$ . Das vierte und letzte Beispiel fragt auf die gleiche Weise:

„Wenn die menschliche Bevölkerung jährlich um  $1/100$  zunimmt, möchten wir wissen, wie lange es dauert, bis die Bevölkerung zehnmals so groß wird.“

Mit  $(1 + 1/100)^n = 10$  finden wir  $n \log(101/100) = 1$ . Also ist  $n \approx 231$  Jahre. Das ist alles, was in der *Einführung in die Analysis des Unendlichen* von 1748

---

<sup>1</sup>In dem von Graunt 1662 veröffentlichten Buch (siehe Kapitel 2) finden wir eine ähnliche Bemerkung:

„Ein Paar, nämlich Adam und Eva, die sich alle 64 Jahre der 5.160 Jahre, die das Alter der Welt nach der Schrift sind, verdoppeln, werden weit mehr Menschen hervorbringen, als jetzt in ihr sind. Darum ist die Welt nicht über 100 Tausend Jahre alt, wie manche sich eitel einbilden, noch über das, was die Schrift sie macht.“

zur Bevölkerungsdynamik zu finden ist. Euler würde einige Jahre später noch einmal gründlicher auf dieses Thema zurückkommen.

Im Jahr 1760 veröffentlichte er in den Berichten der Akademie der Wissenschaften in Berlin eine Arbeit mit dem Titel *Eine allgemeine Untersuchung über die Sterblichkeit und Vermehrung der menschlichen Spezies*. Diese Arbeit war eine Art Synthese zwischen seiner früheren Analyse des geometrischen Wachstums von Populationen und früheren Studien über Sterbetafeln (siehe Kapitel 2). Euler betrachtete zum Beispiel das Problem:

„Kennt man die Anzahl der Geburten und Beerdigungen, die sich im Laufe eines Jahres ereignen, finde die Anzahl aller Lebenden und ihre jährliche Zunahme für eine gegebene Hypothese der Sterblichkeit.“

Euler setzte hier voraus, dass die folgenden Zahlen bekannt sind:

- die Anzahl der Geburten  $B_n$  im Jahr  $n$ ;
- die Anzahl der Todesfälle  $D_n$  im Jahr  $n$ ;
- der Anteil  $q_k$  der Neugeborenen, die das Alter  $k \geq 1$  erreichen.

Sei  $P_n$  die Bevölkerung im Jahr  $n$ . Euler machte zwei zusätzliche implizite Annahmen:

- die Population wächst geometrisch:  $P_{n+1} = rP_n$  (wir setzen  $r = 1 + x$ );
- das Verhältnis zwischen Geburten und Bevölkerung ist konstant:  $B_n/P_n = m$ .

Diese beiden Annahmen implizieren, dass die Anzahl der Geburten geometrisch und mit der gleichen Rate steigt:  $B_{n+1} = rB_n$ . Euler betrachtete dann den Zustand der Bevölkerung in einem Intervall von hundert Jahren, also zwischen den Jahren  $n = 0$  und  $n = 100$ , unter der Annahme, dass niemand über hundert Jahre hinaus überlebt. Zur Verdeutlichung der Darstellung nennen wir  $P_{k,n}$  ( $k \geq 1$ ) die zu Beginn des Jahres  $n$  lebende Bevölkerung, die im Jahr  $n - k$  geboren wurde. Notieren wir  $P_{0,n} = B_n$  die Anzahl der Geburten im Jahr  $n$ . Aus der Definition des Überlebenskoeffizienten  $q_k$  haben wir  $P_{k,n} = q_k P_{0,n-k} = q_k B_{n-k}$ . Also ist

$$\begin{aligned} r^{100} P_0 &= P_{100} = P_{0,100} + P_{1,100} + \cdots + P_{100,100} \\ &= B_{100} + q_1 B_{99} + \cdots + q_{100} B_0 = (r^{100} + r^{99} q_1 + \cdots + q_{100}) B_0. \end{aligned}$$

Wir dividieren diese Gleichung durch  $r^{100} P_0$  und erhalten

$$1 = m \left( 1 + \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}} \right). \quad (3.1)$$

Dies ist die Gleichung, die in der Demografie manchmal als ‘‘Eulersche Gleichung’’ bezeichnet wird. Zählen wir Geburten und Sterbefälle getrennt, so erhalten wir

$$rP_n = P_{n+1} = P_n - D_n + B_{n+1} = P_n - D_n + rB_n. \quad (3.2)$$

Die Anzahl der Todesfälle steigt also ebenfalls geometrisch an:  $D_{n+1} = rD_n$ . Außerdem ist

$$\frac{1}{m} = \frac{P_n}{B_n} = \frac{D_n/B_n - r}{1 - r}. \quad (3.3)$$

Ersetzen wir dies in Gleichung (3.1), so erhalten wir schließlich die Gleichung

$$\frac{D_n/B_n - 1}{1 - r} = \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}}, \quad (3.4)$$

wobei es nur noch eine Unbekannte gibt:  $r$ . Dies wird üblicherweise eine implizite Gleichung genannt, weil wir  $r$  nicht als Funktion der anderen Parameter extrahieren können. Aber wir können die linke und rechte Seite der Gleichung (3.4) für einen festen Wert von  $r$  berechnen und  $r$  variieren lassen, bis die beiden Seiten gleich sind. Der so erhaltene Wert von  $r$  gibt die Wachstumsrate  $x = r - 1$  der Bevölkerung an. Für die Population  $P_n$  erhalten wir aus den Gleichungen (3.1) und (3.3) den Ausdruck

$$P_n = B_n \left( 1 + \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}} \right).$$

Wenn die Bevölkerung stationär ist ( $r = 1$ ), ist dieser Ausdruck derselbe wie der von Halley verwendete, um die Bevölkerung der Stadt Breslau zu schätzen (siehe Kapitel 2).

Euler betrachtete auch die folgende Frage:

„Wenn die Hypothesen der Sterblichkeit und der Fruchtbarkeit gegeben sind und wenn man die Zahl aller Lebenden kennt, finde wie viele Menschen es in jedem Alter gibt.“

Da die Überlebenskoeffizienten  $q_k$  und die Geburtenrate  $m$  bekannt sind, kann die Wachstumsrate  $r$  aus Gleichung (3.1) berechnet werden. Im Jahr  $n$  ist die Anzahl der Menschen, die im Jahr  $n - k$  geboren werden,  $q_k B_{n-k} = q_k B_n / r^k$  (mit  $q_0 = 1$ ). Der Anteil der Gesamtbevölkerung, der das Alter  $k$  hat, ist also

$$\frac{q_k / r^k}{1 + q_1 / r + q_2 / r^2 + \cdots + q_{100} / r^{100}}.$$



Dieser Anteil ist konstant. Unter Verwendung von Lotkas Terminologie (siehe Kapitel 10) wird die Bevölkerung als stabil bezeichnet: die Alterspyramide behält über die Zeit die gleiche Form.

Euler untersuchte dann erneut das Problem der Konstruktion einer Sterbetafel, wenn die Bevölkerung nicht stationär ist, sondern geometrisch zunimmt:

„Wenn man die Zahl aller Lebenden kennt, kann man auf ähnliche Weise die Zahl der Geburten mit der Zahl der Todesfälle in jedem Alter im Laufe eines Jahres vergleichen, um das Gesetz der Sterblichkeit zu finden.“

Mit dem Gesetz der Sterblichkeit meinte Euler die Menge der Überlebenskoeffizienten  $q_k$ . Es wird nun angenommen, dass die Gesamtbevölkerung durch eine Volkszählung bekannt ist, was bei Halley nicht der Fall war (siehe Kapitel 2). Gleichung (3.2) zeigt, dass die Wachstumsrate  $r = (P_n - D_n)/(P_n - B_n)$  ist. Sei  $D_{k,n}$  die Anzahl der Personen, die im Alter  $k$  während des Jahres  $n$  sterben: Diese Personen wurden im Jahr  $n - k$  geboren. Also ist  $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1})B_{n-k}$ . Aber  $B_{n-k} = B_n/r^k$ . Die Überlebenskoeffizienten  $q_k$  können also mit der Rekursionsgleichung  $q_{k+1} = q_k - r^k D_{k,n}/B_n$  für alle  $k \geq 0$  und mit  $q_0 = 1$  berechnet werden. Diese Formel multipliziert mit  $B_n$  ergibt wieder die von Halley verwendete Formel (2.1) für den stationären Fall  $r = 1$ . Euler bestand jedoch darauf, dass seine Methode zur Berechnung der Überlebenskoeffizienten  $q_k$  davon ausgeht, dass die Bevölkerung regelmäßig zunimmt und Unfälle wie Pestepidemien, Kriege und Hungersnöte ausgeschlossen sind. Hätten die Volkszählungen zu Eulers Zeiten das Alter der Menschen erfasst (wie in Schweden), wäre diese Annahme unnötig gewesen und die Koeffizienten  $q_k$  hätten einfacher berechnet werden können.

In Anbetracht der Überlebenskoeffizienten  $q_k$  zeigte Euler auch, wie man den Preis von Leibrenten berechnen kann. Er erwähnte nicht die Arbeiten von Halley oder de Moivre zu diesem Thema. Euler verwendete einen Zinssatz von 5 % und die 1742 von dem Niederländer Willem Kersseboom veröffentlichte Sterbetafel.

Euler war nicht der einzige Wissenschaftler an der Berliner Akademie, der sich für Demografie interessierte. Sein Kollege Johann Peter Süßmilch veröffentlichte im Jahr 1741 eine Abhandlung auf Deutsch mit dem Titel *Die göttliche Ordnung in den Veränderungen des menschlichen Geschlechts aus der Geburt, dem Tode und der Fortpflanzung desselben*, die heute als die erste Abhandlung gilt, die sich ganz der Demografie widmet. Süßmilch schrieb auch im Jahr 1752 ein Buch *Über das schnelle Wachstum der Stadt Berlin*.

Im Jahr 1761 veröffentlichte Süßmilch eine zweite Auflage seiner Abhandlung. In dem Kapitel mit dem Titel *Von der Geschwindigkeit der Ver-*



Abbildung 3.2:  
Süßmilch (1707–1767)

*mehrung und von der Zeit der Verdoppelung* betrachtet er ein interessantes mathematisches Modell, das Euler für ihn ausgearbeitet hatte. Das Modell war ähnlich wie das von Fibonacci (siehe Kapitel 1), aber für eine menschliche Bevölkerung. Ausgehend von einem Paar (einem Mann und einer Frau), die beide 20 Jahre alt im Jahr 0 sind, nahm Euler an, dass die Menschen im Alter von 40 Jahren sterben und im Alter von 20 Jahren heiraten, während jedes Paar sechs Kinder bekommt: zwei Kinder (ein Junge und ein Mädchen) im Alter von 22 Jahren, zwei weitere im Alter von 24 Jahren und die letzten zwei im Alter von 26 Jahren. Zählen wir die Jahre paarweise, so dass  $B_i$  die Anzahl der Geburten im Jahr  $2i$  ist, so kommt Euler zu folgendem Schluss

$$B_i = B_{i-11} + B_{i-12} + B_{i-13} \quad (3.5)$$

für alle  $i \geq 1$ . Die Anfangsbedingungen entsprechen  $B_{-12} = 0$ ,  $B_{-11} = 0$ ,  $B_{-10} = 2$  und  $B_i = 0$  für alle  $-9 \leq i \leq 0$ . Euler konnte also die Anzahl der Geburten berechnen, wie in der zweiten Spalte der Tabelle 3.1 gezeigt. Die Anzahl der Sterbefälle  $D_i$  im Jahr  $2i$  ist dann gleich der Anzahl der Geburten im Jahr  $2i - 40$ :  $D_i = B_{i-20}$  für alle  $i \geq 10$  während  $D_i = 0$  für alle  $i \leq 9$ . Die Anzahl  $P_i$  der im Jahr  $2i$  lebenden Menschen ist gleich der Anzahl der im Jahr  $2i - 2$  lebenden Menschen, plus der Anzahl der Geburten im Jahr  $2i$ , minus der Anzahl der Sterbefälle im Jahr  $2i$ :  $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$ .

Dieses Kapitel in Süßmilchs Buch endet mit einer Bemerkung, die wir auch schon über die Fibonacci-Folge hätten machen können:

„Ohnerachtet in dieser Eulerischen Tabelle große Unordnungen zu herrschen scheinen, so gehören doch die Zahlen der Geburten zu einem Geschlecht von Progressionen, welche man *Series recurrentes* nennt [...] So unordentlich diese Progressionen auch

Tabelle 3.1: Eulersche Tabelle.

$i$	Geburten	Sterbefälle	lebendig
0	0	0	2
1	2	0	4
2	2	0	6
3	2	0	8
4	0	0	8
5	0	0	8
6	0	0	8
7	0	0	8
8	0	0	8
9	0	0	8
10	0	2	6
11	0	0	6
12	2	0	8
13	4	0	12
14	6	0	18
15	4	0	22
16	2	0	24
17	0	0	24
18	0	0	24
19	0	0	24
20	0	0	24
21	0	2	22
22	0	2	20
23	2	2	20
24	6	0	26
25	12	0	38
26	14	0	52
27	12	0	64
28	6	0	70
29	2	0	72
30	0	0	72
31	0	0	72
32	0	2	70
33	0	4	66
34	2	6	62
35	8	4	66
36	20	2	84
37	32	0	116
38	38	0	154
39	32	0	186

$i$	Geburten	Sterbefälle	lebendig
40	20	0	206
41	8	0	214
42	2	0	216
43	0	2	214
44	0	6	208
45	2	12	198
46	10	14	194
47	30	12	212
48	60	6	266
49	90	2	354
50	102	0	456
51	90	0	546
52	60	0	606
53	30	0	636
54	10	2	644
55	2	8	638
56	2	20	620
57	12	32	600
58	42	38	604
59	100	32	672
60	180	20	832
61	252	8	1.076
62	282	2	1.356
63	252	0	1.608
64	180	0	1.788
65	100	2	1.886
66	42	10	1.918
67	14	30	1.902
68	16	60	1.858
69	56	90	1.824
70	154	102	1.876
71	322	90	2.108
72	532	60	2.580
73	714	30	3.264
74	786	10	4.040
75	714	2	4.752
76	532	2	5.282
77	322	12	5.592
78	156	42	5.706
79	72	100	5.678

$i$	Geburten	Sterbefälle	lebendig
80	86	180	5.584
81	226	252	5.558
82	532	282	5.808
83	1.008	252	6.564
84	1.568	180	7.952
85	2.032	100	9.884
86	2.214	42	12.056
87	2.032	14	14.074
88	1.568	16	15.626
89	1.010	56	16.580
90	550	154	16.976
91	314	322	16.968
92	384	532	16.820
93	844	714	16.950
94	1.766	786	17.930
95	3.108	714	20.324
96	4.608	532	24.400
97	5.814	322	29.892
98	6.278	156	36.014
99	5.814	72	41.756
100	4.610	86	46.280
101	3.128	226	49.182
102	1.874	532	50.524
103	1.248	1.008	50.764
104	1.542	1.568	50.738
105	2.994	2.032	51.700
106	5.718	2.214	55.204
107	9.482	2.032	62.654
108	13.530	1.568	74.616
109	16.700	1.010	90.306
110	17.906	550	107.662
111	16.702	314	124.050
112	13.552	384	137.218
113	9.612	844	145.986
114	6.250	1.766	150.470
115	4.664	3.108	152.026
116	5.784	4.608	153.202
117	10.254	5.814	157.642
118	18.194	6.278	169.558
119	28.730	5.814	192.474

anfänglich scheinen, so werden sie doch endlich, wenn sie stets fortgesetzt werden, in eine geometrische Progression verwandelt, daher denn die im Anfang wahrgenommene Unordnungen je länger je mehr abnehmen, bis sie fast ganz verschwinden.“

Das Buch sagt nicht mehr über die Mathematik dieses Bevölkerungsmodells aus. Allerdings trieb Euler die Studie in einem Manuskript mit dem Titel *Über die Vermehrung des Menschengeschlechts*, das zu seinen Lebzeiten unveröffentlicht blieb, viel weiter. Auf der Suche nach einer Lösung der Gleichung (3.5) der Form  $B_i = cr^i$ , d. h. der Form einer geometrischen Progression, erhielt er nach Vereinfachung eine Polynomgleichung vom Grad 13:

$$r^{13} = r^2 + r + 1. \quad (3.6)$$

Er suchte nach einer Lösung in der Nähe von  $r = 1$ . Er verwendete eine Logarithmentafel zur Berechnung von  $r^{13}$  und bemerkte:

$$1 + r + r^2 - r^{13} \approx \begin{cases} 0,212 & r = 1,09, \\ -0,142 & r = 1,10. \end{cases}$$

Die Gleichung (3.6) hat also eine Wurzel zwischen 1,09 und 1,10. Euler approximiert die Funktion  $1 + r + r^2 - r^{13}$  durch eine Strecke auf diesem Intervall und erhält

$$r \approx \frac{0,142 \times 1,09 + 0,212 \times 1,10}{0,142 + 0,212} \approx 1,0960.$$

Da die Jahre paarweise gezählt werden, tendiert die Anzahl der Geburten dazu, jedes Jahr mit  $\sqrt{r}$  multipliziert zu werden. Diese Zahl verdoppelt sich alle  $n$  Jahre, wenn  $(\sqrt{r})^n = 2$  ist, d. h. alle  $n = 2 \log 2 / \log r \approx 15$  Jahre. Da asymptotisch  $B_i \approx cr^i$  gilt und da die Anzahl  $D_i$  der Sterbefälle im Jahr  $2i$  gleich  $B_{i-20}$  ist, erhalten wir  $D_i \approx B_i / r^{20}$  mit  $r^{20} \approx 6,25$ . Die Zahl der Geburten ist etwa sechsmal so groß wie die Zahl der Sterbefälle. Da die Anzahl  $P_i$  der im Jahr  $2i$  lebenden Menschen gleich  $B_i + B_{i-1} + \dots + B_{i-19}$  ist, erhalten wir auch

$$P_i \approx B_i \left( 1 + \frac{1}{r} + \dots + \frac{1}{r^{19}} \right) = B_i \frac{1 - r^{20}}{r^{19} - r^{20}} \approx 9,59 B_i.$$

Die Gesamtbevölkerung ist etwa zehnmal so groß wie die Zahl der Geburten.

Der Beweis, dass die in Tabelle 3.1 gezeigte Folge  $(B_i)$  tatsächlich asymptotisch wie  $r^i$  wächst, ist etwas komplizierter. Seit der Arbeit von Abraham de Moivre über Rekursionsgleichungen war bekannt, dass man die erzeugende Funktion  $f(x) = \sum_{i=0}^{+\infty} B_i x^i$ , als eine rationale Funktion aus-

drücken kann. Euler hatte die Methode in seiner *Einführung in die Analysis des Unendlichen* 1748 erklärt: Die Rekursionsgleichung (3.5) ergibt nämlich

$$\begin{aligned} f(x) &= \sum_{i=0}^{12} B_i x^i + \sum_{i=13}^{+\infty} (B_{i-11} + B_{i-12} + B_{i-13}) x^i \\ &= 2x + 2x^2 + 2x^3 + 2x^{12} + f(x)(x^{11} + x^{12} + x^{13}). \end{aligned}$$

Somit ist

$$f(x) = \frac{2x + 2x^2 + 2x^3 + 2x^{12}}{1 - x^{11} - x^{12} - x^{13}}.$$

Euler wusste, dass eine solche rationale Funktion zerlegt werden kann:

$$f(x) = \frac{a_1}{1 - \frac{x}{x_1}} + \dots + \frac{a_{13}}{1 - \frac{x}{x_{13}}},$$

wobei die Zahlen  $x_1, \dots, x_{13}$  die reellen oder komplexen Wurzeln der Gleichung  $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$  sind. Also ist

$$f(x) = \sum_{i \geq 0} a_1 \left( \frac{x}{x_1} \right)^i + \dots + a_{13} \left( \frac{x}{x_{13}} \right)^i.$$

Da  $B_i$  der Koeffizient von  $x^i$  in  $f(x)$  ist, erhielt Euler

$$B_i = \frac{a_1}{x_1^i} + \dots + \frac{a_{13}}{x_{13}^i} \approx \frac{a_k}{x_k^i}$$

wenn  $i \rightarrow +\infty$ , wobei  $x_k$  die Wurzel mit dem kleinsten Betrag ist. Mit anderen Worten wächst  $B_i$  tendenziell geometrisch wie  $(1/x_k)^i$ . Es blieb zu beachten, dass  $x_k$  eine Wurzel der Gleichung  $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$  ist, genau dann wenn  $r = 1/x_k$  eine Wurzel der Gleichung (3.6) ist. Bestimmte Details des Beweises wurden schließlich von Gumbel im Jahr 1916 geklärt.

Süßmilch veröffentlichte 1765 eine dritte Auflage seiner Abhandlung und starb 1767 in Berlin. Im schlechten Einvernehmen mit dem König von Preußen kehrte Euler 1766 nach Sankt Petersburg zurück. Trotz des Verlusts seines Sehvermögens veröffentlichte er mit Hilfe seiner Söhne und Kollegen weiterhin zahlreiche Werke, vor allem über Algebra, Integralrechnung, Optik und Schiffbau. Seine zwischen 1760 und 1762 in Berlin geschriebenen *Briefe an eine deutsche Prinzessin über verschiedene Gegenstände der Phy-*

*sik und Philosophie* wurden zwischen 1768 und 1772 veröffentlicht und zu einem Bestseller in ganz Europa. Euler starb 1783 in Sankt Petersburg. Sein Beitrag zur mathematischen Demografie, insbesondere seine Analyse der stabilen Alterspyramide in einer exponentiell wachsenden Bevölkerung, wurde erst im 20. Jahrhundert wiederentdeckt (siehe Kapitel 10 und 21).

### Weitere Lektüre

1. Euler, L.: Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. *Hist. Acad. R. Sci. B.-Lett. Berl.* 16, S. 144–164 (1760). eulerarchive
2. Euler, L.: Sur la multiplication du genre humain. In: *Leonhardi Euleri Opera omnia*, Ser. I, vol. 7, 545–552. Teubner, Leipzig (1923)
3. Euler, L.: *Introductio in analysin infinitorum* (1748). → *Leonhardi Euleri Opera omnia*, Ser. I, vol. 8, Teubner, Leipzig (1922). gallica.bnf.fr
4. Fellmann, E.A.: *Leonhard Euler*. Birkhäuser, Basel (2007)
5. Gumbel, E.J.: Eine Darstellung statistischer Reihen durch Euler. *Jahresber. dtsh. Math. Ver.* 25, 251–264 (1917). digizeitschriften.de
6. Reimer, K.F.: Johann Peter Süßmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
7. Rohrbasser, J.M.: Johann Peter Süßmilch. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 72–76. Springer (2001)
8. Süßmilch, J.P.: *Die göttliche Ordnung*. Berlin (1761). mpiwg-berlin.mpg.de
9. Warusfel, A.: *Euler, les mathématiques et la vie*. Vuibert, Paris (2009)

## Kapitel 4

### Daniel Bernoulli, d'Alembert und die Pockenimpfung (1760)

Im Jahr 1760 schrieb Daniel Bernoulli einen Artikel, in dem er die Ausbreitung der Pocken modellierte. Zu seiner Zeit gab es viele Kontroversen um das Impfen, eine Praxis, die Menschen schützen, aber auch tödlich sein konnte. Er benutzte die Sterbetafel von Halley und einige Daten über Pocken, um zu zeigen, dass eine Impfung vorteilhaft ist, wenn das damit verbundene Sterberisiko geringer als 11 % ist. Eine Impfung könnte die Lebenserwartung bei der Geburt um drei Jahre erhöhen. D'Alembert kritisierte die Arbeit von Bernoulli, die das erste mathematische Modell in der Epidemiologie war.

Daniel Bernoulli wurde im Jahr 1700 in Groningen in den Niederlanden geboren. Zu seiner Familie gehörten bereits zwei berühmte Mathematiker: sein Vater Johann Bernoulli und sein Onkel Jakob Bernoulli. Im Jahr 1705 zog Johann nach Basel in der Schweiz, wo er die durch den Tod von Jakob frei gewordene Professur übernahm. Johann wollte nicht, dass sein Sohn Mathematik studierte. So wandte sich Daniel der Medizin zu und promovierte 1721 mit einer Arbeit über die Atmung. Er zog nach Venedig, begann, sich mit Mathematik zu beschäftigen, und veröffentlichte 1724 ein Buch. Nachdem er im selben Jahr einen Preis der Pariser Akademie der Wissenschaften für einen Aufsatz *Über die Perfektion des Stundenglases auf einem Schiff auf See* gewonnen hatte, erhielt er eine Professur an der neuen Sankt Petersburger Akademie. In diesen Jahren arbeitete er vor allem an Rekursionsgleichungen oder am Sankt-Petersburg-Paradoxon in der Wahrscheinlichkeitsrechnung. Im Jahr 1733 kehrte Daniel Bernoulli an die Universität Basel zurück, wo er nacheinander Botanik, Physiologie und Physik lehrte. Im Jahr 1738 veröffentlichte er ein Buch über die Hydrodynamik, das in der Geschichte der Physik berühmt geblieben ist. Um 1753 interessierte er sich zur gleichen Zeit wie Euler und d'Alembert für das Problem der Saitenschwingung, das eine wichtige mathematische Kontroverse auslöste.

Im Jahr 1760 legte er der Akademie der Wissenschaften in Paris eine Arbeit mit dem Titel *Versuch einer neuen Analyse der durch Pocken verursachten Sterblichkeit und der Vorteile der Impfung zu ihrer Verhütung* vor. Es ging



Abbildung 4.1:  
Daniel Bernoulli  
(1700–1782)

um die Frage, ob die Pockenimpfung (das freiwillige Einbringen einer kleinen Menge weniger virulenter Pocken in den Körper zum Schutz vor späteren Infektionen) gefördert werden sollte, auch wenn sie manchmal eine tödliche Operation ist. Diese Technik war in Asien seit langem bekannt und wurde 1718 in England von Lady Montagu, der Frau des britischen Botschafters im Osmanischen Reich, eingeführt. In Frankreich wurde die Impfung trotz des Todes des ältesten Sohnes von Ludwig XIV. an den Pocken im Jahr 1711 nur widerwillig in Betracht gezogen. Voltaire, der 1723 die Pocken überlebt hatte und mehrere Jahre im englischen Exil gelebt hatte, um die neuesten Innovationen zu beobachten, plädierte 1734 in seinen *Philosophischen Briefen* für die Impfung. Der französische Wissenschaftler La Condamine, der ebenfalls die Pocken überlebt hatte, plädierte 1754 vor der Akademie der Wissenschaften in Paris für die Impfung.

Bevor er 1759 in Basel starb, ermutigte Maupertuis Daniel Bernoulli, die Pockenimpfung von einem mathematischen Standpunkt aus zu untersuchen. Genauer gesagt ging es darum, den langfristigen Nutzen der Impfung mit dem unmittelbaren Risiko des Sterbens zu vergleichen. Zu diesem Zweck machte Bernoulli die folgenden vereinfachenden Annahmen:

- Menschen, die sich zum ersten Mal mit Pocken infizieren, sterben mit einer Wahrscheinlichkeit  $p$  (unabhängig vom Alter) und überleben mit einer Wahrscheinlichkeit  $1 - p$ .
- Jeder hat eine Wahrscheinlichkeit  $q$ , jedes Jahr infiziert zu werden. Genauer gesagt, die Wahrscheinlichkeit für ein Individuum, zwischen dem Alter  $x$  und dem Alter  $x + dx$  infiziert zu werden, ist  $q dx$ , wobei  $dx$  ein infinitesimaler Zeitraum ist.
- Menschen, welche die Pocken überleben, sind für den Rest ihres Le-



bens vor Neuinfektionen geschützt (sie sind geimpft).

Sei  $m(x)$  die Sterblichkeit im Alter  $x$  aufgrund anderer Ursachen als Pocken: Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum in einem infinitesimalen Zeitraum  $dx$  zwischen dem Alter  $x$  und dem Alter  $x + dx$  stirbt, ist  $m(x) dx$ . Betrachten wir eine Gruppe von  $P_0$  Personen, die im gleichen Jahr geboren sind, so nennen wir

- $S(x)$  die Anzahl der gegen die Krankheit nicht immunen Gesunden<sup>1</sup>, die im Alter  $x$  noch am Leben sind, ohne jemals mit Pocken infiziert worden zu sein;
- $R(x)$  die Anzahl der Menschen, die im Alter  $x$  noch am Leben sind und die Pocken überlebt haben;
- $P(x) = S(x) + R(x)$  die Gesamtzahl der im Alter  $x$  lebenden Menschen.

Die Geburt entspricht dem Alter  $x = 0$ . Somit sind  $S(0) = P(0) = P_0$  und  $R(0) = 0$ . Unter Anwendung der Infinitesimalrechnung, die Ende des siebzehnten Jahrhunderts von Newton, Leibniz und später von seinem Vater entwickelt worden war, stellte Daniel Bernoulli fest, dass zwischen dem Alter  $x$  und dem Alter  $x + dx$  (mit  $dx$  unendlich klein) jedes anfällige Individuum eine Wahrscheinlichkeit  $q dx$  hat, sich mit Pocken zu infizieren, und eine Wahrscheinlichkeit  $m(x) dx$ , an anderen Ursachen zu sterben. Die Variation der Anzahl der empfänglichen Personen ist also  $dS = -Sq dx - Sm(x) dx$ , was zur Differentialgleichung

$$\frac{dS}{dx} = -qS - m(x)S \quad (4.1)$$

führt. In dieser Gleichung bezeichnet  $\frac{dS}{dx}$  die Ableitung der Funktion  $S(x)$ . Während desselben kleinen Zeitintervalls ist die Anzahl der Menschen, die an Pocken sterben,  $pSq dx$  und die Anzahl der Menschen, welche die Pocken überleben, ist  $(1 - p)Sq dx$ . Außerdem gibt es auch  $Rm(x) dx$  Menschen, die an anderen Ursachen als den Pocken sterben. Dies führt zu einer zweiten Differentialgleichung:

$$\frac{dR}{dx} = q(1 - p)S - m(x)R. \quad (4.2)$$

Addieren wir die beiden Gleichungen, so erhalten wir

$$\frac{dP}{dx} = -pqS - m(x)P. \quad (4.3)$$

---

<sup>1</sup>Genauer gesagt, ist es die Erwartung dieser Anzahl, die kontinuierlich und nicht nur um Einheiten von eins variieren kann.

Aus den Gleichungen (4.1) und (4.3) konnte Bernoulli den Anteil der Menschen, die im Alter  $x$  noch anfällig sind, finden:

$$\frac{S(x)}{P(x)} = \frac{1}{(1-p)e^{qx} + p}. \quad (4.4)$$

Um die Formel (4.4) zu erhalten, eliminierte Bernoulli  $m(x)$  aus den Gleichungen (4.1) und (4.3):

$$-m(x) = q + \frac{1}{S} \frac{dS}{dx} = pq \frac{S}{P} + \frac{1}{P} \frac{dP}{dx}.$$

Nach einer Umordnung ergibt sich

$$\frac{1}{P} \frac{dS}{dx} - \frac{S}{P^2} \frac{dP}{dx} = -q \frac{S}{P} + pq \left[ \frac{S}{P} \right]^2.$$

Wir bemerken, dass die linke Seite die Ableitung von  $f(x) = S(x)/P(x)$  ist, was der Anteil der empfänglichen Personen in der Bevölkerung im Alter  $x$  ist. Somit ist

$$\frac{df}{dx} = -qf + pqf^2. \quad (4.5)$$

Die Lösung dieser Art von Gleichung war dank der Arbeit von Jakob Bernoulli, Daniels Onkel, schon seit mehreren Jahrzehnten bekannt. Dividieren wir die Gleichung durch  $f^2$  und setzen wir  $g(x) = 1/f(x)$ , so sehen wir, dass  $\frac{dg}{dx} = qg - pq$  und  $g(0) = 1/f(0) = 1$  gelten. Setzen wir  $h(x) = g(x) - p$ , so erhalten wir  $\frac{dh}{dx} = qh$ . Also ist  $h(x) = h(0)e^{qx} = (1-p)e^{qx}$ . Schließlich gelten  $g(x) = (1-p)e^{qx} + p$  und  $f(x) = 1/g(x)$ .

Um seine Theorie anzuwenden, verwendete Bernoulli die Sterbetafel von Halley (siehe Kapitel 2). Diese Tafel gibt die Anzahl der zu Beginn des Jahres  $x$  (mit  $x = 1, 2, \dots$ ) noch lebenden Menschen einer Kohorte von 1.238 an, die im Jahr 0 geboren wurden. Aber im Rahmen seines Modells brauchte Bernoulli die Anzahl der Menschen  $P(x)$ , die tatsächlich das Alter  $x$  erreichen, was etwas anders ist. Da Bernoulli – wie die meisten seiner Zeitgenossen – den Unterschied nicht erkannte (Halleys Artikel ist in der Tat nicht sehr explizit), behielt er die Zahlen in Halleys Tabelle bei, außer der ersten Zahl 1.238, die er durch 1.300 ersetzte, um eine realistische Sterblichkeit im ersten Lebensjahr zu erhalten. Diese Zahlen sind in der zweiten Spalte der Tabelle 4.1 angegeben.

Tabelle 4.1: Sterbetafel von Halley und Berechnungen von Bernoulli.

Alter $x$	lebendig $P(x)$	gesund $S(x)$	immun $R(x)$	Pocken Todesfälle	ohne Pocken $P^*(x)$
0	1.300	1.300	0	17,2	1.300
1	1.000	896	104	12,3	1.015
2	855	685	170	9,8	879
3	798	571	227	8,2	830
4	760	485	275	7,0	799
5	732	416	316	6,1	777
6	710	359	351	5,2	760
7	692	311	381	4,6	746
8	680	272	408	4,0	738
9	670	238	432	3,5	732
10	661	208	453	3,0	726
11	653	182	471	2,7	720
12	646	160	486	2,3	715
13	640	140	500	2,1	711
14	634	123	511	1,8	707
15	628	108	520	1,6	702
16	622	94	528	1,4	697
17	616	83	533	1,2	692
18	610	72	538	1,1	687
19	604	63	541	0,9	681
20	598	55	543	0,8	676
21	592	49	543	0,7	670
22	586	42	544	0,6	664
23	579	37	542	0,5	656
24	572	32	540		649
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

Bernoulli wählte  $p = 1/8 = 12,5\%$  für die Wahrscheinlichkeit, an den Pocken zu sterben, was mit den Beobachtungen seiner Zeit übereinstimmt. Die jährliche Wahrscheinlichkeit  $q$ , an Pocken zu erkranken, konnte nicht direkt abgeschätzt werden. Bernoulli probierte also vermutlich mehrere Werte für  $q$  aus und wählte schließlich denjenigen, bei dem die Zahl der Todesfälle durch Pocken nach allen folgenden Berechnungen etwa  $1/13$  der Gesamtzahl der Todesfälle beträgt, ein Verhältnis, das damals in mehreren europäischen Städten beobachtet worden war. Es stellte sich heraus, dass die Wahl  $q = 1/8$  pro Jahr eine gute Übereinstimmung ergibt, wie wir nun sehen werden.<sup>2</sup>

Mit der Formel (4.4) und den Werten von  $P(x)$  in der zweiten Spalte der Tabelle können wir die Anzahl  $S(x)$  der gegen die Krankheit nicht immunen Gesunden im Alter  $x$  berechnen: Dies ist die dritte Spalte der Tabelle, gerundet auf die nächste ganze Zahl. Die vierte Spalte zeigt die Anzahl  $R(x) = P(x) - S(x)$  der Personen im Alter  $x$ , welche die Pocken überlebt haben. Die fünfte Spalte zeigt in der Zeile, die dem Alter  $x$  entspricht, die Anzahl der Todesfälle aufgrund von Pocken zwischen dem Alter  $x$  und dem Alter  $x + 1$ . Theoretisch müsste diese Zahl das Integral  $pq \int_x^{x+1} S(t) dt$  sein, aber die Formel  $pq [S(x) + S(x + 1)]/2$  gibt eine gute Annäherung, wie in Abbildung 4.2 skizziert: Die Fläche des Trapezes ist nahe an der Fläche unter der Kurve, d. h. am Integral der Funktion.

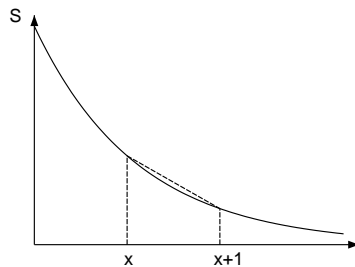


Abbildung 4.2: Die Fläche des gestrichelten Trapezes approximiert das Integral der Funktion  $S$  zwischen  $x$  und  $x + 1$ .

Bernoulli bemerkte, dass die Summe aller Zahlen in der fünften Spalte 98 Todesfälle durch Pocken vor dem Alter von 24 Jahren ergibt. Wenn wir die Tabelle für ältere Altersgruppen fortsetzen würden, würden wir unter den 32 Personen, die im Alter von 24 Jahren noch nicht immun sind, nur drei weitere Todesfälle durch Pocken finden. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass ausgehend von 1.300 Geburten das Schicksal von 101 Menschen darin

<sup>2</sup>Die Tatsache, dass  $p$  und  $q$  gleich sind, ist nur ein Zufall.

besteht, an den Pocken zu sterben. Das ist fast genau der erwartete Bruchteil  $1/13$ .

Bernoulli betrachtete dann die Situation, dass die Pocken jedem Menschen bei der Geburt eingepflicht würden und keine Todesfälle verursachen würden. Die Pocken wären ausgerottet und die Frage ist, wie hoch der Anstieg der Lebenserwartung wäre. Ausgehend von der gleichen Anzahl von Geburten  $P_0$ , nennen wir  $P^*(x)$  die Anzahl der Menschen im Alter  $x$ , wenn die Pocken verschwunden sind. Dann gilt

$$\frac{dP^*}{dx} = -m(x)P^*. \quad (4.6)$$

Bernoulli konnte zeigen, dass

$$P^*(x) = \frac{P(x)}{1 - p + p e^{-qx}} \quad (4.7)$$

ist, wobei  $P(x)$  wie oben die Bevölkerung im Alter  $x$  ist, wenn Pocken vorhanden sind.

Bernoulli eliminiert wie zuvor  $m(x)$  zwischen den Gleichungen (4.6) und (4.3). Er erhielt nach Umordnung

$$\frac{1}{P^*} \frac{dP}{dx} - \frac{P}{P^{*2}} \frac{dP^*}{dx} = -pq \frac{S}{P} \frac{P}{P^*}.$$

Er setzte  $h(x) = P(x)/P^*(x)$ . Mit der Formel (4.4) multiplizierte er Zähler und Nenner mit  $e^{-qx}$  und erhielt

$$\frac{1}{h} \frac{dh}{dx} = -pq \frac{e^{-qx}}{1 - p + p e^{-qx}},$$

was äquivalent zu  $\frac{d}{dx} \log h = \frac{d}{dx} \log(1 - p + p e^{-qx})$  ist, wobei  $\log$  für den natürlichen Logarithmus und nicht für den dezimalen Logarithmus steht. Aber  $h(0) = 1$ . Also ist  $h(x) = 1 - p + p e^{-qx}$ .

Das Verhältnis  $P(x)/P^*(x)$  konvergiert gegen  $1 - p$ , wenn das Alter  $x$  hoch genug ist. Die sechste Spalte der Tabelle 4.1 zeigt  $P^*(x)$ . Eine Möglichkeit,  $P(x)$  und  $P^*(x)$  zu vergleichen, ist die Abschätzung der Lebenserwartung bei der Geburt, deren theoretischer Ausdruck bei Pocken  $\int_0^{+\infty} P(x) dx / P_0$  ist. Ein ähnlicher Ausdruck mit  $P^*(x)$  anstelle von  $P(x)$  gilt ohne Pocken. Bernoulli verwendete die Näherungsformel  $[\frac{1}{2}P(0) + P(1) + P(2) + \dots] / P_0$ , die

durch die Methode der Trapeze gegeben ist (Abb. 4.2). Setzen wir die Tabelle über 24 Jahre hinaus bis 84 Jahre fort (siehe Tabelle 2.1), so erhalten wir schließlich eine Lebenserwartung  $E$  mit Pocken gleich  $[\frac{1}{2} \times 1.300 + 1.000 + \dots + 20] / 1.300 \approx 26,57$  Jahre, d. h. 26 Jahre und 7 Monate. Ohne Pocken ermittelte er eine Lebenserwartung  $E^*$  gleich  $[\frac{1}{2} \times 1.300 + 1.015 + \dots + 23] / 1.300 \approx 29,65$  Jahre, d. h. 29 Jahre und 8 Monate. Eine Impfung bei der Geburt würde die Lebenserwartung um mehr als drei Jahre erhöhen.

Wir können feststellen, dass es eine einfachere und schnellere Methode als die von Bernoulli verwendete gibt, um diese Formeln zu erhalten. Ausgehend von der Differentialgleichung (4.1) für  $S(x)$ , sehen wir zunächst, dass  $S(x) = P_0 e^{-qx} \exp(-\int_0^x m(y) dy)$  ist. Wenn wir diesen Ausdruck in Gleichung (4.2) für  $R(x)$  einsetzen, finden wir, dass  $R(x) = P_0(1-p)(1-e^{-qx}) \exp(-\int_0^x m(y) dy)$  ist. Gleichung (4.6) für  $P^*(x)$  zeigt, dass

$$P^*(x) = P_0 \exp\left(-\int_0^x m(y) dy\right) \quad (4.8)$$

ist. Die Formeln (4.4) und (4.7) folgen unmittelbar.

Natürlich ist die Impfung mit einem weniger virulenten Pockenstamm nicht völlig sicher. Wenn  $p'$  die Wahrscheinlichkeit ist, direkt nach der Impfung an den Pocken zu sterben ( $p' < p$ ), dann wäre die Lebenserwartung  $(1-p')E^*$ , wenn jeder bei der Geburt geimpft würde. Diese Lebenserwartung bleibt höher als die „natürliche“ Lebenserwartung  $E$ , wenn  $p' < 1 - E/E^*$  oder etwa 11 % ist. Daten über  $p'$  waren damals nur schwer zu erhalten. Aber Bernoulli schätzte, dass das Risiko  $p'$  kleiner als 1 % war. Für ihn gab es keinen Zweifel: Die Impfung musste vom Staat gefördert werden. Er schloss daraus:

„Ich wünsche mir nur, dass in einer Angelegenheit, die das Wohlergehen der Menschheit so sehr berührt, keine Entscheidung ohne die Erkenntnisse getroffen wird, die eine kleine Analyse und Berechnung liefern kann.“

Bernoullis Arbeit wurde im April 1760 in der Akademie der Wissenschaften in Paris vorgestellt. Im November präsentierte d'Alembert einen Kommentar mit dem Titel *Über die Anwendung der Wahrscheinlichkeitstheorie auf die Pockenimpfung*. Der Kommentar wurde kurz darauf im zweiten Band seiner *Opuscules mathématiques* mit detaillierteren Berechnungen und zusammen mit einem weiteren Werk mit dem Titel *Mathematische Theorie der Pockenimpfung* veröffentlicht. D'Alembert kritisierte Bernoullis Annahmen,

dass die Wahrscheinlichkeit einer Infektion und die Wahrscheinlichkeit, an Pocken zu sterben, unabhängig vom Alter sind. Er schlug eine andere Lösung vor, die diese Annahmen nicht erfordert. Nennen Sie  $v(x)$  die Sterblichkeit durch Pocken im Alter  $x$ ,  $m(x)$  die Sterblichkeit durch andere Ursachen und  $P(x)$  die Anzahl der Menschen, die noch leben. Dann gilt

$$\frac{dP}{dx} = -v(x)P - m(x)P. \quad (4.9)$$

Vergleichen wir mit Gleichung (4.3), so sehen wir, dass tatsächlich  $v(x) = pqS(x)/P(x)$  ist. Hier erhalten wir

$$P^*(x) = P(x) \exp\left(\int_0^x v(y) dy\right), \quad (4.10)$$

wobei  $P^*(x)$  für die Anzahl der Menschen steht, die im Alter  $x$  noch leben, wenn die Pocken verschwunden sind.



Abbildung 4.3:  
D'Alembert (1717–1783)

Tatsächlich können wir entweder die Funktion  $m(x)$  zwischen den Gleichungen (4.6) und (4.9) einsetzen oder die Formel (4.8) für  $P^*(x)$  verwenden und feststellen, dass die Lösung von (4.9) durch  $P(x) = P_0 \times \exp\left(-\int_0^x [v(y) + m(y)] dy\right)$  gegeben ist.

Die von d'Alembert angegebene Formel (4.10) widerspricht nicht der Formel von Bernoulli (4.7). Sie verwendet nur eine andere Art von Information  $v(x)$ , die damals nicht zur Verfügung stand, weil die Sterberegister zwar die Todesursache, nicht aber das Alter des Opfers enthielten. D'Alembert schlug vor, dass man nicht wirklich schlussfolgern könne, ob eine Impfung nützlich sei, bevor diese Art von Daten verfügbar sei.

D'Alembert kritisierte den Nutzen der Lebenserwartung als Entscheidungskriterium, da sie allen Jahren das gleiche Gewicht gibt, egal ob sie in naher oder ferner Zukunft liegen. Er bemerkte, dass aus der Sicht des Individuums oder des Staates nicht alle Jahre die gleiche „Nützlichkeit“ haben, wobei junge und alte Jahre weniger wertvoll sind als mittlere. Trotz all dieser Kritikpunkte sprach sich d'Alembert für die Impfung aus. Aufgrund von Publikationsverzögerungen wurde Bernoullis Arbeit erst 1766 veröffentlicht, während es d'Alembert gelang, seine eigene Arbeit sehr schnell zu veröffentlichen. Bernoulli drückte seine Verbitterung in einem Brief an Euler aus:

„Was sagen Sie zu den ungeheuren Plattitüden des großen d'Alembert über Wahrscheinlichkeiten: Da ich mich in seinen Veröffentlichungen zu oft ungerecht behandelt finde, habe ich schon vor einiger Zeit beschlossen, nichts mehr zu lesen, was aus seiner Feder stammt. Ich habe diesen Entschluss anlässlich eines Manuskripts über das Impfen gefasst, das ich vor acht Jahren an die Akademie in Paris geschickt habe und das wegen der Neuartigkeit der Analyse sehr geschätzt wurde. Es war, so wage ich zu sagen, wie die Eingliederung einer neuen Provinz in den Körper der Mathematik. Es scheint, dass der Erfolg dieser neuen Analyse ihm Schmerzen des Herzens verursacht. Er hat sie auf tausend Arten kritisiert, die alle gleichermaßen lächerlich sind, und nachdem er sie gut kritisiert hat, gibt er vor, der erste Autor einer Theorie zu sein, die er nicht nur erwähnt gehört hat. Er wusste aber, dass mein Manuskript erst nach etwa sieben oder acht Jahren erscheinen konnte. Er konnte nur in seiner Eigenschaft als Mitglied der Akademie davon Kenntnis haben. Insofern hätte mein Manuskript heilig bleiben müssen, bis es öffentlich gemacht wurde. *Dolus an virtus quis in hoste requirat?*<sup>3</sup>“

Trotz der Arbeiten von Bernoulli und d'Alembert wurde die Impfung in Frankreich nicht im großen Stil durchgeführt. König Ludwig XV. starb 1774 an den Pocken. Die Mediziner des Hofes impften kurz darauf den Rest der königlichen Familie. Das Problem verlor an Bedeutung, als Edward Jenner entdeckte, dass die Impfung von Menschen mit Kuhpocken vor Pocken schützte und sicher war. Sein Werk *Eine Untersuchung über die Ursachen und Wirkungen der Variolen-Vaccina* wurde 1798 veröffentlicht. Die Impfung verbreitete sich schnell in ganz Europa. Dennoch werden die entwickelten Methoden zur Berechnung des Anstiegs der Lebenserwartung bei Wegfall einer Todesursache noch heute verwendet.

---

<sup>3</sup>„Ob List, ob Mut – wer fragt danach bei dem Feinde?“ Vergil: *Aeneis*, Buch II.



In den folgenden Jahrzehnten wurden Daten über das Alter, in dem Menschen an den Pocken starben, verfügbar. Das Problem wurde vor allem von den folgenden Wissenschaftlern bearbeitet:

- Johann Heinrich Lambert, einem Mathematiker der Berliner Akademie, im Jahr 1772;
- Emmanuel-Étienne Duvillard, damals verantwortlich für die Bevölkerungsstatistik im Pariser Innenministerium, in seiner *Analyse und Tabellen des Einflusses der Pocken auf die Sterblichkeit in jedem Alter* (1806);
- Pierre-Simon Laplace in seiner *Analytischen Theorie der Wahrscheinlichkeitsrechnung* (1812).

Duvillard und Laplace zeigten zum Beispiel, wie man die Formel (4.7) modifizieren kann, wenn die Parameter  $p$  und  $q$  vom Alter abhängen:  $P^*(x) = P(x) / [1 - \int_0^x p(y) q(y) \exp(-\int_0^y q(z) dz) dy]$ . Dabei ist  $p(x)$  die Wahrscheinlichkeit, an den Pocken zu sterben, wenn man im Alter  $x$  infiziert ist, und  $q(x)$  ist die Wahrscheinlichkeit, im Alter  $x$  mit den Pocken infiziert zu sein.

Nach dieser Arbeit über die Pocken hat Daniel Bernoulli kein anderes Problem der Bevölkerungsdynamik mehr betrachtet. Er starb 1782 in Basel. D'Alembert starb ein Jahr später in Paris.

### Weitere Lektüre

1. D'Alembert, J.: Sur l'application du calcul des probabilités à l'inoculation de la petite vérole. In: *Opuscules mathématiques*, II, 26–95 (1761). gallica.bnf.fr
2. Bernoulli, D.: Réflexions sur les avantages de l'inoculation. *Mercure de France*, 173–190 (juin 1760). retronews.fr
3. Bernoulli, D.: Essai d'une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole et des avantages de l'inoculation pour la prévenir. *Hist. Acad. R. Sci. Paris*, 1–45 (1760/1766). gallica.bnf.fr
4. Dietz, K., Heesterbeek, J.A.P.: Daniel Bernoulli's epidemiological model revisited. *Math. Biosci.* 180, 1–21 (2002)
5. Duvillard, E.E.: *Analyse et tableaux de l'influence de la petite vérole sur la mortalité à chaque âge*. Imprimerie Impériale, Paris (1806). archive.org
6. Lambert, J.H.: *Contributions mathématiques à l'étude de la mortalité et de la nuptialité* (1765 et 1772). INED, Paris (2006).
7. Laplace, P.S.: *Théorie analytique des probabilités* (1812). gallica.bnf.fr
8. Straub, H.: Bernoulli, Daniel. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 2, 36–46. Scribner, New York (1970)
9. Tent, M.B.W.: *Leonhard Euler and the Bernoullis*. A K Peters, Natick (2009)
10. Voltaire: *Lettres philosophiques*. Lucas, Amsterdam (1734). gallica.bnf.fr

## Kapitel 5

### Malthus und die Hindernisse für geometrisches Wachstum (1798)

Im Jahr 1798 veröffentlichte Malthus *Eine Abhandlung über das Bevölkerungsgesetz*, in dem er argumentierte, dass die Versorgung mit Nahrungsmitteln der natürlichen Tendenz der menschlichen Bevölkerung, exponentiell zu wachsen, nicht über einen längeren Zeitraum folgen konnte. Wenn die Bevölkerung relativ konstant blieb, lag das daran, dass ein großer Teil der Menschheit an Nahrungsmangel litt. Malthus sah das „Prinzip der Bevölkerung“ als ein Argument gegen die Schriften von Godwin und Condorcet, die den Fortschritt der menschlichen Gesellschaften betonten. Der Aufsatz von Malthus beeinflusste die Evolutionstheorie von Darwin und Wallace und wurde von Marx kritisiert, aber mit der chinesischen Ein-Kind-Politik in die Praxis umgesetzt.

Thomas Robert Malthus wurde 1766 in der Nähe von London als sechstes von sieben Kindern geboren. Sein Vater, ein Freund und Bewunderer von Jean-Jacques Rousseau, war sein erster Lehrer. Im Jahr 1784 begann der junge Malthus ein Mathematikstudium an der Universität Cambridge. Er erhielt 1791 sein Diplom, wurde 1793 Mitglied des *Jesus College* und 1797 anglikanischer Priester.



Abbildung 5.1:  
Malthus (1766–1834)

Im Jahr 1798 veröffentlichte Malthus anonym ein Buch mit dem Titel *Eine Abhandlung über das Bevölkerungsgesetz, wie es sich auf die zukünftige Verbesserung der Gesellschaft auswirkt, mit Bemerkungen zu den Spekulationen von Herrn Godwin, Herrn Condorcet und anderen Schriftstellern*. Es entstand als Reaktion auf Godwins *Anfrage zur politischen Gerechtigkeit* (1793) und Condorcets *Entwurf eines historischen Gemäldes der Fortschritte des menschlichen Geistes* (1794). Trotz der Schrecken, welche die Französische Revolution im Namen des Fortschritts anrichtete, behaupteten die beiden Autoren, dass der Fortschritt der Gesellschaft unvermeidlich sei. Malthus teilte nicht den gleichen Optimismus. Er argumentierte auch, dass die englischen Armengesetze, die armen und kinderreichen Familien halfen, das Wachstum der Bevölkerung begünstigten, ohne ein ähnliches Wachstum in der Produktion von Nahrungsmitteln zu fördern. Es schien ihm, dass diese Gesetze die Armen nicht wirklich entlasteten; ganz im Gegenteil. Ganz allgemein schien ein Teil der Gesellschaft, da die Bevölkerung tendenziell immer schneller wuchs als die Produktion von Nahrungsmitteln, zu Elend, Hunger oder Epidemien verurteilt zu sein: Das sind die Geißeln, die das Bevölkerungswachstum bremsen und die nach der Meinung von Malthus die Haupthindernisse für den Fortschritt der Gesellschaft sind. Alle Theorien, die Fortschritt versprechen, wären einfach nur utopisch. Diese Ideen veranlassten Malthus 1798 zur Veröffentlichung seines Buches. Hier ist, wie er seine These zusammenfasste:

[...] „die Macht der Bevölkerung ist unendlich größer als die Macht in der Erde, um den Lebensunterhalt für den Menschen zu produzieren. Die Bevölkerung, wenn unkontrolliert, steigt in einem geometrischen Verhältnis. Subsistenz steigt nur in einem arithmetischen Verhältnis. Eine kleine Bekanntschaft mit Zahlen wird die Unermesslichkeit der ersten Kraft im Vergleich zur zweiten verdeutlichen. Nach dem Gesetz unserer Natur, das die Nahrung für das Leben des Menschen notwendig macht, müssen die Wirkungen dieser beiden ungleichen Kräfte gleich gehalten werden. Dies impliziert eine starke und ständig arbeitende Kontrolle auf die Bevölkerung von der Schwierigkeit der Subsistenz. Diese Schwierigkeit muss irgendwo fallen und muss notwendigerweise stark von einem großen Teil der Menschheit zu spüren sein.“

Das Buch von Malthus war sehr erfolgreich. Es enthielt nur wenige Daten. Malthus bemerkte zum Beispiel, dass sich die Bevölkerung der Vereinigten Staaten im 18. Jahrhundert alle fünfundzwanzig Jahre verdoppelt hatte. Er versuchte nicht wirklich, seine Thesen in mathematische Modelle umzuset-

zen, ebnete aber den Weg für spätere Arbeiten von Adolphe Quetelet und Pierre-François Verhulst, die Gegenstand des nächsten Kapitels sein werden.

Nach der Veröffentlichung seines Buches reiste Malthus mit Freunden zunächst nach Deutschland, Skandinavien und Russland, dann nach Frankreich und in die Schweiz. Indem er die auf seinen Reisen gesammelten Informationen zusammenstellte, veröffentlichte er 1803 unter seinem Namen eine sehr stark erweiterte zweite Auflage, die einen anderen Untertitel trug: *Eine Abhandlung über das Bevölkerungsgesetz, oder eine Untersuchung seiner Bedeutung für die menschliche Wohlfahrt in Vergangenheit und Zukunft, nebst einer Prüfung unserer Aussichten auf eine künftige Beseitigung oder Linderung der Übel, die es verursacht*. In dieser Neuauflage wurden die Hindernisse für das Bevölkerungswachstum in verschiedenen Ländern detailliert erörtert: verzögerte Heirat, Abtreibung, Kindermord, Hungersnot, Krieg, Epidemien, wirtschaftliche Faktoren . . . Für Malthus war die verzögerte Heirat die beste Option, um die Bevölkerung zu stabilisieren. Es folgten vier weitere Auflagen des Buches in den Jahren 1806, 1807, 1817 und 1826. Im Jahr 1805 wurde Malthus Professor für Geschichte und politische Ökonomie an einer neuen Schule, die von der Westindischen Kompanie für ihre Angestellten eingerichtet wurde. Er veröffentlichte auch *Eine Untersuchung über die Natur und den Fortschritt der Miete* (1815) und *Grundsätze der politischen Ökonomie* (1820). Im Jahr 1819 wurde Malthus in die *Royal Society* gewählt. Im Jahr 1834 war er eines der Gründungsmitglieder der Statistischen Gesellschaft. Er starb noch im selben Jahr in der Nähe von Bath.

Die Arbeit von Malthus hatte einen starken Einfluss auf die Entwicklung der Evolutionstheorie. Charles Darwin, zurück von seiner Reise an Bord der *Beagle*, las 1838 das Buch von Malthus über die Bevölkerung. Hier ist, was er in der Einleitung zu seinem berühmten Buch *Über die Entstehung der Arten* schrieb, das 1859 veröffentlicht wurde:

„Im nächsten Abschnitte soll der Kampf um's Dasein unter den organischen Wesen der ganzen Welt abgehandelt werden, welcher unvermeidlich aus ihrem hoch geometrischen Zunahme-Vermögen hervorgeht. Es ist dies die Lehre von Malthus auf das ganze Tier- und Pflanzen-Reich angewendet.“

Alfred Russel Wallace, der zur gleichen Zeit wie Darwin die Evolutionstheorie entwickelte, sagte ebenfalls, dass seine Ideen nach der Lektüre des Buches von Malthus entstanden.

Im Gegensatz dazu steht die Sichtweise von Karl Marx zum Erfolg des Buches von Malthus, wie in einer Fußnote seines *Kapitals* zu lesen ist:

„Sollte der Leser an Malthus erinnern, dessen *Essay on Population* 1798 erschien, so erinnere ich, dass diese Schrift in ihrer ersten Form nichts als ein schülerhaft oberflächliches und pfäffisch verdeklamiertes Plagiat aus Defoe, Sir James Steuart, Townsend, Franklin, Wallace usw. ist und nicht einen einzigen selbstgedachten Satz enthält. Das große Aufsehn, das dies Pamphlet erregte, entsprang lediglich Parteiinteressen. Die Französische Revolution hatte im britischen Königreich leidenschaftliche Verteidiger gefunden; das ‚Populationsprinzip‘, langsam im 18. Jahrhundert herausgearbeitet, dann mitten in einer großen sozialen Krisis mit Pauken und Trompeten verkündet als das unfehlbare Gegengift gegen die Lehren von Condorcet u. a., wurde jubelnd begrüßt von der englischen Oligarchie als der große Austilger aller Gelüste nach menschlicher Fortentwicklung. Malthus, über seinen Erfolg hocherstaunt, gab sich dann daran, oberflächlich kompliziertes Material in das alte Schema zu stopfen und neues, aber nicht von Malthus entdecktes, sondern nur annexiertes, zuzufügen.“

Sicherlich waren die Thesen von Malthus nicht völlig neu. Zum Beispiel wird ihm oft die Idee zugeschrieben, dass die Bevölkerung dazu neigt, geometrisch zu wachsen, obwohl wir in Kapitel 3 gesehen haben, dass diese Idee bereits ein halbes Jahrhundert zuvor Euler bekannt war<sup>1</sup>. Malthus gab ihr jedoch Publizität, indem er sie in polemischer Weise mit realen Problemen der Gesetzgebung verknüpfte. Ironischerweise ist es im kommunistischen China, dass die Idee von Malthus, die Geburten zu begrenzen, ihre auffälligste Anwendung finden sollte (siehe Kapitel 25).

### Weitere Lektüre

1. Condorcet (Übers.: Posselt, E.L.) *Entwurf eines historischen Gemäldes der Fortschritte des menschlichen Geistes*. Tübingen (1796). digitale-sammlungen.de
2. Darwin, C. (Übers.: Bronn, H.G.) *Entstehung der Arten* (1860). de.wikisource.org
3. Godwin, W.: *An Enquiry Concerning Political Justice* (1793). archive.org
4. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population* (1798). econlib.org
5. Marx, K.: *Das Kapital*, Erster Band. In : Marx, K., Engels, F., *Werke*, Band 23, Dietz Verlag, Berlin (1962) kulturkritik.net
6. Simpkins, D.M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner, New York (1974)

---

<sup>1</sup>R. A. Fisher (siehe Kapitel 14 und 20) nannte die Wachstumsrate von Populationen „Malthusianischer Parameter“. Malthus hat die Abhandlung von Süßmilch in seinem eigenen Buch erwähnt.

## Kapitel 6

### Verhulst und die logistische Gleichung (1838)

Im Jahr 1838 führte der belgische Mathematiker Verhulst die logistische Gleichung ein, die eine Art Verallgemeinerung der Gleichung für exponentielles Wachstum ist, jedoch mit einem Maximalwert für die Bevölkerung. Er verwendete Daten aus mehreren Ländern, insbesondere aus Belgien, um die unbekannt Parameter zu schätzen. Die Arbeit von Verhulst wurde erst in den 1920er-Jahren wiederentdeckt.

Pierre-François Verhulst wurde 1804 in Brüssel geboren. Er erwarb 1825 einen Dokortitel in Mathematik an der Universität Gent. Er war auch an Politik interessiert. Während er in Italien war, um seine Tuberkulose einzudämmen, plädierte er erfolglos für eine Verfassung für den Kirchenstaat. Nach der Revolution von 1830 und der Unabhängigkeit Belgiens veröffentlichte er einen historischen Aufsatz über einen Patrioten des 18. Jahrhunderts. 1835 wurde er Professor für Mathematik an der neu gegründeten Freien Universität in Brüssel.



Abbildung 6.1:  
Verhulst (1804–1849)

Im selben Jahr 1835 veröffentlichte sein Landsmann Adolphe Quetelet, ein Statistiker und Direktor des Observatoriums in Brüssel, *Eine Abhandlung über den Menschen und die Entwicklung seiner Fähigkeiten*. Quetelet schlug vor, dass die Bevölkerung nicht über einen langen Zeitraum geometrisch wachsen könne, weil die von Malthus erwähnten Hindernisse eine Art „Widerstand“ bildeten, von dem er (in Analogie zur Mechanik) annahm, er sei

proportional zum Quadrat der Geschwindigkeit des Bevölkerungswachstums. Diese Analogie hatte keine reale Grundlage, aber sie inspirierte Verhulst.

In der Tat veröffentlichte Verhulst 1838 eine *Notiz über das Gesetz des Bevölkerungswachstums*. Hier sind einige Auszüge:

„Wir wissen, dass der berühmte Malthus das Prinzip aufzeigte, dass die menschliche Bevölkerung dazu neigt, in einer geometrischen Progression zu wachsen, so dass sie sich nach einer bestimmten Zeit verdoppelt, zum Beispiel alle fünfundzwanzig Jahre. Dieser Satz ist unbestritten, wenn man von der zunehmenden Schwierigkeit, Nahrung zu finden, abstrahiert [...] Das virtuelle Wachstum der Bevölkerung ist also durch die Größe und die Fruchtbarkeit des Landes begrenzt. Infolgedessen nähert sich die Bevölkerung immer mehr einem stationären Zustand.“

Verhulst erkannte vermutlich, dass Quetelets mechanische Analogie nicht sinnvoll war und schlug stattdessen die folgende (immer noch etwas willkürliche) Differentialgleichung für die Population  $P(t)$  zum Zeitpunkt  $t$  vor:

$$\frac{dP}{dt} = rP \left( 1 - \frac{P}{K} \right). \quad (6.1)$$

Wenn die Population  $P(t)$  klein ist im Vergleich zum Parameter  $K$ , erhalten wir die Näherungsgleichung  $dP/dt \approx rP$ , deren Lösung  $P(t) \approx P(0)e^{rt}$  ist, d. h. exponentielles Wachstum<sup>1</sup>. Die Wachstumsrate nimmt ab, je näher  $P(t)$  an  $K$  herankommt. Sie würde sogar negativ werden, wenn  $P(t)$   $K$  überschreiten könnte. Um den genauen Ausdruck der Lösung von Gleichung (6.1) zu erhalten, können wir wie Daniel Bernoulli für Gleichung (4.5) vorgehen.

Dividieren wir Gleichung (6.1) durch  $P^2$  und setzen wir  $p = 1/P$ , so erhalten wir  $dp/dt = -rp + r/K$ . Mit  $q = p - 1/K$  erhalten wir  $dq/dt = -rq$  und  $q(t) = q(0)e^{-rt} = (1/P(0) - 1/K)e^{-rt}$ . Wir können also  $p(t)$  und  $P(t)$  herleiten.

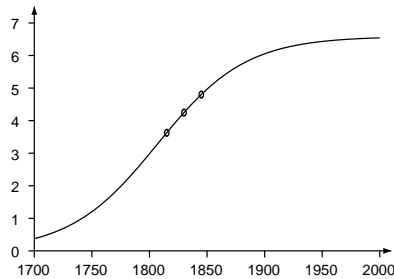
Schließlich erhalten wir nach Umordnung

$$P(t) = \frac{P(0)e^{rt}}{1 + P(0)(e^{rt} - 1)/K}. \quad (6.2)$$

Die Gesamtpopulation steigt progressiv von  $P(0)$  zum Zeitpunkt  $t = 0$  bis zum Grenzwert  $K$ , der erst bei  $t \rightarrow +\infty$  erreicht wird (Abb. 6.2). Ohne die

<sup>1</sup>Üblicherweise spricht man bei zeitdiskreten Modellen von geometrischem Wachstum und bei zeitkontinuierlichen Modellen von exponentiellem Wachstum, aber es ist im Wesentlichen das Gleiche.

Abbildung 6.2: Die Bevölkerung von Belgien (in Millionen) und die logistische Kurve. Die Datenpunkte entsprechen den Jahren 1815, 1830 und 1845. Die Parameterwerte sind die des Artikels von 1845.



Werte anzugeben, die er für die unbekannt Parameter  $r$  und  $K$  verwendete, verglich Verhulst sein Ergebnis mit Daten über die Bevölkerung Frankreichs zwischen 1817 und 1831, Belgiens zwischen 1815 und 1833, der Grafschaft Essex in England zwischen 1811 und 1831 und Russlands zwischen 1796 und 1827. Die Passung erwies sich als ziemlich gut.

Im Jahr 1840 wurde Verhulst Professor an der Königlichen Militärschule in Brüssel. Im folgenden Jahr veröffentlichte er eine *Elementare Abhandlung über elliptische Funktionen* und wurde in die Königliche Akademie von Belgien gewählt. 1845 setzte er seine Bevölkerungsstudien mit seinem Artikel *Mathematische Untersuchungen über das Gesetz des Bevölkerungswachstums* fort. Er griff zunächst auf die Bemerkung von Malthus zurück, wonach sich die Bevölkerung der Vereinigten Staaten alle 25 Jahre verdoppelt habe (Tabelle 6.1).

Tabelle 6.1: Offizielle Zählungen der Bevölkerung der Vereinigten Staaten.

Jahr	Bevölkerung	Jahr	Bevölkerung
1790	3.929.827	1820	9.638.131
1800	5.305.925	1830	12.866.020
1810	7.239.814	1840	17.062.566

Wenn wir das Verhältnis zwischen der Bevölkerung im Jahr  $n + 10$  und der im Jahr  $n$  berechnen, finden wir jeweils 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 und 1,326, was ziemlich konstant ist. Die Bevölkerung hat sich also im Durchschnitt alle 10 Jahre um 1,34 und alle 25 Jahre um  $1,34^{25/10} \approx 2,08$  vergrößert. So hatte sie sich seit dem Aufsatz von Malthus, fast ein halbes Jahrhundert zuvor, weiterhin alle 25 Jahre verdoppelt. Allerdings fügte Verhulst hinzu:

„Wir werden nicht auf der Hypothese der geometrischen Pro-



gression beharren, da sie nur unter ganz besonderen Umständen gelten kann; zum Beispiel, wenn ein fruchtbares Territorium von fast unbegrenzter Größe zufällig von Menschen mit einer fortgeschrittenen Zivilisation bewohnt wird, wie es bei den ersten amerikanischen Kolonien der Fall war.“

In seinem Artikel kam Verhulst auf die Gleichung (6.1) zurück, die er „logistisch“ nannte. Er stellte fest, dass die Kurve  $P(t)$  konvex ist, solange  $P(t) < K/2$  ist. Sie ist konkav, sobald  $P(t) > K/2$  ist. Die Kurve hat die Form eines verzerrten Buchstabens S (Abb. 6.2).

Tatsächlich ist  $\frac{d^2P}{dt^2} = r(1 - 2P/K) \frac{dP}{dt}$ . Somit gelten  $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$ , wenn  $P < K/2$  ist, und  $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$ , wenn  $P > K/2$  ist.

Verhulst erklärte auch, wie die Parameter  $r$  und  $K$  aus der Population  $P(t)$  in drei verschiedenen, aber gleichmäßig verteilten Jahren geschätzt werden können. Ist  $P_0$  die Population zum Zeitpunkt  $t = 0$ ,  $P_1$  diejenige zum Zeitpunkt  $t = T$  und  $P_2$  diejenige zum Zeitpunkt  $t = 2T$ , dann zeigt eine mühsame Berechnung ausgehend von Gleichung (6.2), dass

$$K = P_1 \frac{P_0 P_1 + P_1 P_2 - 2 P_0 P_2}{P_1^2 - P_0 P_2} \quad \text{und} \quad r = \frac{1}{T} \log \left[ \frac{1/P_0 - 1/K}{1/P_1 - 1/K} \right]$$

sind. Unter Verwendung der Schätzungen für die Bevölkerung Belgiens in den Jahren 1815, 1830 und 1845 (jeweils 3,627, 4,247 und 4,801 Millionen), erhielt er  $K = 6,584$  Millionen und  $r = 2,6\%$  pro Jahr. Mit der Gleichung (6.2) konnte er dann vorhersagen, dass die Bevölkerung Belgiens 4,998 Millionen zu Beginn des Jahres 1851 und 6,064 Millionen zu Beginn des Jahres 1900 betragen würde (Abb. 6.2). Verhulst führte eine ähnliche Studie für Frankreich durch. Er erhielt  $K = 39,685$  Millionen und  $r = 3,2\%$  pro Jahr. Da die Bevölkerungen Belgiens und Frankreichs diese Werte von  $K$  inzwischen weit überschritten haben, sehen wir, dass die logistische Gleichung nur für Zeiträume von einigen Jahrzehnten, wie in Verhulsts Artikel von 1838, ein realistisches Modell sein kann, nicht aber für längere Zeiträume.

Im Jahr 1847 erschien eine *Zweite Untersuchung über das Gesetz des Bevölkerungswachstums*, in der Verhulst die logistische Gleichung aufgab und stattdessen die folgende Differentialgleichung wählte:  $\frac{dP}{dt} = r(1 - P/K)$ . Er dachte, dass diese Gleichung gilt, wenn die Population  $P(t)$  über einem bestimmten Schwellenwert liegt. Die Lösung lautet  $P(t) = K + (P(0) - K)e^{-rt/K}$ . Unter Verwendung der gleichen demografischen Daten für Belgien schätzte

Verhulst die Parameter  $r$  und  $K$  erneut. Diesmal fand er  $K = 9,4$  Millionen für die maximale Bevölkerung. Wir sehen, wie sehr das Ergebnis von der Wahl des Modells abhängen kann!

Verhulst wurde 1848 Präsident der Königlichen Akademie von Belgien, starb aber im folgenden Jahr in Brüssel, wahrscheinlich an Tuberkulose. Trotz Verhulsts Zögern zwischen den Modellgleichungen wurde die logistische Gleichung mehrere Jahrzehnte später unabhängig voneinander von verschiedenen Personen wieder eingeführt. Robertson verwendete sie 1908 zur Modellierung des individuellen Wachstums von Tieren, Pflanzen, Menschen und Körperorganen. McKendrick und Kesava Pai verwendeten sie 1911 für das Wachstum von Populationen von Mikroorganismen. Pearl und Reed verwendeten sie 1920 für das Wachstum der Bevölkerung der Vereinigten Staaten, das sich zu verlangsamen begann. Im Jahr 1922 wurde Pearl schließlich auf die Arbeit von Verhulst aufmerksam. Von da an inspirierte die logistische Gleichung viele Arbeiten (siehe Kapitel 13, 20 und 24). Die maximale Population  $K$  wurde schließlich als „Tragfähigkeit“ bekannt.

### Weitere Lektüre

1. Lloyd, P.J.: American, German and British antecedents to Pearl and Reed's logistic curve. *Pop. Stud.* 21, 99–108 (1967)
2. McKendrick, A.G., Kesava Pai, M.: The rate of multiplication of micro-organisms: A mathematical study. *Proc. R. Soc. Edinb.* 31, 649–655 (1911)
3. Pearl, R.: *The Biology of Death*. Lippincott, Philadelphia (1922). archive.org
4. Pearl, R., Reed, L.J.: On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 275–288 (1920). pnas.org
5. Quetelet, A.: *Sur l'homme et le développement de ses facultés*. Bachelier, Paris (1835). gallica.bnf.fr
6. Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850). archive.org
7. Quetelet, A.: *Sciences mathématiques et physiques au commencement du XIXe siècle*. Mucquardt, Bruxelles (1867). gallica.bnf.fr
8. Robertson, T.B.: On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance. *Arch. Entwicklungsmechanik Org.* 25, 581–614 (1908)
9. Verhulst, P.-F.: Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10, 113–121 (1838). archive.org
10. Verhulst, P.-F.: Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouv. Mém. Acad. R. Sci. B.-lett. Brux.* 18, 1–45 (1845). uni-goettingen.de
11. Verhulst, P.-F.: Deuxième mémoire sur la loi d'accroissement de la population. *Mém. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 20 (1847). archive.org

## Kapitel 7

# Bienaymé, Cournot und das Aussterben von Familiennamen (1845–1847)

Im Jahr 1845 verstand der französische Statistiker Bienaymé, wie man die Aussterbewahrscheinlichkeit eines Familiennamen berechnen kann, wenn jeder Mann eine Anzahl von Söhnen hat, die einer bestimmten Wahrscheinlichkeitsverteilung folgt. Wenn die durchschnittliche Anzahl der Söhne kleiner oder gleich eins ist, wird der Familienname aussterben. Ist der Durchschnitt größer als eins, so ist die Aussterbewahrscheinlichkeit kleiner als eins. Der Beweis für sein Ergebnis wurde zwei Jahre später in einem Buch seines Freundes Cournot veröffentlicht. Diese Arbeiten wurden erst vor einigen Jahren wiederentdeckt.

Irenée Jules Bienaymé wurde 1796 in Paris geboren. Er studierte an der *École Polytechnique* und machte eine Karriere im Finanzministerium, wo er den hohen Rang eines Generalinspektors erreichte. Beeinflusst durch das Buch *Analytische Theorie der Wahrscheinlichkeitsrechnung* von Laplace, fand Bienaymé auch Zeit, Artikel über viele Anwendungen der Wahrscheinlichkeitstheorie zu veröffentlichen, wie zum Beispiel demografische und medizinische Statistiken (Kindersterblichkeit, Anzahl der Geburten, Lebenserwartung), Wahrscheinlichkeit von Fehlern in der Justiz, Versicherungstheorie und Repräsentativität von Wahlsystemen.

Im Jahr 1845 schrieb Bienaymé einen kurzen Artikel *Über das Gesetz der Vermehrung und die Dauer der Familien*, die im Bulletin der *Société Philomatique* in Paris veröffentlicht wurde. Eine Reihe von Autoren hatte bereits über dieses Thema geschrieben. In der zweiten Auflage von seiner *Abhandlung über das Bevölkerungsgesetz* (1803) nahm Malthus ein Kapitel über die Bevölkerung der Schweiz auf:

„Vom Jahr 1583 bis 1654 hatte der landesherrliche Rat der Stadt Bern 487 Familien in das Bürgertum aufgenommen, von denen 379 im Laufe von zwei Jahrhunderten ausstarben und 1783 nur noch 108 übrig waren.“



Abbildung 7.1: Bienaymé (1796–1878) und Cournot (1801–1877)

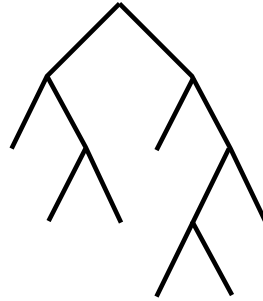
Thomas Doubleday behauptete 1842 ganz allgemein, dass Familien der Oberschicht, die aus dem Adel oder dem Bürgertum stammten, eine größere Tendenz zum Verschwinden hätten als Familien der Unterschicht. Ähnliche Ideen wurden in Frankreich einerseits von Émile Littré 1844 in einem Einführungstext zur positivistischen Philosophie von Auguste Comte und andererseits von Benoist de Châteauneuf – einem Freund von Bienaymé – der 1845 einen Aufsatz *Über die Dauer von Adelfamilien in Frankreich* veröffentlichte, vorgebracht.

In diesem Zusammenhang versuchte Bienaymé zu erklären, wie es sein kann, dass die Bevölkerung eines Landes dazu neigt, geometrisch zu wachsen, während eine große Anzahl von Familien verschwindet. Um dieses Problem anzugehen, betrachtete er den vereinfachten Fall, dass alle Männer die gleichen Wahrscheinlichkeiten hätten, 0, 1, 2, 3 ... Söhne zu haben, die das Erwachsenenalter erreichen. Genauer gesagt fragte er sich, wie groß die Wahrscheinlichkeit ist, dass ein Mann nach  $n$  Generationen Nachkommen hat, die seinen Namen tragen. Wenn die mittlere Anzahl der Söhne kleiner als eins ist, ist es klar, dass diese Wahrscheinlichkeit für  $n \rightarrow +\infty$  gegen Null konvergieren sollte. Bienaymé bemerkte, dass dieselbe Schlussfolgerung auch dann zutreffen würde, wenn die mittlere Anzahl der Söhne genau eins wäre<sup>1</sup>, zum Beispiel wenn es eine Wahrscheinlichkeit  $1/2$  gibt, keinen Sohn zu haben und eine Wahrscheinlichkeit  $1/2$ , zwei Söhne zu haben (Abb. 7.2). Aber in diesem Fall konvergiert die Wahrscheinlichkeit, in der Generation  $n$  Nachkommen zu haben, langsamer gegen Null: Im Beispiel würde sie nach 35 Generationen, also nach elf oder zwölf Jahrhunderten, wenn es drei Generationen pro

<sup>1</sup>Es sei denn, jeder Mann hat genau einen Sohn.

Jahrhundert gibt, immer noch 5 % betragen.<sup>2</sup> Bienaymé bemerkte schließlich, dass, wenn die mittlere Anzahl der Söhne größer als eins ist, das Aussterben der Familienlinie nicht sicher ist: Seine Wahrscheinlichkeit kann durch Lösen einer algebraischen Gleichung berechnet werden.

Abbildung 7.2: Beispiel eines Stammbaums. Der Urahn steht an der Spitze des Baums. In jeder Generation haben Männer eine Wahrscheinlichkeit  $1/2$ , keinen Sohn zu haben und eine Wahrscheinlichkeit  $1/2$ , zwei Söhne zu haben.



Der Artikel von Bienaymé enthielt keine weiteren Erklärungen. 1847 nahm sein Freund Antoine-Augustin Cournot, ein Mathematiker und Ökonom, einige Details in ein Buch mit dem Titel *Über den Ursprung und die Grenzen der Korrespondenz zwischen Algebra und Geometrie* auf. Er stellte das Problem in Form eines Glücksspiels dar, räumte aber ein, dass es mit der Untersuchung von Bienaymé über das Aussterben von Familiennamen identisch sei. Wenn wir die Interpretation in Bezug auf Familiennamen beibehalten, betrachtete Cournot zunächst den Spezialfall, in dem Männer höchstens zwei Söhne haben, wobei  $p_0$ ,  $p_1$  und  $p_2$  jeweils die Wahrscheinlichkeit darstellen, 0, 1 oder 2 Söhne zu haben. Natürlich ist  $p_0 + p_1 + p_2 = 1$ . Ausgehend von einem Urahn ist die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens nach einer Generation – nennen wir sie  $x_1$  – offensichtlich gleich  $p_0$ . Die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens innerhalb von zwei Generationen ist

$$x_2 = p_0 + p_1 x_1 + p_2 x_1^2.$$

Entweder war die Familie bereits in der ersten Generation ausgestorben (Wahrscheinlichkeit  $p_0$ ), oder es gab nur einen Sohn in der ersten Generation, der keine männlichen Nachkommen hatte (Wahrscheinlichkeit  $p_1 x_1$ ), oder es gab zwei Söhne in der ersten Generation und jeder von ihnen hatte keine männlichen Nachkommen (Wahrscheinlichkeit  $p_2 x_1^2$ ). Allgemeiner ausgedrückt, ist die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens innerhalb von  $n$  Generationen

$$x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 (x_{n-1})^2.$$

<sup>2</sup>Wie wir weiter unten sehen werden, ist diese Wahrscheinlichkeit gleich  $1 - x_{35}$  mit  $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2} x_n^2$  und  $x_0 = 0$ .

Wenn es also zum Beispiel in der ersten Generation zwei Söhne gibt (Wahrscheinlichkeit  $p_2$ ), stirbt die Familie  $n - 1$  Generationen später (d. h. in Generation  $n$ ) mit einer Wahrscheinlichkeit gleich  $(x_{n-1})^2$  aus. Cournot bemerkte, dass  $x_n$  eine steigende Folge mit  $x_n \leq 1$  für alle  $n$  ist. Also hat  $x_n$  einen Grenzwert  $x_\infty \leq 1$ , der eine Lösung der Gleichung

$$x = p_0 + p_1 x + p_2 x^2$$

ist. Mit  $p_1 = 1 - p_0 - p_2$  ist diese Gleichung äquivalent zu  $0 = p_2(x - 1)(x - p_0/p_2)$ . Es gibt also zwei Wurzeln:  $x = 1$  und  $x = p_0/p_2$ . Je nach der mittleren Anzahl der Söhne  $p_1 + 2p_2$ , die ebenfalls gleich  $1 - p_0 + p_2$  ist und die wir  $\mathcal{R}_0$  nennen wollen, lassen sich drei Fälle unterscheiden. Ist  $\mathcal{R}_0 < 1$ , so gilt  $p_0/p_2 > 1$ . Also ist  $x = 1$  der einzig mögliche Wert für den Grenzwert  $x_\infty$ . Mit Sicherheit wird der Familienname aussterben. Wenn  $\mathcal{R}_0 = 1$  ist, sind beide Wurzeln gleich 1 und die Schlussfolgerung ist die gleiche. Wenn  $\mathcal{R}_0 > 1$  ist, dann müsste nach Cournot  $x_\infty$  gleich der zweiten Wurzel  $p_0/p_2$  sein, da die Aussterbewahrscheinlichkeit in dem Spezialfall, in dem  $p_0 = 0$  ist, offensichtlich 0 sein muss. Cournot erwähnte kurz den allgemeineren Fall, in dem Männer höchstens  $m$  Söhne mit den Wahrscheinlichkeiten  $p_0, p_1, \dots, p_m$  haben können. Die Schlussfolgerung hängt in gleicher Weise vom Wert von

$$\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + mp_m,$$

der durchschnittlichen Anzahl der Söhne, in Bezug auf 1 ab. Die Gleichung für  $x_\infty$ , die

$$x = p_0 + p_1 x + \dots + p_m x^m$$

ist, hat immer die Wurzel  $x = 1$ . Sie hat nur eine weitere positive Wurzel, welche die Aussterbewahrscheinlichkeit  $x_\infty$  ergibt, wenn  $\mathcal{R}_0 > 1$ .

Leider blieben der Artikel von Bienaymé und die wenigen Seiten in Cournots Buch zu dieser Zeit völlig unbeachtet. Der Artikel wurde erst in den 1970er-Jahren bemerkt und die Buchseiten weitere zwanzig Jahre später! In der Zwischenzeit waren das Problem und seine Lösung von anderen wiederentdeckt worden und das Thema hatte sich erheblich weiterentwickelt. Wir werden in den Kapiteln 9, 17 und 18 darauf zurückkommen.

Bienaymé musste nach der Revolution von 1848 seine Stelle im Finanzministerium aufgeben. Auch der Lehrstuhl für Wahrscheinlichkeitstheorie an der Universität Paris, für den er sicherlich der beste Kandidat war, wurde an jemand anderen vergeben. Dennoch konnte Bienaymé nach 1850 wieder für das Finanzministerium arbeiten, trat aber 1852 zurück. Später im selben Jahr wurde er in die Akademie der Wissenschaften gewählt, wo er der Spezialist

auf dem Gebiet der Statistik war. Im Jahr 1853 bewies er, was einige moderne Lehrbücher die „Bienaymé–Tschebyschow-Ungleichung“ nennen. 1875 wurde er Präsident der neu gegründeten *Société Mathématique de France*. Er starb 1878 in Paris.

### Weitere Lektüre

1. Bienaymé, I.J.: De la loi de multiplication et de la durée des familles. *Extr. p. v. séances - Soc. Philomat. Paris*, 37–39 (1845) biodiversitylibrary.org
2. Bru, B.: À la recherche de la démonstration perdue de Bienaymé. *Math. Sci. Hum.* 114, 5–17 (1991). archive.numdam.org
3. Bru, B., Jongmans, F., Seneta, E.: I.J. Bienaymé: Family information and proof of the criticality theorem. *Int. Stat. Rev.* 60, 177–183 (1992)
4. Brun, J., Robinet, A. (éd.): *A. Cournot, études pour le centenaire de sa mort*. Economica / Vrin, Paris (1978)
5. Cournot, A.-A.: *De l'origine et des limites de la correspondance entre l'algèbre et la géométrie*. Hachette, Paris (1847). archive.org
6. Doubleday, T.: *The True Law of Population* (1842). archive.org
7. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I.J. Bienaymé*. Springer (1977)
8. Kendall, D.G.: The genealogy of genealogy: branching processes before (and after) 1873. *Bull. Lond. Math. Soc.* 7, 225–253 (1975)
9. Littré, É.: *Conservation, révolution et positivisme* (1852). gallica.bnf.fr
10. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population* (1803). archive.org
11. Martin, T.: Antoine Augustin Cournot. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, S. 152–156. Springer (2001)
12. Seneta, E.: Irenée-Jules Bienaymé. In: ebd., S. 132–136.

## Kapitel 8

### Mendel und die Vererbung (1865)

Im Jahr 1865 veröffentlichte Mendel die Ergebnisse seiner bahnbrechenden Experimente zur Hybridisierung von Erbsen. Seine Analyse nutzte elementare Aspekte der Wahrscheinlichkeitsrechnung. Er betrachtete auch ein dynamisches Modell für eine Population von selbstbefruchtenden Pflanzen. Seine Arbeit, die erst im Jahr 1900 wiederentdeckt wurde, ist ein Meilenstein in der Geschichte der Genetik.

Johann Mendel wurde 1822 in Mähren geboren, damals Teil des österreichischen Kaiserreichs und heute Teil der Tschechischen Republik. Sein Vater war ein Bauer. Aufgrund seiner guten Leistungen in der Schule und seiner schlechten Gesundheit zog Mendel es vor, weiter zu studieren, anstatt auf dem Bauernhof der Familie zu arbeiten. Doch ein Studium konnte er sich nicht leisten. So trat er 1843 in die Abtei des Heiligen Thomas in Brünn (heute Brno) ein, wo er den Namen Gregor annahm. Er studierte Theologie, besuchte aber auch einige Kurse über Landwirtschaft. Im Jahr 1847 wurde er zum Priester geweiht. Er unterrichtete einige Jahre an einem Gymnasium, bestand aber die Prüfung zum ordentlichen Professor nicht. Zwischen 1851 und 1853 konnte er dank der Unterstützung seiner Hierarchie dennoch sein Studium an der Universität Wien fortsetzen, wo er Kurse in Physik, Mathematik und Naturwissenschaften belegte. Danach kehrte er nach Brünn zurück und unterrichtete Physik an einer technischen Schule.



Abbildung 8.1:  
Mendel (1822–1884)



Zwischen 1856 und 1863 führte Mendel im Garten seiner Abtei eine Reihe von Experimenten an einer großen Anzahl von Pflanzen durch. Im Jahr 1865 präsentierte er seine Ergebnisse auf zwei Versammlungen des naturforschenden Vereins in Brünn. Seine Arbeit, *Versuche über Pflanzen-Hybriden*, wurde im folgenden Jahr in den Verhandlungen des Vereins auf Deutsch veröffentlicht. Mendel erklärte, wie er dazu gekommen war, die Variationen von Erbsen zu studieren, Pflanzen, die sich auf natürliche Weise durch Selbstbefruchtung vermehren und deren Samen verschiedene, leicht identifizierbare Formen annehmen können: rund oder faltig, gelb oder grün usw. Bei der Kreuzung einer Pflanze, die aus einer Linie mit runden Samen stammte, mit einer Pflanze, die aus einer Linie mit faltigen Samen stammte, stellte er fest, dass er immer Hybriden erhielt, die runde Samen lieferten. Er nannte das Merkmal „runde Samen“ dominant und das Merkmal „faltige Samen“ rezessiv. Auf die gleiche Weise zeigte er, dass das Merkmal „gelbe Samen“ dominant und das Merkmal „grüne Samen“ rezessiv war.

Mendel bemerkte dann, dass die Selbstbefruchtung von Pflanzen, die aus Hybridsamen gezogen wurden, in der ersten Generation neue Samen ergab, die entweder das dominante oder das rezessive Merkmal in scheinbar zufälligen Anteilen hatten. Darüber hinaus stellte er fest, dass er durch mehrmalige Wiederholung des Experiments im Durchschnitt etwa dreimal mehr Samen mit dem dominanten Merkmal als mit dem rezessiven Merkmal erhielt. Zum Beispiel erhielt er in einem ersten Experiment insgesamt 5.474 runde Samen und 1.850 faltige Samen, was einem Verhältnis von 2,96 zu 1 entspricht. Ein zweiter Versuch ergab insgesamt 6.022 gelbe Samen und 2.001 grüne Samen, was einem Verhältnis von 3,01 zu 1 entspricht.<sup>1</sup>

Mendel bemerkte auch, dass unter den Pflanzen, die aus den Samen der ersten Generation mit dem dominanten Merkmal gezogen wurden, diejenigen, die durch Selbstbefruchtung Samen mit entweder dem dominanten oder dem rezessiven Merkmal hervorbrachten, etwa doppelt so viele waren wie diejenigen, die nur Samen mit dem dominanten Merkmal hervorbrachten. Zum Beispiel gaben unter den 565 Pflanzen, die aus runden Samen der ersten Generation gezogen wurden, 372 sowohl runde als auch faltige Samen, während 193 nur runde Samen gaben. Das Verhältnis ist gleich 1,93. In ähnlicher Weise gaben von den 519 Pflanzen, die aus gelben Samen der ersten Generation gezogen wurden, 353 sowohl gelbe als auch grüne Samen ab, während 166

---

<sup>1</sup>Wie Fisher (siehe Kapitel 14) später bemerkte, ist die Wahrscheinlichkeit, zu experimentellen Ergebnissen zu gelangen, die so nahe am theoretischen Wert liegen, recht gering. Wahrscheinlich hat Mendel seine Daten arrangiert. Zum Beispiel beträgt im zweiten Experiment mit  $n = 6.022 + 2.001 = 8.023$  Samen die Wahrscheinlichkeit, dass das Verhältnis um weniger als 0,01 von 3 abweicht, nur etwa 10%.

nur gelbe Samen abgaben. Das Verhältnis ist gleich 2,13.

Um diese Ergebnisse zu erklären, hatte Mendel die geniale Idee, das sichtbare Merkmal eines Samens als das Ergebnis der Assoziation von zwei verborgenen Faktoren zu betrachten, wobei jeder dieser Faktoren entweder dominant (geschrieben  $A$ ) oder rezessiv (geschrieben  $a$ ) ist. Es gibt also drei mögliche Kombinationen:  $AA$ ,  $Aa$  und  $aa$ . Die Samen mit den Faktoren  $AA$  oder  $Aa$  haben das gleiche dominante Merkmal  $A$ . Die Samen mit den Faktoren  $aa$  haben das rezessive Merkmal  $a$ . Mendel nahm außerdem an, dass die Pollenkörner und die Eizellen (die Gameten) bei der Befruchtung jeweils nur einen der beiden Faktoren mit einer Wahrscheinlichkeit von  $1/2$  übertragen.

Die Kreuzung der reinen Linien  $AA$  und  $aa$  ergibt also Hybriden, die alle die Faktoren  $Aa$  und das dominante Merkmal  $A$  haben. Die Gameten der Hybride  $Aa$  vererben den Faktor  $A$  mit der Wahrscheinlichkeit  $1/2$  und den Faktor  $a$  mit der Wahrscheinlichkeit  $1/2$ . Die Selbstbefruchtung einer aus einem Hybridsamen  $Aa$  gezogenen Pflanze ergibt also  $AA$  mit der Wahrscheinlichkeit  $1/4$ ,  $Aa$  mit der Wahrscheinlichkeit  $1/2$  und  $aa$  mit der Wahrscheinlichkeit  $1/4$ , wie in Tabelle 8.1 dargestellt.

Tabelle 8.1: Mögliche Ergebnisse der Selbstbefruchtung einer Hybride  $Aa$  und ihre Wahrscheinlichkeiten in Abhängigkeit von den Faktoren, die von den männlichen Gameten (in Zeilen) und von den weiblichen Gameten (in Spalten) übertragen werden.

Faktor (Wahrscheinlichkeit)	$A$ ( $1/2$ )	$a$ ( $1/2$ )
$A$ ( $1/2$ )	$AA$ ( $1/4$ )	$Aa$ ( $1/4$ )
$a$ ( $1/2$ )	$Aa$ ( $1/4$ )	$aa$ ( $1/4$ )

Die Verhältnisse  $AA : Aa : aa$  gleich  $1 : 2 : 1$  sind durch die formale Berechnung  $(A + a)^2 = AA + 2Aa + aa$  gegeben. Da die Samen  $AA$  und  $Aa$  das sichtbare Merkmal  $A$  haben, während nur die Samen  $aa$  das sichtbare Merkmal  $a$  haben, gibt es tatsächlich dreimal mehr Samen mit dem Merkmal  $A$  als mit dem Merkmal  $a$ . Außerdem gibt es im Durchschnitt doppelt so viele Samen  $Aa$  wie  $AA$ . Die Selbstbefruchtung von Pflanzen, die aus ersteren entstanden sind, ergibt Samen mit entweder dem dominanten ( $AA$  oder  $Aa$ ) oder dem rezessiven Merkmal ( $aa$ ). Die Selbstbefruchtung von Pflanzen, die aus Samen  $AA$  gezogen wurden, ergibt immer Samen  $AA$  mit dem dominanten Merkmal. Alle Beobachtungen sind damit erklärt. Mendel betrachtete auch die folgenden Generationen. Ausgehend von  $N$  Hybridsamen  $Aa$  und angenommen, dass jede Pflanze durch Selbstbefruchtung nur vier neue Samen hervorbringt, berechnete er, dass die mittlere Anzahl der Samen  $(AA)_n$ ,  $(Aa)_n$  und  $(aa)_n$  in der Generation  $n$  durch Tabelle 8.2 gegeben wäre, wobei der Übersichtlichkeit halber die Ergebnisse durch  $N$  geteilt wurden.

Tabelle 8.2: Aufeinanderfolgende Generationen.

$n$	0	1	2	3	4	5
$(AA)_n$	0	1	6	28	120	496
$(Aa)_n$	1	2	4	8	16	32
$(aa)_n$	0	1	6	28	120	496
insgesamt	1	4	16	64	256	1.024

Diese Zahlen ergeben sich einfach aus den drei Gleichungen  $(AA)_{n+1} = (Aa)_n + 4(AA)_n$ ,  $(Aa)_{n+1} = 2(Aa)_n$  und  $(aa)_{n+1} = (Aa)_n + 4(aa)_n$ , die besagen, dass  $AA$  nach Selbstbefruchtung vier Samen  $AA$  gibt, dass  $aa$  vier Samen  $aa$  gibt und dass  $Aa$  im Durchschnitt einen Samen  $AA$ , zwei Samen  $Aa$  und einen Samen  $aa$  gibt. Mendel bemerkte außerdem, dass  $(AA)_n = (aa)_n = 2^{n-1}(2^n - 1)$  und  $(Aa)_n = 2^n$  gelten. Daraus folgt, dass der Anteil der Hybriden  $Aa$  an der Gesamtpopulation, der  $2^n/4^n = 1/2^n$  beträgt, bei jeder Generation durch Selbstbefruchtung durch zwei geteilt wird.

In der Tat folgt aus der zweiten Gleichung und aus der Anfangsbedingung  $(Aa)_0 = 1$ , dass  $(Aa)_n = 2^n$ . Ersetzen wir dies in die erste Gleichung, so erhalten wir  $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n + 2^n$ . Wir erkennen, dass  $(AA)_n = c2^n$  eine besondere Lösung ist, wenn  $c = -1/2$  ist. Die allgemeine Lösung der „homogenen“ Gleichung  $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n$  ist  $(AA)_n = C4^n$ . Schließlich sehen wir durch Addition dieser beiden Lösungen, dass  $(AA)_n = C4^n - 2^{n-1}$  die Anfangsbedingung  $(AA)_0 = 0$  erfüllt, wenn  $C = 1/2$  ist. Die Folge  $(aa)_n$  erfüllt die gleiche Rekursionsgleichung und die gleiche Anfangsbedingung wie  $(AA)_n$ . Also ist  $(aa)_n = (AA)_n$ .

Mendels Arbeit blieb zu Lebzeiten völlig unbemerkt. Einige Jahre später versuchte Mendel ähnliche Experimente auch mit anderen Pflanzenarten, veröffentlichte einige Artikel zur Meteorologie und untersuchte die Vererbung von Bienen. Nachdem er 1868 Abt geworden war, verbrachte er die meiste Zeit damit, administrative Probleme zu bewältigen. Er starb im Jahr 1884. Erst im Jahr 1900 wurde Mendels Werk schließlich unabhängig voneinander und fast gleichzeitig von Hugo De Vries in Amsterdam, Carl Correns in Tübingen und Erich von Tschermak in Wien wiederentdeckt. Damit begann eine neue Ära in dem, was wir heute Genetik nennen.

### Weitere Lektüre

1. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity* (1913). [archive.org](http://archive.org)
2. Mendel, J.G.: Versuche über Pflanzenhybriden (1866). [www.esp.org](http://www.esp.org)
3. Fisher, R.A.: Has Mendel's work been rediscovered? *Ann. Sci.* 1, 115–137 (1936). [library.adelaide.edu.au](http://library.adelaide.edu.au)

## Kapitel 9

# Galton, Watson und die Aussterbewahrscheinlichkeit (1873–1875)

Im Jahr 1873 betrachteten der britische Statistiker Galton und sein Landsmann, der Mathematiker Watson, das Problem des Aussterbens von Familiennamen, ohne die Arbeit von Bienaymé zu kennen. Watson bemerkte, dass die erzeugende Funktion, die mit der Wahrscheinlichkeitsverteilung der Anzahl der Männer in jeder Generation verbunden ist, rekursiv berechnet werden kann. Aber er analysierte die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens falsch.

Francis Galton wurde 1822, im selben Jahr wie Mendel, in der Nähe von Birmingham in England geboren. Er war das jüngste von sieben Kindern. Sein Vater war ein reicher Bankier. Durch seine Mutter war er der Vetter von Charles Darwin. Galton begann 1838 ein Medizinstudium, zunächst in einem Krankenhaus in Birmingham und später in London. Im Sommer 1840 unternahm er seine erste lange Reise durch Europa bis nach Istanbul. Anschließend studierte er vier Jahre lang am *Trinity College* der Universität Cambridge. Doch sein Vater starb 1844 und hinterließ ein beträchtliches Vermögen. Galton gab die Idee auf, Mediziner zu werden. Er reiste nach Ägypten, in den Sudan und nach Syrien. In den nächsten Jahren führte er einen zurückgezogenen Lebensstil, verbrachte seine Zeit mit der Jagd, reiste mit Ballons und Booten oder versuchte, den elektrischen Telegrafen zu verbessern. Im Jahr 1850 unternahm er eine Forschungsexpedition nach Südwestafrika (dem heutigen Namibia). Nach seiner Rückkehr nach England im Jahr 1852 wurde er in die *Royal Geographical Society* gewählt. Dort konnte er die Nachrichten von den Expeditionen nach Ostafrika auf der Suche nach der Quelle des Nils verfolgen. Er ließ sich in London nieder und schrieb einen Reiseführer für Reisende, der ein Bestseller wurde. Im Jahr 1856 wurde er in die *Royal Society* gewählt. Er interessierte sich dann für Meteorologie und erfand das Wort „Antizyklon“. Nach der Veröffentlichung von *Über die Entstehung der Arten* durch seinen Cousin Darwin im Jahr 1859 wandte sich Galton dem Studium der Vererbung zu. Er veröffentlichte 1869 *Vererbtes Genie*, in dem er behauptete, dass intellektuelle Fähigkeiten durch Vererbung weitergegeben werden könnten.

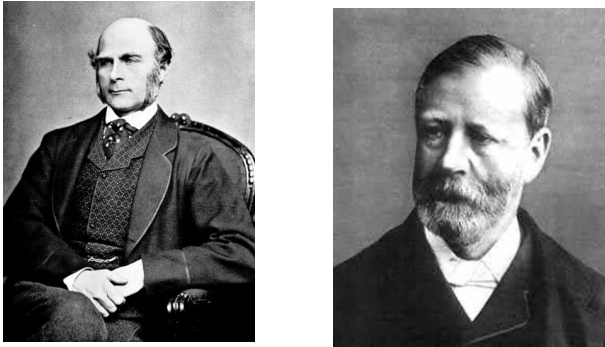


Abbildung 9.1: Galton (links) und Watson (rechts).

Im Jahre 1873 veröffentlichte Alphonse de Candolle, ein Schweizer Botaniker, ein Buch mit dem Titel *Geschichte der Wissenschaft und der Wissenschaftler in den letzten zwei Jahrhunderten*, das auch einen Aufsatz über *Den jeweiligen Einfluss von Vererbung, Variabilität und Selektion auf die Entwicklung der menschlichen Spezies und auf die wahrscheinliche Zukunft dieser Spezies* enthält. Darin machte er die folgenden Bemerkungen:

„Unter den präzisen Informationen und sehr vernünftigen Meinungen des Herrn Benoiston de Châteauneuf, Galton und anderer Statistiker habe ich nicht die wichtige Bemerkung gesehen, die sie über das unvermeidliche Aussterben der Familiennamen hätten machen sollen. Natürlich muss jeder Name aussterben [...] Ein Mathematiker könnte berechnen, wie der Rückgang der Namen oder Titel ablaufen würde, wenn er die Wahrscheinlichkeit, weibliche oder männliche Kinder zu haben, und die Wahrscheinlichkeit, kein Kind zu haben, für ein bestimmtes Paar kennt.“

Es ist das gleiche Problem, das Bienaymé 1845 untersucht hatte. Aber Candolle, der die Arbeit von Bienaymé nicht kannte, dachte, dass alle Familien zum Aussterben verurteilt seien. Galton bemerkte den oben genannten Absatz in Candolles Buch. Da auch er nichts von der Arbeit von Bienaymé wusste, stellte Galton ihn als ein offenes Problem für die Leser der *Educational Times* auf:

„Problem 4.001: Ein großes Volk, von dem wir uns nur mit erwachsenen Männern beschäftigen wollen,  $N$  an der Zahl, und

die jeder einen eigenen Familiennamen tragen, besiedelt einen Bezirk. Ihr Bevölkerungsgesetz ist so, dass in jeder Generation  $a_0$  Prozent der erwachsenen Männer keine männlichen Kinder haben, die das Erwachsenenalter erreichen,  $a_1$  haben ein solches männliches Kind,  $a_2$  haben zwei und so weiter bis zu  $a_5$ , die fünf haben.

Bestimme (1) welcher Anteil ihrer Nachnamen nach  $r$  Generationen ausgestorben sein wird und (2) wie viele Fälle es geben wird, in denen der Nachname von  $m$  Personen getragen wird.“

Der zweite Teil des Problems war von Bienaymé nicht angesprochen worden. Galton erhielt keine zufriedenstellende Antwort von den Lesern der Zeitschrift und konnte die Lösung des Problems nicht selbst finden. Also bat er seinen Freund Henry William Watson, einen Mathematiker, zu versuchen, es zu lösen.

Watson wurde 1827 in London geboren. Sein Vater war Offizier in der britischen Marine. Er studierte zunächst am *King's College* in London und wandte sich dann von 1846 bis 1850, nur wenige Jahre nach Galton, der Mathematik am *Trinity College* der Universität Cambridge zu. Er wurde nacheinander Mitglied des *Trinity College*, Assistenzmeister an der *City of London School*, Dozent für Mathematik am *King's College* und Professor für Mathematik an der *Harrow School* zwischen 1857 und 1865. Er liebte den Alpinismus und nahm an einer Expedition teil, die 1855 den Gipfel des *Monte Rosa* in der Schweiz erreichte. Er wurde 1856 zum Diakon und zwei Jahre später zum anglikanischen Priester geweiht. Von 1865 bis zu seiner Pensionierung war er Rektor von *Berkswell with Barton* in der Nähe von Coventry, eine Position, die genügend Zeit für die Forschung ließ.

Galton und Watson schrieben gemeinsam einen Artikel mit dem Titel *Über die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens von Familien*, der 1875 im *Journal of the Royal Anthropological Institute* veröffentlicht wurde. Galton stellte das Problem dar und Watson erläuterte seine Berechnungen und die Schlussfolgerungen, zu denen er gekommen war. Sie nahmen an, dass Männer höchstens  $q$  Söhne haben, wobei  $p_k$  die Wahrscheinlichkeit ist,  $k$  Söhne zu haben ( $k = 0, 1, 2, \dots, q$ ). Mit anderen Worten ist  $p_k = a_k/100$ , wenn wir die ursprüngliche Notation von Galton verwenden. Somit ist  $p_0 + p_1 + \dots + p_q = 1$ . Betrachten wir die Situation, dass die Generation 0 aus einem einzigen Mann besteht. Generation 1 besteht aus  $s$  Männern mit einer Wahrscheinlichkeit  $p_s$ . Mit einem zu seiner Zeit bekannten Trick, der lange vorher von Abraham de Moivre eingeführt worden war, betrachtete Watson die erzeugende Funktion,

die mit den Wahrscheinlichkeiten  $p_0, \dots, p_q$  verbunden ist:

$$f(x) = p_0 + p_1 x + p_2 x^2 + \dots + p_q x^q. \quad (9.1)$$

Analog sei  $f_n(x)$  das Polynom, für das der Koeffizient von  $x^s$  die Wahrscheinlichkeit ist, ausgehend von einem Mann in Generation 0,  $s$  Männer in der Generation  $n$  zu haben. Dann ist  $f_1(x) = f(x)$ . Watson bemerkte, dass

$$f_n(x) = f_{n-1}(f(x)), \quad (9.2)$$

eine Formel, die es erlaubt,  $f_n(x)$  rekursiv zu berechnen.

Sei  $f_n(x) = p_{0,n} + p_{1,n}x + p_{2,n}x^2 + \dots + p_{q^n,n}x^{(q^n)}$ . Man beachte, dass es in der Generation  $n$  höchstens  $q^n$  Männer gibt. Wenn es  $s$  Männer mit den Nummern 1 bis  $s$  in der Generation  $n-1$  gibt, nennen wir  $t_1, \dots, t_s$  die Anzahl ihrer männlichen Nachkommen. In diesem Fall gibt es  $t$  Männer in der Generation  $n$  mit einer Wahrscheinlichkeit gleich

$$\sum_{t_1 + \dots + t_s = t} p_{t_1} \times \dots \times p_{t_s}.$$

Bei  $s = 0$  ist zu verstehen, dass diese Wahrscheinlichkeit gleich 1 ist, wenn  $t = 0$  ist, und gleich 0, wenn  $t \geq 1$  ist. Daher gilt

$$p_{t,n} = \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} \times \sum_{t_1 + \dots + t_s = t} p_{t_1} \times \dots \times p_{t_s}.$$

Daraus folgt

$$\begin{aligned} f_n(x) &= \sum_{t \geq 0} p_{t,n} x^t \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} \sum_{t \geq 0} \sum_{t_1 + \dots + t_s = t} (p_{t_1} x^{t_1}) \times \dots \times (p_{t_s} x^{t_s}) \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} [p_0 x^0 + p_1 x^1 + p_2 x^2 + \dots]^s \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} [f(x)]^s = f_{n-1}(f(x)). \end{aligned}$$

Insbesondere ist die Wahrscheinlichkeit  $x_n$  des Aussterbens des Familiennamens innerhalb von  $n$  Generationen gleich  $p_{0,n}$ , d. h. gleich  $f_n(0)$ . Als erstes Beispiel nahm Watson

$$f(x) = (1 + x + x^2)/3,$$

d. h.  $q = 2$  und  $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$ . Er berechnete die Polynome  $f_n(x)$  für  $n = 1, \dots, 4$  mit Hilfe der Gleichung (9.2). Er erhielt zum Beispiel

$$f_2(x) = \frac{1}{3} \left[ 1 + \frac{1+x+x^2}{3} + \left( \frac{1+x+x^2}{3} \right)^2 \right] = \frac{13+5x+6x^2+2x^3+x^4}{27}$$

und  $f_2(0) = 13/27 \approx 0,481$ . Die Berechnung von  $f_n(x)$  für  $n \geq 3$  wird sehr mühsam, so mühsam, dass Watson schon für  $n = 4$  einen Fehler gemacht hat. Da die Gleichung  $x_5 = f_5(0) = f_4(f(0))$  die Berechnung von  $f_5(x)$  vermeiden kann, erhielt er die folgende Liste der Aussterbewahrscheinlichkeiten  $x_n = f_n(0)$ :

$$x_1 \approx 0,333, \quad x_2 \approx 0,481, \quad x_3 \approx 0,571, \quad x_4 \approx 0,641, \quad x_5 \approx 0,675.$$

Die richtigen Werte sind  $x_4 \approx 0,632$  und  $x_5 \approx 0,677$ , wie wir mit der einfachen Formel  $x_n = f(x_{n-1})$  von Bienaymé überprüfen können. Wie wir in Kapitel 17 sehen werden, kann die letztgenannte Formel auch aus Gleichung (9.2) abgeleitet werden.

Watson bemerkte, dass jeder Mann im Durchschnitt

$$\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + qp_q$$

Söhne hat und dass in seinem ersten Beispiel  $\mathcal{R}_0 = 1$  ist. Man könnte also denken, dass, wenn die anfängliche Anzahl der männlichen Familienmitglieder groß genug war, die Familiengröße ungefähr konstant bleiben würde. Dennoch behauptete Watson, dass die Aussterbewahrscheinlichkeit  $x_n$  für  $n \rightarrow +\infty$  gegen 1 konvergiert, wenn auch recht langsam. Mit anderen Worten, die gesamte Familie wird aussterben, wie Candolle vorgeschlagen hatte. Abbildung 9.2a, die nicht im Originalartikel gezeichnet ist, zeigt, dass diese Schlussfolgerung für das erste Beispiel richtig ist.

Als zweites Beispiel betrachtete Watson die binomische Wahrscheinlichkeitsverteilung

$$p_k = \binom{q}{k} \frac{a^{q-k} b^k}{(a+b)^q}, \quad (9.3)$$

für welche die erzeugende Funktion (9.1)  $f(x) = (a+bx)^q / (a+b)^q$  ist. Er berechnete  $f_2(x)$  und  $x_2 = f_2(0)$ . An diesem Punkt erkannte er, dass  $x_2 = f(x_1)$  und dass  $x_n = f(x_{n-1})$  für alle  $n$  gilt. Er dachte aber, dass diese Formel nur für den speziellen Binomialfall (9.3) gilt. Er wendet sie auf den Fall an, in dem  $q = 5$ ,  $a = 3$  und  $b = 1$  sind, und erhält

$$x_1 \approx 0,237, \quad x_2 \approx 0,347, \quad x_3 \approx 0,410 \dots x_9 \approx 0,527, \quad x_{10} \approx 0,533 \dots$$



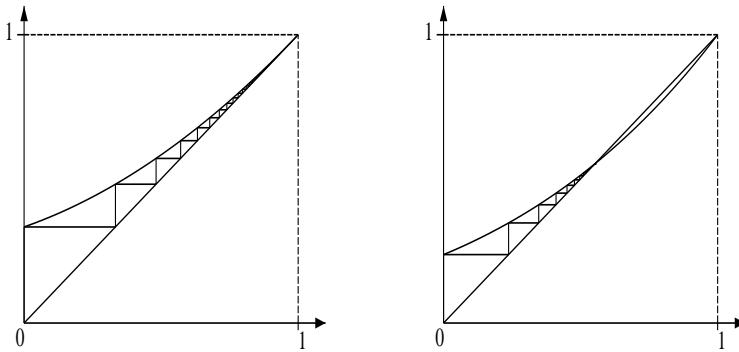


Abbildung 9.2: Graph der Funktionen  $y = f(x)$  und  $y = x$ . Die Aussterbewahrscheinlichkeit  $x_n = f(x_{n-1})$  innerhalb von  $n$  Generationen ist die Höhe der  $n$ -ten „Stufe der Treppe“. (a):  $f(x) = (1 + x + x^2)/3$ . (b):  $f(x) = (3 + x)^5/4^5$ .

Watson erkannte, dass  $x_n$  gegen einen Grenzwert  $x_\infty$  konvergieren muss, der die Gleichung  $x_\infty = f(x_\infty) = (a + bx_\infty)^q / (a + b)^q$  erfüllt. Er bemerkte, dass  $x = 1$  eine Lösung dieser Gleichung ist, erkannte aber nicht, dass es auch andere Lösungen geben kann, wenn  $\mathcal{R}_0 > 1$  ist. So schloss er fälschlicherweise, irreführt durch Candolle, dass es in jedem Fall eine Auslöschung ( $x_\infty = 1$ ) gibt, einschließlich des numerischen Beispiels, das er gerade betrachtet hatte. Abbildung 9.2b zeigt, dass dies nicht der Fall ist!

Watson bemerkte, dass die mittlere Anzahl der Söhne in diesem Zahlenbeispiel größer als 1 war (man kann zeigen, dass  $\mathcal{R}_0 = qb/(a + b) = 5/4$  ist), was bedeutet, dass die Population dazu neigt, exponentiell zu wachsen. Dies half ihm aber nicht, seinen Fehler zu entdecken. Er vermutete sogar, dass das Aussterben des Familiennamens für jede Wahrscheinlichkeitsverteilung ( $p_k$ ) sicher sei, also nicht nur für den Binomialfall. Wir werden auf dieses Problem in den Kapiteln 17 und 18 zurückkommen.

Galton setzte seine statistische Untersuchung von Familien mit einem Buch mit dem Titel *Englische Männer der Wissenschaft, ihre Natur und Herkunft* fort, das sich auf die Genealogie der Mitglieder der *Royal Society* konzentrierte. Er interessierte sich auch für die Anthropometrie, die Vermessung des menschlichen Körpers. Er nutzte eine internationale Ausstellung im Jahr 1884 in London, um Daten über eine große Anzahl von Menschen zu sam-

meln. Seine Ergebnisse wurden 1889 in einem Buch mit dem Titel *Natürliche Vererbung* veröffentlicht, dessen Anhang den in Zusammenarbeit mit Watson verfassten Artikel wiedergab. Dieses Buch führte auch einige neue statistische Vokabeln wie „Perzentil“ und „Quartil“ sowie das Wort „Eugenik“ ein, d. h. die Verbesserung der menschlichen Spezies unter dem Gesichtspunkt der Vererbung von Eigenschaften. Ab 1888 entwickelte Galton die Technik der Erkennung von Fingerabdrücken, die einige Jahre später von der britischen Polizei eingesetzt werden sollte. Er untersuchte weiterhin die jeweilige Rolle der Vererbung und der Umwelt auf körperliche und intellektuelle Merkmale von Zwillingen, auf die Größe von über mehrere Generationen gewachsenen Erbsen oder auf die Farbe von im Labor gezüchteten Mäusen. Dies führte ihn zu dem Begriff des „Korrelationskoeffizienten“ zwischen zwei Variablen. Im Jahr 1904 wurde das Galton-Laboratorium innerhalb des *University College* in London gegründet. Galton wurde 1909 zum Ritter geschlagen und starb 1911.

Watson veröffentlichte mehrere Bücher, insbesondere eine Abhandlung über die kinetische Gastheorie im Jahr 1876 und eine Abhandlung über die mathematische Theorie der Elektrizität und des Magnetismus in zwei Bänden (1885 und 1889). Er wurde 1881 in die *Royal Society* gewählt und starb 1903 in Brighton.

1924 fasste Karl Pearson im zweiten Band seiner Galton-Biografie den Artikel über das Aussterben der Familiennamen zusammen, ohne den Fehler zu bemerken. Dieser Fehler sollte schließlich 1930 bemerkt werden (siehe Kapitel 18).

## Weitere Lektüre

1. De Candolle, A.: *Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles*. Georg, Genève (1873). [archive.org](#)
2. Galton, F.: *Natural Inheritance*. Macmillan, London (1889). [galton.org](#)
3. Galton, F.: *Memories of my Life*. Methuen & Co., London (1908). [galton.org](#)
4. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
5. Pearson, K.: *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 1/2. Cambridge University Press (1914/1924). [galton.org](#)
6. S.H.B.: Henry William Watson, 1827-1903. *Proc. R. Soc. Lond.* 75, 266–269 (1905). [gallica.bnf.fr](#)
7. Watson, H.W., Galton, F.: On the probability of the extinction of families. *J. Anthropol. Inst.* 4, 138–144 (1875). [galton.org](#)

## Kapitel 10

# Lotka und die Theorie der stabilen Bevölkerung (1907–1911)

Im Jahr 1907 begann der amerikanische Chemiker Alfred Lotka, den Zusammenhang zwischen der Geburtenrate, den altersspezifischen Sterberaten und der Wachstumsrate zu untersuchen. Im Jahr 1911 veröffentlichte er zusammen mit Sharpe einen weiteren Artikel, der auch altersspezifische Geburtenraten einbezog. Die Gleichung, die die Wachstumsrate angibt, wird oft als „Lotka-Gleichung“ bezeichnet.

Alfred James Lotka wurde 1880 als Sohn amerikanischer Eltern in Lemberg geboren, eine Stadt die damals zur österreichisch-ungarischen Monarchie gehörte (heute L'viv in der Ukraine). Er studierte zunächst in Frankreich und Deutschland und erwarb 1901 einen Bachelor-Abschluss in Physik und Chemie an der Universität von Birmingham. Danach verbrachte er ein Jahr in Leipzig, wo die Rolle der Thermodynamik in der Chemie und Biologie von Wilhelm Ostwald, der 1909 den Nobelpreis für Chemie erhalten sollte, hervorgehoben wurde. Lotka ließ sich 1902 in New York nieder und begann, für die *General Chemical Company* zu arbeiten.

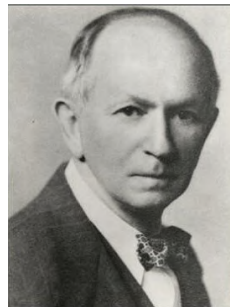


Abbildung 10.1:  
Lotka (1880–1949)

In den Jahren 1907 und 1911 nahm Lotka das Studium der Dynamik altersstrukturierter Populationen auf<sup>1</sup>, ohne von Eulers Arbeiten zum selben Thema zu wissen (siehe Kapitel 3). Im Gegensatz zu Euler nahm er an,

<sup>1</sup>Der zweite Artikel wurde in Zusammenarbeit mit Sharpe, einem Mathematiker der Cornell-Universität, geschrieben.

dass Zeit und Alter kontinuierliche Variablen sind. Sei  $B(t)$  die männliche Geburtenrate (die Anzahl der männlichen Geburten pro Zeiteinheit) zum Zeitpunkt  $t$ ,  $p(x)$  die Wahrscheinlichkeit, im Alter  $x$  noch am Leben zu sein, und  $h(x)$  die altersspezifische Geburtenrate im Alter  $x$ : Die Wahrscheinlichkeit für einen Mann, zwischen dem Alter  $x$  und  $x + dx$  mit  $dx$  unendlich klein einen neugeborenen Sohn zu bekommen, ist gleich  $h(x) dx$ . Dann ist  $\int_0^{+\infty} p(x) dx$  die Lebenserwartung bei der Geburt. Außerdem ist  $B(t-x)p(x) dx$  die Anzahl der zwischen dem Zeitpunkt  $t-x$  und  $t-x+dx$  geborenen Söhne, die zum Zeitpunkt  $t$  noch am Leben sind. Diese Söhne haben  $B(t-x)p(x)h(x) dx$  Söhne pro Zeiteinheit zum Zeitpunkt  $t$ . Die gesamte männliche Geburtenrate zum Zeitpunkt  $t$  ist also  $B(t) = \int_0^{+\infty} B(t-x)p(x)h(x) dx$ . Auf der Suche nach einer exponentiellen Lösung der Form  $B(t) = be^{rt}$ , erhielt Lotka durch Division beider Seiten durch  $B(t)$  die Gleichung

$$1 = \int_0^{+\infty} e^{-rx} p(x) h(x) dx, \quad (10.1)$$

die heute von Demografen als „Lotka-Gleichung“ bezeichnet wird.<sup>2</sup> Euler hatte die analoge implizite Gleichung (3.1) für die Wachstumsrate erhalten, wenn Zeit und Alter diskrete Variablen sind. Lotka bemerkte, dass die rechte Seite von (10.1) eine abnehmende Funktion von  $r$  ist, die für  $r \rightarrow -\infty$  gegen  $+\infty$  konvergiert, und die für  $r \rightarrow +\infty$  gegen 0 konvergiert. Es gibt also genau einen Wert von  $r$ , nennen wir ihn  $r^*$ , so dass Gleichung (10.1) gilt. Außerdem ist  $r^* > 0$ , genau dann wenn

$$\mathcal{R}_0 = \int_0^{+\infty} p(x) h(x) dx > 1 \quad (10.2)$$

ist. Der Parameter  $\mathcal{R}_0$  (die Notation wurde 1925 von Dublin und Lotka eingeführt) ist die erwartete Anzahl von Söhnen, die ein Mann im Laufe seines Lebens hat. Lotka schlug vor<sup>3</sup>, dass unabhängig von der anfänglichen Altersstruktur der Bevölkerung die Anzahl der männlichen Geburten pro Zeiteinheit tatsächlich so ist, dass  $B(t) \sim be^{r^*t}$  für  $t \rightarrow +\infty$  gilt, wobei  $b$  eine Konstante ist. Die Gesamtpopulation ist dann durch  $P(t) = \int_0^{+\infty} B(t-x)p(x) dx$  gegeben. Daraus folgt, dass  $P(t)$  ebenfalls wie  $e^{r^*t}$  zunimmt oder abnimmt: Die Wachstumsrate ist gleich  $r^*$ . Außerdem konvergiert die Altersstruktur der Bevölkerung, gegeben durch  $B(t-x)p(x)/P(t)$ , gegen  $\frac{e^{-r^*x}p(x)}{\int_0^{+\infty} e^{-r^*y}p(y)dy}$ . Dies ist

<sup>2</sup>Fisher kam 1927 unabhängig auf die gleiche Gleichung und interpretierte später die Wurzel  $r^*$  als Maß für den „Darwinschen Adaptationswert“ in der Evolutionstheorie durch natürliche Selektion.

<sup>3</sup>Dies wurde 1941 von Feller rigoros bewiesen. Ein probabilistischer Ansatz wurde 1968 von Crump, Mode und Jagers entwickelt.

das, was Lotka eine „stabile Bevölkerung“ nannte: Die Alterspyramide behält im Laufe der Zeit die gleiche Form, aber die Gesamtbevölkerung nimmt exponentiell zu oder ab. Die Schlussfolgerung ist also die gleiche wie in Eulers zeitdiskretem Modell. Aber Lotkas Studie berücksichtigt die Altersabhängigkeit der Geburtenrate. Sie ist also allgemeiner als Eulers Modell.

Lotka arbeitete sein Leben lang weiter an diesem Thema. In den Jahren 1908-1909 nahm er sein Studium an der Cornell-Universität wieder auf, um einen Master-Abschluss zu erhalten. Von 1909 bis 1911 arbeitete er für das Nationale Institut für Standards und Technologie und von 1911 bis 1914 als Redakteur der Zeitschrift *Scientific American Supplement*. 1912 promovierte er an der Universität Birmingham mit einer Sammlung der Artikel, die er seit 1907 über Bevölkerungsdynamik und Demografie veröffentlicht hatte. Während des Ersten Weltkriegs arbeitete er erneut für die *General Chemical Company* an der Frage, wie man Stickstoff aus der Atmosphäre fixieren kann. 1920 machte einer seiner Artikel über biologische Schwingungen (siehe Kapitel 13) einen tiefen Eindruck auf Raymond Pearl, einen Professor für Biometrie an der Johns-Hopkins-Universität, der gerade die logistische Gleichung wiederentdeckt hatte (siehe Kapitel 6). In der Hoffnung, eine Stelle am Rockefeller-Institut für medizinische Forschung in New York zu finden, arbeitete Lotka an den von Ross entwickelten mathematischen Modellen für Malaria (siehe Kapitel 12). Schließlich erhielt er ein zweijähriges Stipendium der Johns-Hopkins-Universität, das es ihm ermöglichte, ein Buch mit dem Titel *Elemente der physikalischen Biologie* zu schreiben, das 1925 veröffentlicht wurde. Danach wurde er Leiter der Forschungsabteilung der *Metropolitan Life Insurance Company* in New York. Er konzentrierte sich auf die mathematische Analyse von demografischen Fragen und veröffentlichte mehrere Bücher in Zusammenarbeit mit einem Kollegen, dem Statistiker und Vizepräsidenten der Firma Louis Israel Dublin: *Der Geldwert eines Mannes* (1930), *Lebensdauer* (1936) und *Fünfundzwanzig Jahre Gesundheitsfortschritt* (1937). Er wurde zum Präsidenten der *Population Association of America* für 1938-1939 gewählt. Unter seinen verschiedenen statistischen Studien besagt „Lotkas Gesetz“ (das auf das Jahr 1926 zurückgeht), dass die Anzahl der Autoren, die  $n$  Artikel in einem wissenschaftlichen Gebiet geschrieben haben, mehr oder weniger wie  $1/n^2$  abnimmt.

Lotka veröffentlichte auch ein Buch auf Französisch mit dem Titel *Analytische Theorie der biologischen Assoziationen*. Der erste Teil, der eher philosophisch war, erschien im Jahr 1934. Der zweite, eher technische Teil, der 1939 erschien, fasste alle seine Forschungen zur Demografie seit 1907 zusammen. In seinem Buch präsentierte Lotka auch seinen Beitrag zum Problem des Aussterbens von Familiennamen. Nach der Veröffentlichung von

Steffensens erstem Artikel zu diesem Thema im Jahr 1930 (siehe Kapitel 18) hatte er die Theorie auf die Daten der Volkszählung von 1920 über die weiße Bevölkerung der Vereinigten Staaten angewendet. Er stellte fest, dass die beobachtete Verteilung  $(p_k)_{k \geq 0}$  der Anzahl der Söhne durch ein abnehmendes geometrisches Gesetz für alle  $k \geq 1$  gut angenähert wird:  $p_0 = a$ ,  $p_k = bc^{k-1}$  ( $k \geq 1$ ), mit  $a = 0,4825$ ,  $b = 0,2126$  und  $c = 1 - b/(1 - a)$ . Auf diese Weise ist  $\sum_{k \geq 0} p_k = 1$ . Die zugehörige erzeugende Funktion ist  $f(x) = a + bx/(1 - cx)$ . Die beiden Lösungen der Gleichung  $x = f(x)$  sind  $x = 1$  und  $x = a/c$ . Die Aussterbewahrscheinlichkeit  $x_\infty$  ist die kleinste dieser beiden Lösungen (siehe Kapitel 7). Mit den Zahlenwerten für die Vereinigten Staaten fand er  $x_\infty \approx 0,819$ , während die mittlere Anzahl der Söhne  $\mathcal{R}_0 = f'(1) = (1 - a)^2/b \approx 1,260$  betrug. Trotz einer mittleren Kinderzahl (einschließlich Söhne und Töchter) nahe 2,5 liegt die Aussterbewahrscheinlichkeit des Familiennamens über 80 %.

Lotka wurde 1942 zum Präsidenten der Amerikanischen Statistischen Vereinigung gewählt. Er ging 1947 in den Ruhestand und starb 1949 in New Jersey. Eine Neuauflage seines 1925 erschienenen Buches erschien 1956 unter dem leicht veränderten Titel *Elemente der mathematischen Biologie*.

### Weitere Lektüre

1. Crump, K.S., Mode, C.J.: A general age-dependent branching process. *J. Math. Anal. Appl.* 24, 494–508 (1968)
2. Dublin, L.I., Lotka, A.J.: On the true rate of natural increase. *J. Amer. Stat. Assoc.* 20, 305–339 (1925)
3. Feller, W.: On the integral equation of renewal theory. *Ann. Math. Stat.* 12, 243–267 (1941). [projecteuclid.org](http://projecteuclid.org)
4. Fisher, R.A.: The actuarial treatment of official birth records. *Eugen. Rev.* 19, 103–108 (1927). [digital.library.adelaide.edu.au](http://digital.library.adelaide.edu.au)
5. Gridgeman, N.T.: Lotka, Alfred James. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 8, S. 512. Scribner, New York (1981)
6. Lotka, A.J.: Relation between birth rates and death rates. *Science* 26, 21–22 (1907) → Smith & Keyfitz (1977).
7. Lotka, A.J.: *Théorie analytique des associations biologiques*, 2<sup>e</sup> partie. Hermann, Paris (1939) [gallica.bnf.fr](http://gallica.bnf.fr)
8. Sharpe, F.R., Lotka, A.J.: A problem in age-distribution. *Philos. Mag. Ser. 6*, 21, 435–438 (1911) → Smith & Keyfitz (1977).
9. Smith, D.P., Keyfitz, N.: *Mathematical Demography*. Springer (1977)
10. Tanner, A.: *Von Molekülen, Parasiten und Menschen – A. J. Lotka und die Mathematisierung des Lebens*. ETH Zürich (2014) doi:10.3929/ethz-a-010209129

## Kapitel 11

### Das Hardy-Weinberg-Gesetz (1908)

1908 entdeckten der britische Mathematiker Hardy und der deutsche Mediziner Weinberg unabhängig voneinander, dass in einer unendlich großen Population, die sich nach den Mendelschen Gesetzen zufällig paart, die Frequenzen der aus zwei Allelen resultierenden Genotypen über Generationen hinweg konstant bleiben. Ihr mathematisches Modell war einer der Ausgangspunkte für die Populationsgenetik.

Godfrey Harold Hardy wurde 1877 in Surrey in England geboren. Seine Eltern waren Lehrer. Er studierte ab 1896 Mathematik am *Trinity College* der Universität Cambridge, wurde 1900 Mitglied seines *Colleges* und 1906 Dozent für Mathematik. Nach einem ersten Buch über *Die Integration von Funktionen einer einzelnen Variablen* (1905), veröffentlichte er 1908 *Ein Kurs der reinen Mathematik*, das mehrfach neu aufgelegt und in viele Fremdsprachen übersetzt wurde.



Abbildung 11.1:  
Hardy (1877–1947)

Zu dieser Zeit hatte die Wiederentdeckung von Mendels Arbeit einige Zweifel aufgeworfen. Einige Biologen fragten sich, warum die dominanten Merkmale nicht von Generation zu Generation häufiger wurden. Reginald Punnett, der 1905 ein Buch mit dem Titel *Mendelismus* geschrieben hatte, stellte die Frage an Hardy, mit dem er in Cambridge Cricket spielte. Hardy schrieb seine Lösung in einem Artikel über *Mendelsche Proportionen in einer gemischten Population*, der 1908 veröffentlicht wurde. Um die Analyse zu

vereinfachen, stellte er sich die Situation einer großen Population vor, in der die Wahl des Sexualpartners zufällig wäre. Außerdem beschränkte er seine Aufmerksamkeit auf nur zwei Faktoren (oder „Allele“)  $A$  und  $a$ , wobei  $A$  dominant und  $a$  rezessiv ist. Sei  $p_n$  die Frequenz für die Generation  $n$  des „Genotyps“  $AA$ ,  $2q_n$  die von  $Aa$  und  $r_n$  die von  $aa$ . Natürlich ist  $p_n + 2q_n + r_n = 1$ . Hardy nahm auch an, dass keiner dieser Genotypen zu einem Überschuss an Sterblichkeit oder zu einer Abnahme der Fruchtbarkeit im Vergleich zu den beiden anderen Genotypen führte. Die Frequenzen in der Generation  $n + 1$  lassen sich leicht berechnen, wenn man bedenkt, dass ein zufällig ausgewähltes Individuum in der Generation  $n$  das Allel  $A$  mit einer Wahrscheinlichkeit  $p_n + q_n$  vererbt: Entweder ist der Genotyp  $AA$  und das Allel  $A$  wird mit Sicherheit vererbt oder der Genotyp ist  $Aa$  und das Allel  $A$  wird mit 50 % Wahrscheinlichkeit vererbt. Analog dazu wird das Allel  $a$  mit einer Wahrscheinlichkeit  $q_n + r_n$  vererbt. Man kann also die Tabelle 11.1 auf die gleiche Weise konstruieren wie die Tabelle 8.1.

Tabelle 11.1: Berechnung der Frequenzen der Genotypen in Generation  $n + 1$  aus den Frequenzen der Allele der Eltern (Zeilen gelten für die Mutter, Spalten für den Vater).

Allel	$A$	$a$
Frequenz	$p_n + q_n$	$q_n + r_n$
$A$	$AA$	$Aa$
$p_n + q_n$	$(p_n + q_n)^2$	$(p_n + q_n)(q_n + r_n)$
$a$	$Aa$	$aa$
$q_n + r_n$	$(p_n + q_n)(q_n + r_n)$	$(q_n + r_n)^2$

Die Frequenzen der Genotypen  $AA$ ,  $Aa$  und  $aa$  in der Generation  $n + 1$  sind jeweils  $p_{n+1}$ ,  $2q_{n+1}$  und  $r_{n+1}$ . Hardy fand also

$$p_{n+1} = (p_n + q_n)^2 \quad (11.1)$$

$$2q_{n+1} = 2(p_n + q_n)(q_n + r_n) \quad (11.2)$$

$$r_{n+1} = (q_n + r_n)^2. \quad (11.3)$$

Er untersuchte dann, unter welchen Bedingungen die Frequenzen der Genotypen über die Generationen hinweg konstant bleiben können, wenn sie gleich  $p$ ,  $2q$  und  $r$  sind. Da per Definition  $p + 2q + r = 1$  ist, sehen wir, dass die Gleichungen (11.1)-(11.3) alle die gleiche Bedingung  $q^2 = pr$  ergeben.

Zum Beispiel ergibt die erste Gleichung  $p = (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$ , was äquivalent ist zu  $p(1 - p - 2q) = q^2$  und schließlich zu  $pr = q^2$ .



Ausgehend von beliebigen Anfangsbedingungen  $(p_0, 2q_0, r_0)$  mit  $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$ , stellte Hardy fest, dass

$$q_1^2 = (p_0 + q_0)^2(q_0 + r_0)^2 = p_1 r_1$$

gilt. Der Zustand  $(p_1, 2q_1, r_1)$  ist also bereits ein Gleichgewicht. Also bleibt  $(p_n, 2q_n, r_n)$  gleich  $(p_1, 2q_1, r_1)$  für alle  $n \geq 1$ . Setzen wir  $x = p_0 + q_0$  für die Frequenz des Allels  $A$  in Generation 0, so ist  $1 - x = q_0 + r_0$  die Frequenz des Allels  $a$ . Wenn wir das System (11.1)–(11.3) noch einmal verwenden, erhalten wir

$$p_n = x^2, \quad 2q_n = 2x(1-x), \quad r_n = (1-x)^2$$

für alle  $n \geq 1$  (Abb. 11.2).

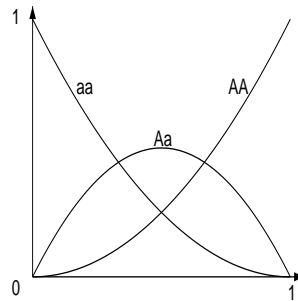


Abbildung 11.2: Graphen der Funktionen  $x^2$ ,  $2x(1-x)$  und  $(1-x)^2$  entsprechend den Gleichgewichtsfrequenzen der Genotypen  $AA$ ,  $Aa$  und  $aa$ .

Zusammenfassend führen die obigen Hypothesen zu dem Gesetz, nach dem die Frequenzen der Genotypen  $AA$ ,  $Aa$  und  $aa$  über Generationen hinweg unverändert bleiben. Die Mendelsche Theorie führt nicht zu einer progressiven Zunahme der Frequenz des dominanten Merkmals, wie man zunächst dachte.

Einige Jahre später sollte Fisher auf einer wichtigen Konsequenz dieses Gesetzes bestehen: In erster Näherung (d. h. unter der Annahme, dass die Hypothesen des Modells realistisch sind) behält eine Population eine konstante genetische Varianz. Diese Beobachtung löst eines der Probleme, die Darwins Evolutionstheorie durch natürliche Selektion aufwirft. In der Tat dachte Darwin, wie seine Zeitgenossen, dass bei jeder Generation die physiologischen Merkmale der Kinder eine Art Durchschnitt der Merkmale der beiden Eltern sind, wobei jedes Elternteil eine Hälfte beiträgt. Diese Idee wurde später von Francis Galton und seinem Nachfolger im biometrischen Labor, Karl

Pearson, mit Hilfe der Statistik gründlich untersucht. Wenn sie wahr wäre, müsste die Varianz dieser Merkmale in einer Population bei jeder Generation durch zwei geteilt werden und es würde bald eine solche Homogenität herrschen, dass die natürliche Selektion, welche die Evolution erklären soll, unmöglich wäre. Es sollte jedoch mehrere Jahre dauern, bis dieser Mittelwertbildungsmechanismus verworfen wurde, da die Biometriker Darwins Standpunkt verteidigten und nur ungern zugaben, dass die Mendelschen Gesetze unumgänglich sind, um die Evolution zu verstehen.

Nach dieser Arbeit im Jahr 1908 kehrte Hardy zur reinen Mathematik zurück. In seiner Autobiografie *Apologie eines Mathematikers* behauptete er sogar mit Stolz, keine Entdeckungen von irgendeinem praktischen Nutzen gemacht zu haben. Im Jahr 1910 wurde er in die *Royal Society* gewählt. Im Jahr 1913 entdeckte er das außergewöhnliche Talent Ramanujan aus Indien und lud ihn ein, in Cambridge zu arbeiten. Nach dem Ersten Weltkrieg wurde er Professor an der Universität Oxford und setzte eine fruchtbare Zusammenarbeit mit seinem Landsmann Littlewood fort. Zwischen 1931 und 1942 war er erneut Professor in Cambridge. Er veröffentlichte viele Bücher: *Orden der Unendlichkeit* (1910), *Die allgemeine Theorie der Dirichletschen Reihen* mit Marcel Riesz (1915), *Ungleichheiten* mit Littlewood und Pólya (1934), *Eine Einführung in die Zahlentheorie* mit E. M. Wright (1938), *Ramanujan* (1940), *Fourier-Reihen* mit Rogosinski (1944) und *Divergente Reihen* (1949). Er starb 1947 in Cambridge.

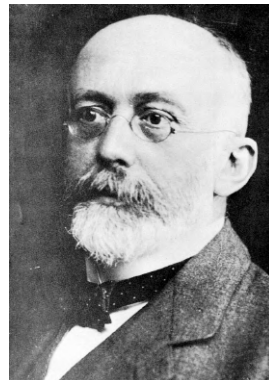


Abbildung 11.3:  
Weinberg (1862–1937)

Einige Jahrzehnte später bemerkte man, dass das Gesetz von Hardy für die Frequenzen von Genen im selben Jahr 1908 von einem deutschen Mediziner, Wilhelm Weinberg, entdeckt worden war. Weinberg wurde 1862 in Stuttgart geboren. Nach dem Studium in Tübingen und München bis zu seiner Pro-

motion in Medizin hatte er mehrere Jahre in Krankenhäusern in Berlin, Wien und Frankfurt gearbeitet. 1889 hatte er sich in Stuttgart als praktischer Arzt und Geburtshelfer niedergelassen. Trotz seiner vielbeschäftigten Arbeit hatte er Zeit gefunden, viele Artikel in deutschen wissenschaftlichen Zeitschriften zu schreiben. 1901 hatte er die Frequenz von gleichgeschlechtlichen Zwillingen statistisch untersucht. Der Artikel von 1908, in dem er das gleiche Gesetz erklärte, das Hardy gefunden hatte, war in einer lokalen wissenschaftlichen Zeitschrift veröffentlicht worden und hatte keine Beachtung gefunden. Aber im Gegensatz zu Hardy hatte er diese Studie in den folgenden Jahren fortgesetzt. Er hatte zum Beispiel die Verallgemeinerung auf den Fall entdeckt, dass es mehr als zwei Allele gibt. Auch auf dem Gebiet der medizinischen Statistik hatte er Beiträge geleistet. Weinberg starb im Jahr 1937. Nach der Wiederentdeckung seines Artikels von 1908 nannten die Genetiker das Gesetz der Stabilität von Genotyp-Frequenzen das „Hardy-Weinberg-Gesetz“.

Heutzutage wird dieses Gesetz oft wie folgt verwendet. Wenn ein seltenes rezessives Allel  $a$  keinen Einfluss auf das Überleben oder die Fruchtbarkeit hat und wenn wir die Frequenz  $x^2$  des Genotyps  $aa$  kennen, weil  $aa$  einen bestimmten Phänotyp hervorbringt, dann können wir  $x$  berechnen und die Frequenz  $2x(1-x) \approx 2x$  des Genotyps  $Aa$  abschätzen. Wenn zum Beispiel die Frequenz von  $aa$   $1/20.000$  ist, dann erhalten wir  $x \approx 1/140$ . Somit ist  $2x \approx 1/70$  die Frequenz des Genotyps  $Aa$ . Das rezessive Allel  $a$ , das bei Betrachtung der Phänotypen sehr selten erscheinen mag, ist in Wirklichkeit gar nicht so selten.

### Weitere Lektüre

1. Hardy, G.H.: Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28, 49–50 (1908). [esp.org](http://esp.org)
2. Hardy, G.H.: *A Mathematician's Apology*. Cambridge University Press (1940). [archive.org](http://archive.org)
3. Punnett, R.C.: *Mendelism*, 2nd edn. Cambridge University Press (1907). [archive.org](http://archive.org)
4. Stern, C.: The Hardy–Weinberg law. *Science* 97, 137–138 (1943)
5. Stern, C.: Wilhelm Weinberg 1862–1937. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
6. Titchmarsh, E.C.: Godfrey Harold Hardy, 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
7. Weinberg, W.: Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahresh. Wuertt. Ver. vaterl. Natkd.* 64, 369–382 (1908). [biodiversitylibrary.org](http://biodiversitylibrary.org)

## Kapitel 12

### Ross und Malaria (1911)

1911 untersuchte der britische Mediziner Ronald Ross, der bereits 1902 den Nobelpreis für seine Arbeit über Malaria erhalten hatte, ein System von Differentialgleichungen, das die Ausbreitung dieser Krankheit modelliert. Er zeigte, dass Malaria nur dann überleben kann, wenn die Anzahl der Stechmücken über einem bestimmten Schwellenwert liegt. Daher ist es nicht notwendig, alle Stechmücken zu töten, um Malaria auszurotten. Es reicht aus, nur einen bestimmten Bruchteil zu töten. Ähnliche Epidemie-Modelle wurden später von Kermack und McKendrick entwickelt.

Ronald Ross wurde 1857 im Norden Indiens geboren, wo sein Vater Offizier in der britischen Armee war. Er studierte Medizin in London, zog es aber vor, Gedichte und Dramen zu schreiben. Nachdem er ein Jahr lang auf einem Schiff als Chirurg gearbeitet hatte, gelang es ihm 1881, in den Indischen Gesundheitsdienst einzutreten. Seine medizinische Arbeit in Indien ließ ihm viel freie Zeit, in der er literarische Werke schrieb und sich selbst etwas Mathematik beibrachte. Als er 1888 nach England beurlaubt wurde, erwarb er ein Diplom im öffentlichen Gesundheitswesen und studierte Bakteriologie, eine neue Wissenschaft, die einige Jahre zuvor Pasteur und Koch entwickelt hatten. Zurück in Indien begann Ross mit dem Studium der Malaria. Während seines zweiten Urlaubs 1894 traf er in London Patrick Manson, einen Spezialisten für Tropenmedizin, der ihm unter dem Mikroskop zeigte, was der französische Militärarzt Alphonse Laveran 1880 festgestellt hatte: Das Blut von Patienten mit Malaria enthält Parasiten. Manson schlug vor, dass die Parasiten von Stechmücken stammen könnten, da er selbst in China den Parasiten einer anderen Tropenkrankheit (Filariose) in diesen Insekten entdeckt hatte. Er glaubte jedoch, dass der Mensch sich mit dem Parasiten infiziert, wenn er von den Stechmücken verunreinigtes Wasser trinkt. Von 1895 bis 1898 setzte Ross seine Forschungen in Indien fort und testete Mansons Idee. 1897 entdeckte er im Magen einer bestimmten Mückenart, die er zuvor nicht untersucht hatte (*Anopheles*), einige Parasiten, die denen ähnelten, die Laveran beobachtet hatte. Da seine Vorgesetzten ihn nach Kalkutta zu einer Jahreszeit schickten, in der Malariafälle selten waren, beschloss er, die Malaria bei Käfigvögeln zu untersuchen. Er fand den Parasiten in den Speichel-

drüsen von *Anopheles*-Stechmücken und schaffte es, experimentell gesunde Vögel zu infizieren, indem er sie von Stechmücken stechen ließ: Dies bewies, dass Malaria durch Mückenstiche und nicht durch die Aufnahme von kontaminiertem Wasser übertragen wird. 1899 verließ Ross den Indischen Gesundheitsdienst, um an der Schule für Tropenmedizin in Liverpool zu lehren, die ein Jahr zuvor gegründet worden war. Er wurde 1901 in die *Royal Society* gewählt und erhielt 1902 den Nobelpreis für Physiologie oder Medizin für seine Arbeit über Malaria. Er reiste nach Afrika, nach Mauritius und in den Mittelmeerraum, um den Kampf gegen die Stechmücken populär zu machen. Die Methode war in Ägypten entlang des Suezkanals, entlang des im Bau befindlichen Panamakanals, in Kuba und in Malaysia erfolgreich. In einigen anderen Gebieten war sie weniger erfolgreich. Ross veröffentlichte 1908 einen *Bericht über die Prävention von Malaria in Mauritius* und 1910 *Die Prävention von Malaria*.



Abbildung 12.1:  
Ross (1857–1932)

Trotz seines Nachweises der Rolle bestimmter Stechmücken bei der Übertragung von Malaria stieß Ross auf Skepsis, als er behauptete, dass Malaria einfach durch die Verringerung der Anzahl der Stechmücken ausgerottet werden könnte. In der zweiten Auflage seines 1911 erschienenen Buches *Die Prävention von Malaria* versuchte er, mathematische Modelle der Übertragung von Malaria zu erstellen, um seine Behauptung zu untermauern. Eines seiner Modelle bestand aus einem System von zwei Differentialgleichungen. Wir führen die folgenden Notationen ein:

- $N$ : Gesamtbevölkerung in einem bestimmten Gebiet;
- $I(t)$ : Anzahl der Menschen, die zum Zeitpunkt  $t$  mit Malaria infiziert sind;

- $n$ : Gesamtpopulation der Stechmücken (als konstant angenommen);
- $i(t)$ : Anzahl der mit Malaria infizierten Stechmücken;
- $b$ : Stechrage der Stechmücken;
- $p$  (bzw.  $p'$ ): Übertragungswahrscheinlichkeit der Malaria vom Menschen auf die Stechmücke (bzw. von der Stechmücke auf den Menschen) während eines Stiches;
- $a$ : Rate, mit der sich Menschen von Malaria erholen;
- $m$ : Mückensterblichkeit.

Während eines kleinen Zeitintervalls  $dt$  sticht jede infizierte Stechmücke  $bdt$  Menschen, von denen ein Anteil gleich  $\frac{N-I}{N}$  noch nicht infiziert ist. Unter Berücksichtigung der Übertragungswahrscheinlichkeit  $p'$  gibt es  $bp'i\frac{N-I}{N}dt$  neue infizierte Menschen. Im gleichen Zeitintervall ist die Anzahl der Menschen, die sich erholen,  $aIdt$ . Daraus folgt

$$\frac{dI}{dt} = bp'i\frac{N-I}{N} - aI.$$

Analog dazu sticht jede nicht infizierte Stechmücke  $bdt$  Menschen, von denen ein Bruchteil gleich  $I/N$  bereits infiziert ist. Unter Berücksichtigung der Übertragungswahrscheinlichkeit  $p$  gibt es  $bp(n-i)\frac{I}{N}dt$  neue infizierte Stechmücken. Unter der Annahme, dass die Infektion keinen Einfluss auf die Mortalität hat, ist  $midt$  die Anzahl der Stechmücken, die sterben. Somit gilt

$$\frac{di}{dt} = bp(n-i)\frac{I}{N} - mi.$$

Da Malaria in den meisten infizierten Ländern permanent existiert, betrachtete Ross nur die stationären Zustände seines Systems aus zwei Gleichungen: Die Anzahl der infizierten Menschen  $I(t)$  und die Anzahl der infizierten Stechmücken  $i(t)$  bleiben über die Zeit konstant ( $dI/dt = 0$  und  $di/dt = 0$ ). Erstens gibt es immer den stationären Zustand mit  $I = 0$  und  $i = 0$ , was der Abwesenheit von Malaria entspricht. Zweitens suchte Ross einen stationären Zustand mit  $I > 0$  und  $i > 0$ . Er fand

$$I = N \frac{1 - amN/(b^2 p p' n)}{1 + aN/(b p' n)}, \quad i = n \frac{1 - amN/(b^2 p p' n)}{1 + m/(b p)}. \quad (12.1)$$

Dividieren wir tatsächlich die stationären Gleichungen durch das Produkt  $I \times i$ , so wird das Problem zu einem linearen System von zwei

Gleichungen mit zwei Unbekannten  $1/I$  und  $1/i$ ,

$$\frac{bp'}{I} - \frac{a}{i} = \frac{bp'}{N}, \quad -\frac{m}{I} + \frac{bpn}{Ni} = \frac{bp}{N}.$$

Seine Lösung ist leicht zu erhalten.

Wir können feststellen, dass  $I > 0$  und  $i > 0$  sind, genau dann wenn die Anzahl der Stechmücken über einer kritischen Schwelle liegt:

$$n > n^* = \frac{amN}{b^2 pp'}.$$

In diesem Fall entspricht der Gleichgewichtszustand der Situation, in der die Krankheit endemisch ist, d. h. permanent vorhanden. Wenn die Anzahl  $n$  der Stechmücken unter den kritischen Schwellenwert  $n^*$  reduziert wird, ist ( $I = 0, i = 0$ ) der einzige verbleibende Gleichgewichtszustand, so dass die Malaria verschwinden sollte. Insbesondere ist es nicht notwendig, alle Stechmücken zu töten, um die Malaria auszurotten. Dies ist genau der Punkt, den Ross mit seinem Modell hervorheben wollte.

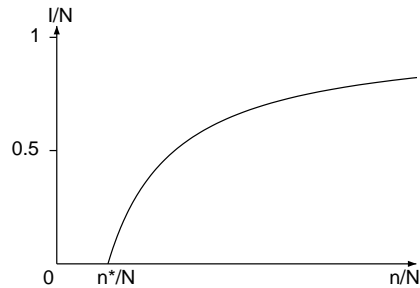
Um seine Theorie zu illustrieren, suchte Ross nach vernünftigen Zahlenwerten für die Parameter seines Modells. Angenommen:

- Die Sterblichkeit der Stechmücken ist so, dass nach zehn Tagen nur noch ein Drittel von ihnen am Leben ist:  $e^{-10m} = \frac{1}{3}$  und  $m = (\log 3)/10$  pro Tag.
- Die Hälfte der Menschen ist nach drei Monaten immer noch infiziert:  $e^{-90a} = 1/2$  und  $a = (\log 2)/90$  pro Tag.
- Eine von acht Stechmücken sticht pro Tag:  $e^{-b} = 1 - 1/8$  und  $b = \log(8/7)$  pro Tag.
- Infizierte Stechmücken sind in den ersten zehn Tagen nach ihrer Infektion in der Regel nicht infektiös, da die Parasiten mehrere Transformationsstadien durchlaufen müssen. Da ein Drittel der Stechmücken zehn Tage überleben kann, nahm Ross an, dass auch etwa ein Drittel aller infizierten Stechmücken infektiös ist:  $p' = 1/3$ .
- $p = 1/4$ .

Ross konnte dann mit der Formel (12.1) den infizierten Anteil  $I/N$  in der menschlichen Bevölkerung als Funktion des Verhältnisses  $n/N$  zwischen der Mückenpopulation und der menschlichen Population berechnen. Er zeigte seine Ergebnisse in einer Tabelle, die der Abbildung 12.2 entspricht.

Die Form der Kurve zeigt, dass der Anteil der infizierten Menschen bereits höher als 50 % ist, wenn das Verhältnis  $n/N$  nur geringfügig über dem

Abbildung 12.2: Anteil  $I/N$  der infizierten Menschen als Funktion des Verhältnisses  $n/N$  zwischen der Mückenpopulation und der menschlichen Population.



kritischen Wert  $n^*/N$  liegt. Dieser Anteil ändert sich aber nicht wesentlich, wenn das Verhältnis  $n/N$  weiter ansteigt. Dies erklärt, warum der Zusammenhang zwischen der Anzahl der Stechmücken und dem Auftreten von Malaria bisher nicht bemerkt worden war. Ross bemerkte jedoch, dass der numerische Wert des Schwellenwerts  $n^*/N$  sehr empfindlich auf kleine Änderungen der Stechrates  $b$  reagierte, dass dies aber die Gesamtform der Kurve in Abbildung 12.2 nicht veränderte. Seine qualitative Erklärung ist wichtiger als die quantitativen Ergebnisse, die unter der Unsicherheit bezüglich der numerischen Werte der Parameter leiden.

Um den von Ross entdeckten kritischen Schwellenwert  $n^*$  zu interpretieren<sup>1</sup>, betrachten wir einen infizierten Menschen, der in eine menschliche und eine Mückenpopulation eingeführt wird, die beide frei von Malaria sind. Dieser Mensch bleibt im Durchschnitt während einer Zeitspanne von  $1/a$  infiziert. Er erhält  $bn/N$  Stiche pro Zeiteinheit, also im Durchschnitt  $bn/(aN)$  Stiche insgesamt, während er infiziert ist. Er infiziert also im Durchschnitt  $bpn/(aN)$  Stechmücken. Jede dieser infizierten Stechmücken lebt im Durchschnitt während einer Zeitspanne  $1/m$ , sticht  $b/m$  Menschen und infiziert  $bp'/m$  Menschen. Insgesamt ist nach der Übertragung vom ersten infizierten Menschen auf die Stechmücken und von diesen auf andere Menschen die mittlere Anzahl der neu infizierten Menschen das Produkt der beiden vorherigen Ergebnisse, d. h.

$$\mathcal{R}_0 = \frac{b^2 p p' n}{amN}. \quad (12.2)$$

Dieser  $\mathcal{R}_0$  ist die Anzahl der sekundären menschlichen Fälle aufgrund eines primären menschlichen Falles. Der zeitlich kontinuierlich ablaufende Infektionsprozess kann also auch über aufeinanderfolgende Generationen betrachtet

<sup>1</sup>Diese Interpretation wurde erst lange nach der Arbeit von Ross hervorgehoben.



werden. Malaria kann die Population nur dann „infizieren“, wenn  $\mathcal{R}_0 > 1$  ist. Diese Bedingung ist genau äquivalent zu  $n > n^*$ .

Abschließend plädierte Ross ganz allgemein für die mathematische Modellierung in der Epidemiologie:

„In der Tat muss die gesamte Epidemiologie, die sich mit der Veränderung von Krankheiten von Zeit zu Zeit oder von Ort zu Ort befasst, mathematisch betrachtet werden, egal wie viele Variablen beteiligt sind, wenn sie überhaupt wissenschaftlich betrachtet werden soll. Zu sagen, dass eine Krankheit von bestimmten Faktoren abhängt, sagt nicht viel aus, solange wir nicht auch abschätzen können, wie stark jeder Faktor das Gesamtergebnis beeinflusst. Und die mathematische Methode der Behandlung ist wirklich nichts anderes als die Anwendung von sorgfältigen Überlegungen auf die anstehenden Probleme.“

Ross wurde 1911 zum Ritter geschlagen. Er zog nach London und wurde während des Ersten Weltkriegs Berater für die britische Armee. Im Jahr 1923 veröffentlichte er seine Autobiografie *Memoiren mit einem vollständigen Bericht über das große Malariaproblem und seine Lösung*. Im Jahr 1926 wurde das Ross-Institut für Tropenkrankheiten (heute Teil der Londoner Hygiene- und Tropenmedizinhochschule) eingeweiht, dessen Direktor er wurde. Ross starb 1932 in London.

### Weitere Lektüre

1. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross, 1857-1932. *Obit. Not. Fellows Roy. Soc.* 1, 108–115 (1933)
2. Ross, R.: *The Prevention of Malaria*, 2nd edn. John Murray, London (1911) [archive.org](#)
3. Ross, R.: *Memoirs with a Full Account of the Great Malaria Problem and its Solution*. John Murray, London (1923) [archive.org](#)
4. Rowland, J.: *The Mosquito Man, The Story of Sir Ronald Ross*. Roy Publishers, New York (1958)

## Kapitel 13

# Lotka, Volterra und das Räuber-Beute-System (1920–1926)

1920 untersuchte Alfred Lotka ein Räuber-Beute-Modell und zeigte, dass die Populationen permanent oszillieren können. Er entwickelte diese Studie in seinem 1925 erschienenen Buch *Elemente der physikalischen Biologie* weiter. 1926 interessierte sich der italienische Mathematiker Vito Volterra zufällig für dasselbe Modell, um eine Frage des Biologen Umberto d’Ancona zu beantworten: Warum wurden während des Ersten Weltkriegs, als der Fischereiaufwand gering war, mehr Raubfische von den Fischern in der Adria gefangen?

1920 veröffentlichte Lotka einen Artikel mit dem Titel *Analytische Notiz über gewisse rhythmische Beziehungen in organischen Systemen*. Schon seit einigen Jahren hatte er sich für chemische Reaktionen interessiert, die in Laborexperimenten seltsame flüchtige Oszillationen aufwiesen. Der Zweck seines Artikels war es, anzudeuten, dass ein System aus zwei biologischen Arten sogar dauerhaft oszillieren könnte. Das von ihm betrachtete Beispiel war das einer Population von Pflanzenfressern, die sich von Pflanzen ernähren. In Analogie zu den in der chemischen Kinetik verwendeten Gleichungen sei  $x(t)$  die Gesamtmasse der Pflanzen und  $y(t)$  die Gesamtmasse der Pflanzenfresser zum Zeitpunkt  $t$ . Lotka verwendete als Modell das folgende System von Differentialgleichungen

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad (13.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy, \quad (13.2)$$

wobei die Parameter  $a$ ,  $b$ ,  $c$  und  $d$  alle positiv sind. Der Parameter  $a$  ist die Wachstumsrate der Pflanzen, wenn es keine Pflanzenfresser gibt, während  $c$  die Abnahmerate der Population der Pflanzenfresser ist, wenn es keine Pflanzen gibt. Die Terme  $-bxy$  und  $dxy$  drücken aus, dass der Massentransfer von den Pflanzen zu den Tieren umso höher ist, je mehr Tiere und Pflanzen vorhanden sind (der Transfer beinhaltet einen gewissen Massenverlust, also ist  $d \leq b$ ). Lotka setzte  $\frac{dx}{dt} = 0$  und  $\frac{dy}{dt} = 0$ . Somit stellte er fest, dass es zwei stationäre Zustände gibt:

- $(x = 0, y = 0)$ : Die Population der Pflanzenfresser ist ausgestorben und es gibt keine Pflanzen mehr.
- $(x = c/d, y = a/b)$ : Pflanzenfresser und Pflanzen koexistieren.

Er schrieb auch ohne Beweis, dass die Funktionen  $x(t)$  und  $y(t)$  periodisch oszillieren, wenn zum Zeitpunkt  $t = 0$  die Anfangsbedingung  $(x(0), y(0))$  nicht einer dieser beiden stationären Zustände ist: Es gibt eine Zahl  $T > 0$ , so dass  $x(t + T) = x(t)$  und  $y(t + T) = y(t)$  für alle  $t > 0$  gelten (Abb. 13.1).<sup>1</sup> Wenn zum Beispiel die Pflanzen sehr reichlich vorhanden sind, dann wird die Population der Pflanzenfresser zunehmen, was eine Abnahme der Gesamtmasse der Pflanzen verursacht. Wenn diese Masse nicht mehr ausreicht, um die Pflanzenfresser zu ernähren, verhungern einige Tiere und die Gesamtmasse der Pflanzen beginnt wieder zu wachsen, bis sie einen Wert erreicht, der dem Anfangswert entspricht. Das Phänomen wiederholt sich.

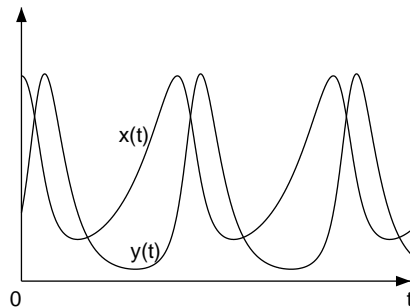


Abbildung 13.1: Oszillationen der Gesamtmasse der Pflanzen  $x(t)$  und der Gesamtmasse der Pflanzenfresser  $y(t)$  als Funktion der Zeit.

Lotka studierte das Modell ein wenig weiter in einem zweiten im Jahr 1920 veröffentlichten Artikel mit dem Titel *Ungedämpfte Schwingungen aus dem Massenwirkungsgesetz*. Er erklärte, warum das System periodisch schwingen konnte. Dies folgt aus der Tatsache, dass der Punkt  $(x(t), y(t))$  auf einer geschlossenen Bahn in der Ebene mit  $x$  auf der horizontalen Achse und  $y$  auf der vertikalen Achse bleiben muss, genauer gesagt, in dem Quadranten, in dem  $x \geq 0$  und  $y \geq 0$  sind (Abb. 13.2).

<sup>1</sup>Die Periode  $T$  hängt von den Anfangsbedingungen ab, aber Lotka erkannte diese Tatsache erst 1925.

Dividieren wir nämlich Gleichung (13.1) durch Gleichung (13.2), so erhalten wir nach Umordnung

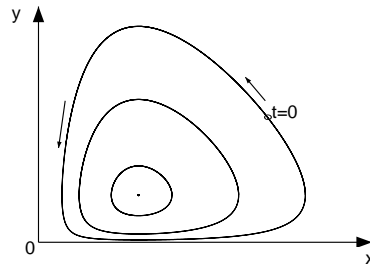
$$\left(-\frac{c}{x} + d\right) \frac{dx}{dt} = \left(\frac{a}{y} - b\right) \frac{dy}{dt}.$$

Integration gibt

$$dx(t) - c \log x(t) = a \log y(t) - by(t) + K,$$

wobei  $K$  eine Konstante ist, die nur von der Anfangsbedingung abhängt. Der Punkt  $(x(t), y(t))$  liegt also auf der Kurve  $dx - c \log x = a \log y - by + K$ , die eine geschlossene Kurve ist (Abb. 13.2).

Abbildung 13.2: Diagramm mit der Gesamtmasse der Pflanzen  $x(t)$  auf der horizontalen Achse und der Gesamtmasse der Pflanzenfresser  $y(t)$  auf der vertikalen Achse. Die drei geschlossenen Kurven um den stationären Zustand entsprechen unterschiedlichen Anfangsbedingungen.



Die Trajektorie von  $(x(t), y(t))$  dreht um den stationären Zustand  $(c/d, a/b)$  gegen den Uhrzeigersinn, wie wir leicht mit dem Vorzeichen von  $\frac{dx}{dt}$  und von  $\frac{dy}{dt}$  erkennen können. In der Nähe des stationären Zustands weist das System kleine Schwingungen mit einer Periode gleich  $2\pi/\sqrt{ac}$  auf.

Setzen wir nämlich  $x = \frac{c}{d} + x^*$  und  $y = \frac{a}{b} + y^*$ , wobei  $|x^*| \ll \frac{c}{d}$  und  $|y^*| \ll \frac{a}{b}$  sind. Dann gelten

$$\begin{aligned} \frac{dx^*}{dt} &= -by^* \left(\frac{c}{d} + x^*\right) \approx -\frac{bc}{d} y^*, \\ \frac{dy^*}{dt} &= dx^* \left(\frac{a}{b} + y^*\right) \approx \frac{ad}{b} x^*. \end{aligned}$$

Aus diesen beiden Gleichungen erhalten wir

$$\frac{d^2x^*}{dt^2} \approx -acx^* \quad \text{und} \quad \frac{d^2y^*}{dt^2} \approx -acy^* .$$

Diese Gleichungen sind die selben wie für die harmonischen Schwingungen des mathematischen Pendels in der Kleinwinkelnäherung. Die Periode ist  $2\pi/\sqrt{ac}$ .

Raymond Pearl, der den ersten Artikel von 1920 an die *Proceedings of the National Academy of Sciences* übermittelt hatte, half Lotka, ein zweijähriges Stipendium der Johns-Hopkins-Universität zu erhalten, um ein Buch mit dem Titel *Elemente der physikalischen Biologie* zu schreiben. Das Buch wurde im Jahr 1925 veröffentlicht. Der Abschnitt, der die Arbeit von 1920 zusammenfasste, erwähnte auch, dass Systeme mit zwei Spezies, einer Wirts- und einer Parasiten-Spezies oder einer Beute- und einer Räuber-Spezies, durch das gleiche Modell (13.1)–(13.2) beschrieben werden konnten. Leider fand Lotkas Buch bei seiner Veröffentlichung keine große Beachtung. Allerdings entdeckte der berühmte Mathematiker Volterra unabhängig davon das gleiche Modell bald darauf wieder, als er ein Fischereiproblem studierte.

Vito Volterra wurde 1860 im jüdischen Ghetto von Ancona geboren, kurz vor der Einigung Italiens, als die Stadt noch zum Kirchenstaat gehörte. Er war ein Einzelkind. Sein Vater, ein Tuchhändler, starb, als Vito zwei Jahre alt war, und ließ die Familie ohne Geld zurück. Als guter Schüler in der Schule schaffte es Volterra, trotz Armut weiter zu studieren, zunächst an der Universität von Florenz und später an der *Scuola Normale Superiore* in Pisa. Im Jahr 1882 promovierte er in Physik und wurde im folgenden Jahr Professor für Mechanik an der Universität Pisa. 1892 wechselte er an die Universität von Turin und 1900 auf einen Lehrstuhl für mathematische Physik an der Universität *La Sapienza* in Rom. Im Jahr 1905 wurde er Senator. Viele der Vorlesungen, die er in Rom oder an ausländischen Universitäten hielt, wurden in Buchform veröffentlicht: *Drei Lektionen über einige neuere Fortschritte in der mathematischen Physik* (Clark-Universität, 1909), *Lektionen zu Integral- und Integro-Differentialgleichungen* (Rom, 1910), *Lektionen zu Linienfunktionen* (Paris, 1912), *Die Theorie der permutablen Funktionen* (Princeton, 1912). Während des Ersten Weltkriegs diente er als Offizier in der italienischen Armee und leitete das Büro für Kriegserfindungen. Nach dem Krieg beteiligte er sich aktiv an der Gründung der Italienischen Mathematischen Union (1922) und des Italienischen Nationalen Forschungsrates (1923) und wurde der erste Vorsitzende des letzteren. Außerdem wurde er Präsident der Internationalen Kommission für die wissenschaftliche Erforschung des Mittelmeeres (1923)

und Präsident der *Accademia dei Lincei* (1924). Eine weitere Monografie, die in Zusammenarbeit mit J. Pérès geschrieben wurde, *Lektionen über Komposition und permutable Funktionen*, wurde 1924 veröffentlicht.

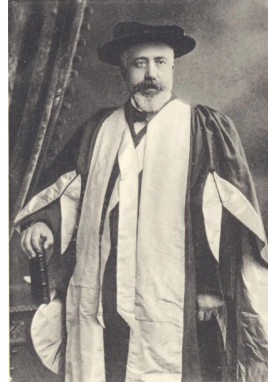


Abbildung 13.3: Volterra (1860–1940) erhielt 1900 den Dokortitel (honoris causa) von der Universität Cambridge.

1925, im Alter von 65 Jahren, interessierte sich Volterra für eine Studie des Zoologen Umberto D'Ancona, der später sein Schwiegersohn werden sollte, über den Anteil der Knorpelfische (wie Haie und Rochen), die in den Jahren 1905–1923 in drei Häfen der Adria in der Fischerei gelandet waren: Triest, Fiume<sup>2</sup> und Venedig. D'Ancona hatte festgestellt, dass der Anteil dieser Fische während des Ersten Weltkriegs, als der Fischereiaufwand reduziert worden war, gestiegen war (Tabelle 13.1).

Tabelle 13.1: Anteil der Knorpelfische in den Fischereien von Triest, Fiume und Venedig vor, während und nach dem Ersten Weltkrieg.

Jahr	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
Triest	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Fiume	-	-	-	-	11,9	21,4	22,1
Venedig	21,8	-	-	-	-	-	-
Jahr	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Triest	15,4	-	19,9	15,8	13,3	10,7	10,2
Fiume	21,2	36,4	27,3	16,0	15,9	14,8	10,7
Venedig	-	-	30,9	25,3	25,9	25,8	26,6

<sup>2</sup>Nun Rijeka in Kroatien.

Da die Knorpelfische Räuber von kleineren Fischen sind, schien es, dass ein Rückgang des Fischereiaufwands die Räuberarten begünstigte. Volterra, der die Arbeit von Lotka nicht kannte, erklärte diese Beobachtung mit dem gleichen Modell

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad \frac{dy}{dt} = -cy + dxy,$$

wobei  $x(t)$  für die Anzahl der Beute und  $y(t)$  für die Anzahl der Räuber steht. Er bemerkte, wie Lotka, dass dieses System periodisch mit einer Periode  $T$  schwingen kann, die von der Anfangsbedingung  $(x_0, y_0)$  abhängt. Er bemerkte auch, dass

$$\frac{d}{dt} \log x = a - by, \quad \frac{d}{dt} \log y = -c + dx.$$

Integrieren wir über eine Periode  $T$  (so dass  $x(0) = x(T)$  und  $y(0) = y(T)$  gelten), so erhalten wir

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b}, \quad \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{c}{d}.$$

Der Durchschnitt über eine Periode sowohl der Anzahl der Beutetiere als auch der Anzahl der Räuber ist also unabhängig von den Anfangsbedingungen. Wenn der Fischereiaufwand sinkt, steigt die Wachstumsrate  $a$  der Beutetiere, während die Aussterberate  $c$  der Räuber sinkt. Daher sinkt der Mittelwert von  $x(t)$  und der Mittelwert von  $y(t)$  steigt: Der Anteil der Räuber nimmt zu. Genau dies wurde für die Fischereistatistik aus der Adria beobachtet.

Volterra veröffentlichte seinen Artikel 1926 zunächst auf Italienisch. Eine englische Zusammenfassung erschien ein paar Monate später in *Nature*. Lotka informierte Volterra und andere Wissenschaftler über die Priorität seiner Studie über Räuber-Beute-Systeme. Aber sein Artikel von 1920 und sein Buch von 1925 sollten nicht immer erwähnt werden. Lotka war damals bereits für ein Versicherungsunternehmen tätig, so dass sich seine Arbeit auf die menschliche Demografie konzentrierte. Volterra arbeitete noch ein Jahrzehnt lang an Varianten des Räuber-Beute-Systems. Er hielt eine Reihe von Vorlesungen in den Jahren 1928-1929 am neu gegründeten *Institut Henri Poincaré* in Paris. Die Aufzeichnungen dieser Vorlesungen wurden 1931 unter dem Titel *Lektionen über die mathematische Theorie des Kampfes um das Leben* veröffentlicht. Im Jahr 1935 veröffentlichte Volterra in Zusammenarbeit mit Umberto D'Ancona ein weiteres Buch über *Biologische Assoziationen unter mathematischen Gesichtspunkten*.

Obwohl das Räuber-Beute-Modell die Fischereidaten korrekt zu erklären scheint, stand die Debatte über den Realismus vereinfachter Modelle in

der Ökologie erst am Anfang und ist immer noch Gegenstand wissenschaftlicher Auseinandersetzungen. Heutzutage ist das Räuber-Beute-Modell auch als Lotka-Volterra-Modell bekannt und eines der am häufigsten zitierten in der Ökologie.

1931 weigerte sich Volterra, Mussolini die Gefolgschaft zu geben. Er verlor seine Professur an der Universität in Rom und wurde aus den italienischen wissenschaftlichen Akademien ausgeschlossen, zu deren berühmtesten Mitgliedern er gehörte. Von da an blieb er hauptsächlich außerhalb Italiens, reiste durch Europa und hielt Vorträge. Er veröffentlichte mit J. Pérès den ersten Band einer *Allgemeinen Theorie der Funktionale* (1936) und ein Buch mit B. Hostinský über *Infinitesimal lineare Operationen* (1938). Er starb 1940 in Rom.

### Weitere Lektüre

1. Goodstein, J.R.: *The Volterra Chronicles, The Life and Times of an Extraordinary Mathematician 1860-1940*. American Mathematical Society (2007)
2. Guerraggio, A., Nastasi, P.: *Italian Mathematics between the Two World Wars*. Birkhäuser, Basel (2005)
3. Israel, G., Gasca, A.M.: *The Biology of Numbers – The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*. Birkhäuser, Basel (2002)
4. Kingsland, S.E.: *Modeling Nature, Episodes in the History of Population Ecology*, 2nd edn. University of Chicago Press (1995)
5. Lotka, A.J.: Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 410–415 (1920) [pnas.org](http://pnas.org)
6. Lotka, A.J.: Undamped oscillations derived from the law of mass action. *J. Amer. Chem. Soc.* 42, 1595–1599 (1920) [archive.org](http://archive.org)
7. Lotka, A.J.: *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins, Baltimore (1925) [archive.org](http://archive.org)
8. Volterra, V.: Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Lincei* 6, 31–113 (1926) → *Opere matematiche*, vol. 5, Accademia nazionale dei Lincei, Roma (1962) [liberliber.it](http://liberliber.it)
9. Volterra, V.: Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558–560 (1926). → L.A. Real, J.H. Brown (eds.) *Foundations of Ecology*, S. 283–285. University of Chicago Press (1991)
10. Volterra, V.: *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Villars, Paris (1931)
11. Volterra, V., D'Ancona, U.: *Les Associations biologiques au point de vue mathématique*. Hermann, Paris (1935)
12. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)



## Kapitel 14

### Fisher und natürliche Selektion (1922)

Im Jahr 1922 veröffentlichte der britische mathematische Biologe Ronald Fisher einen sehr einflussreichen Artikel zur Populationsgenetik. In diesem Kapitel wird nur ein Abschnitt des Artikels betrachtet, der sich auf eine Variante des Hardy-Weinberg-Modells mit natürlicher Selektion konzentriert. Fisher zeigte, dass, wenn heterozygote Individuen begünstigt werden, beide Allele koexistieren können. Wenn homozygote Individuen mit einem bestimmten Allel begünstigt werden, dann verschwindet das andere Allel. Das zugrundeliegende Problem ist das der Erklärung, warum manche Gene mehrere Allele haben können.

Ronald Aylmer Fisher wurde 1890 in London als letztes von sechs Kindern geboren. Sein Vater war Auktionator, meldete aber später Konkurs an. Fisher studierte zwischen 1909 und 1913 Mathematik und Physik am *Gonville and Caius College* der Universität Cambridge. Die Genetik entwickelte sich zu dieser Zeit rasant. Ab 1911 nahm Fisher an den Treffen der von Galton initiierten Eugenik-Gesellschaft teil. Er begann, sich mit statistischen Problemen im Zusammenhang mit den Arbeiten von Galton und Mendel zu beschäftigen. Nach Beendigung seines Universitätsstudiums arbeitete er einen Sommer lang auf einer Farm in Kanada und war anschließend für die *Mercantile and General Investment Company* in der Londoner City tätig. Wegen seiner extremen Kurzsichtigkeit konnte er nicht am Ersten Weltkrieg teilnehmen, obwohl er sich freiwillig gemeldet hatte. Er verbrachte diese Jahre als Lehrer an Gymnasien. In seiner Freizeit kümmerte er sich um einen Bauernhof und setzte seine Forschungen fort. Er erhielt wichtige neue Ergebnisse, die Korrelationskoeffizienten mit der Mendelschen Genetik in Verbindung brachten. Im Jahr 1919 begann er als Statistiker an der Versuchsstation von Rothamsted zu arbeiten, die sich mit Landwirtschaft beschäftigte.

Im Jahr 1922 veröffentlichte Fisher einen Artikel mit dem Titel *Über das Dominanzverhältnis*. Neben einigen anderen wichtigen neuen Ideen betrachtete dieser Artikel ein mathematisches Modell, das die Mendelschen Gesetze und die von Darwin für die Evolutionstheorie hervorgehobene Idee der natürlichen Selektion miteinander verband. Fisher betrachtete die gleiche Situation wie Hardy mit zwei Allelen  $A$  und  $a$  und mit der Hypothese der zufälligen

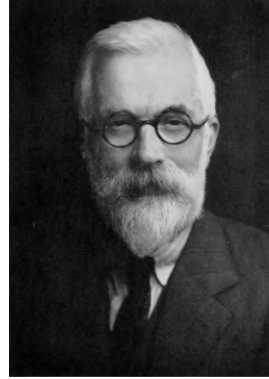


Abbildung 14.1:  
Fisher (1890–1962)

Paarung. Er nahm aber an, dass Individuen mit den Genotypen  $AA$ ,  $Aa$  und  $aa$  eine unterschiedliche Sterblichkeit vor Erreichen des Erwachsenenalters aufweisen und damit die natürliche Selektion nachahmen. Setzen wir  $p_n$ ,  $2q_n$  und  $r_n$  für die Frequenzen der drei Genotypen unter den erwachsenen Individuen in der Generation  $n$ , so gibt es jeweils  $(p_n + q_n)^2$ ,  $2(p_n + q_n)(q_n + r_n)$  und  $(q_n + r_n)^2$  Neugeborene in der Generation  $n + 1$  mit diesen Genotypen. Seien  $u$ ,  $v$  und  $w$  die jeweiligen Überlebenswahrscheinlichkeiten von der Geburt bis zum Erwachsensein. Die Frequenzen  $p_{n+1}$ ,  $2q_{n+1}$  und  $r_{n+1}$  der Genotypen unter den erwachsenen Individuen in der Generation  $n + 1$  sind

$$p_{n+1} = \frac{u(p_n + q_n)^2}{d_n} \quad (14.1)$$

$$q_{n+1} = \frac{v(p_n + q_n)(q_n + r_n)}{d_n} \quad (14.2)$$

$$r_{n+1} = \frac{w(q_n + r_n)^2}{d_n}, \quad (14.3)$$

wobei wir der Einfachheit halber

$$d_n = u(p_n + q_n)^2 + 2v(p_n + q_n)(q_n + r_n) + w(q_n + r_n)^2$$

einstellen. Wenn wir uns daran erinnern, dass  $p_n + 2q_n + r_n = 1$  ist, sehen wir, dass das System (14.1)-(14.3) auf das von Hardy betrachtete System (11.1)-(11.3) reduziert wird, wenn  $u = v = w$  gilt (d. h. wenn es keine natürliche Selektion gibt).

Sei  $x_n = p_n + q_n$  die Frequenz des Allels  $A$  unter den erwachsenen Individuen der Generation  $n$ . Dann ist  $q_n + r_n = 1 - x_n$  die Frequenz des Allels  $a$ .

Addieren wir (14.1) und (14.2), so erhalten wir

$$x_{n+1} = \frac{ux_n^2 + vx_n(1-x_n)}{ux_n^2 + 2vx_n(1-x_n) + w(1-x_n)^2}.$$

Diese Gleichung kann in die folgende Form umgeschrieben werden :

$$x_{n+1} - x_n = x_n(1-x_n) \frac{(v-w)(1-x_n) + (u-v)x_n}{ux_n^2 + 2vx_n(1-x_n) + w(1-x_n)^2}. \quad (14.4)$$

Es gibt immer mindestens zwei stationäre Zustände, in denen die Frequenz  $x_n$  über Generationen hinweg konstant bleibt:  $x = 0$  (die Population besteht vollständig aus homozygoten  $aa$ ) und  $x = 1$  (die Population besteht vollständig aus homozygoten  $AA$ ).

Mit Hilfe der Gleichung (14.4) können wir zeigen, dass wenn das homozygote  $AA$  eine bessere Überlebenschance als die beiden anderen Genotypen hat ( $u > v$  und  $u > w$ ), dann wird das Allel  $a$  nach und nach aus der Population verschwinden. Dieser Fall sollte in der Natur nicht sehr häufig vorkommen, wenn wir wissen, dass beide Allele koexistieren. Wenn aber das heterozygote  $Aa$  einen Selektionsvorteil gegenüber den homozygoten  $AA$  und  $aa$  hat ( $v > u$  und  $v > w$ ), dann können die drei Genotypen in der Population koexistieren. Dies ist der häufigste Fall und kann die von den Landwirten wahrgenommene „Lebendigkeit“ der Hybriden erklären.

Tatsächlich ist der stationäre Zustand  $x = 1$  stabil, wenn  $u > v$  ist, weil  $x_{n+1} - x_n \approx (1-x_n)(u-v)/u$  gilt, wenn  $x_n$  nahe 1 ist. Die Population konvergiert gegen diesen stationären Zustand. Der stationäre Zustand  $x = 1$  ist instabil, wenn  $u < v$  ist, in diesem Fall gibt es einen dritten stationären Zustand

$$x^* = \frac{v-w}{2v-u-w}$$

mit  $0 < x^* < 1$ . Außerdem können wir überprüfen, dass dieser stabil ist. Der stationäre Zustand  $x^*$  entspricht einer Mischung zwischen den drei Genotypen.

Kombiniert man also einfach die Mendelschen Gesetze und eine Hypothese der natürlichen Selektion (hier unterschiedliche Überlebenschancen für die drei Genotypen), so kann man die beiden Situationen der Koexistenz oder des Verschwindens von Genotypen erklären. Nach Fisher wurde dieses Modell auch von J. B. S. Haldane (siehe Kapitel 17) und von Sewall Wright (siehe Kapitel 19) entwickelt.

Im Vorgriff auf Kapitel 20 ist zu beachten, dass, wenn  $A$  vollständig dominant ist und der homozygote  $aa$  gegenüber den beiden anderen Genotypen benachteiligt ist, wobei die Zahlen  $u : v : w$  in einem Verhältnis  $1 : 1 : 1 - \varepsilon$  stehen, dann wird Gleichung (14.4)

$$x_{n+1} - x_n = \frac{\varepsilon x_n (1 - x_n)^2}{1 - \varepsilon (1 - x_n)^2} \approx \varepsilon x_n (1 - x_n)^2 \quad (14.5)$$

wenn  $\varepsilon \ll 1$  ist. Liegt das Überleben des heterozygoten  $Aa$  in der Mitte zwischen dem der beiden homozygoten Genotypen, dann stehen die Zahlen  $u : v : w$  im Verhältnis  $1 : 1 - \varepsilon/2 : 1 - \varepsilon$  und

$$x_{n+1} - x_n = \frac{\frac{\varepsilon}{2} x_n (1 - x_n)}{1 - \varepsilon (1 - x_n)} \approx \frac{\varepsilon}{2} x_n (1 - x_n) \quad (14.6)$$

wenn  $\varepsilon \ll 1$  ist.

In Rothamsted analysierte Fisher Langzeitdaten zu Ernteerträgen und Meteorologie. Er leistete aber auch große Beiträge zur statistischen Methodik. Im Jahr 1925 veröffentlichte er ein Buch mit dem Titel *Statistische Methoden für Forschungsmitarbeiter*, das sehr erfolgreich war und mehrfach nachgedruckt wurde. Im Jahr 1929 wurde er *Fellow of the Royal Society*. 1930 veröffentlichte Fisher ein Buch über *Die Genetische Theorie der Natürlichen Selektion*, ein Meilenstein in der Geschichte der Populationsgenetik. 1933 wurde er Professor für Eugenik am *University College* in London und trat damit die Nachfolge von Karl Pearson am Galton Labor an. 1943 wechselte er auf einen Lehrstuhl für Genetik an der Universität Cambridge, diesmal als Nachfolger von R. C. Punnett (siehe Kapitel 11). Er veröffentlichte auch mehrere Bücher: *Die Planung von Experimenten* (1935), *Die Theorie der Inzucht* (1949) und *Statistische Methoden und wissenschaftliche Inferenz* (1956). 1952 zum Ritter geschlagen, ließ er sich nach seiner Pensionierung 1959 in Australien nieder und starb 1962 in Adelaide. Auf einen anderen Teil seiner Arbeit werden wir in Kapitel 20 zurückkommen.

### Weitere Lektüre

1. Fisher Box, J.: R.A. Fisher, *The Life of a Scientist*. John Wiley & Sons (1978)
2. Fisher, R.A.: On the dominance ratio. *Proc. R. Soc. Edinb.* 42, 321–341 (1922) [library.adelaide.edu.au](http://library.adelaide.edu.au)
3. Fisher, R.A.: *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford (1930) [archive.org](http://archive.org)
4. Yates, F., Mather, K.: *Ronald Aylmer Fisher 1890–1962. Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963)

## Kapitel 15

### Yule und die Evolution (1924)

1924 untersuchte der britische Statistiker Yule ein Modell der Evolution, bei dem Arten durch kleine Mutationen neue Arten und Gattungen durch große Mutationen neue Gattungen hervorbringen können. Sein Ziel war es, die Verteilung der Anzahl der Arten innerhalb der Gattungen zu erklären, wobei die meisten Gattungen nur eine Art enthalten und einige wenige Gattungen eine große Anzahl von Arten aufweisen. Der stochastische „Geburtsprozess“, den Yule in seinem Modell einführte, ist immer noch ein grundlegendes Werkzeug bei der Untersuchung phylogenetischer Bäume und in vielen anderen Bereichen.

George Udny Yule wurde 1871 in Schottland geboren. Sein Vater hatte eine hochrangige Position in der britischen Verwaltung in Indien. Im Alter von 16 Jahren begann Yule ein Studium am *University College* in London, um Ingenieur zu werden. 1892 orientierte er sich um und forschte ein Jahr lang in Bonn unter der Leitung des Physikers Heinrich Hertz, der wenige Jahre zuvor die Existenz elektromagnetischer Wellen nachgewiesen hatte. Als Yule nach England zurückkehrte, bot ihm Karl Pearson eine Stelle als Assistenzprofessor für angewandte Mathematik am *University College* an. Yule begann, Pearson folgend, sich auf die Statistik zu konzentrieren. Im Jahr 1911 veröffentlichte er *Eine Einführung in die Theorie der Statistik*, das 14 Mal nachgedruckt wurde. Im folgenden Jahr wechselte er an die Universität Cambridge. Seine Forschungsarbeit befasste sich mit theoretischen Aspekten der Statistik, aber auch mit Anwendungen in der Landwirtschaft und Epidemiologie. Im Jahr 1922 wurde er *Fellow of the Royal Society*.

Im Jahr 1924 veröffentlichte Yule einen Artikel mit dem Titel *Eine mathematische Theorie der Evolution basiert auf den Schlussfolgerungen von Dr. J. C. Willis*. Willis war ein Kollege der *Royal Society*, der 1922 ein Buch mit dem Titel *Alter und Gebiet, Eine Studie über die geografische Verbreitung und den Ursprung der Arten* veröffentlicht hatte. Er hatte die Verteilung der Arten auf verschiedene Gattungen in der Klassifizierung von Pflanzen und Tieren untersucht. Die Daten, die er zusammengetragen hatte, zeigten, dass die meisten Gattungen nur eine Art enthielten, dass immer weniger Gattungen eine höhere Anzahl von Arten enthielten und dass es immer noch einige



Abbildung 15.1:  
Yule (1871-1951)

wenige Gattungen mit einer großen Anzahl von Arten gab. Tabelle 15.1 zeigt die Daten für Schlangen, Eidechsen und zwei Familien von Käfern (die Chrysomelidae oder Blattkäfer und die Cerambycinae).

Die damals bekannten 1.580 Eidechsenarten wurden in 259 Gattungen eingeteilt, wobei 105 Gattungen nur eine Art, 44 nur zwei Arten, 23 nur drei Arten usw. enthielten und zwei Gattungen mehr als hundert Arten umfassten. Für andere Tier- und Pflanzenfamilien hatte die Verteilung der Gattungen nach der Anzahl der enthaltenen Arten eine sehr ähnliche Form.

Yule schlug vor, dass Willis versuchen sollte, seine Daten in einem Diagramm mit logarithmischen Skalen darzustellen. Dies ergab ein verblüffendes Ergebnis (Abb. 15.2): Der Logarithmus der Anzahl  $Q_n$  der Gattungen, die  $n$  Arten enthalten, nimmt mehr oder weniger linear mit  $\log(n)$  ab. Mit anderen Worten, es gibt Konstanten  $\alpha > 0$  und  $\beta > 0$ , so dass  $Q_n \approx \alpha n^{-\beta}$  ist: Die Verteilung folgt einem Potenzgesetz. In seinem Artikel von 1924 suchte Yule nach einem mathematischen Modell der Evolution, das eine solche statistische Verteilung erklären konnte.

Zu diesem Zweck stellte er sich zunächst ein zeitkontinuierliches stochastisches Modell<sup>1</sup> für das Wachstum der Artenzahl innerhalb einer Gattung vor (Abb. 15.3a). Ausgehend von nur einer Art zum Zeitpunkt  $t = 0$  nahm er an, dass die Wahrscheinlichkeit für eine Art, während eines kleinen Zeitintervalls  $dt$  (auf der Zeitskala der Evolution) durch Mutation eine neue Art der gleichen Gattung zu gebären, gleich  $r dt$  mit  $r > 0$  ist.

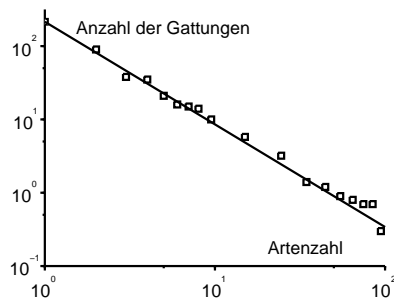
Sei  $p_n(t)$  die Wahrscheinlichkeit, dass es  $n$  Arten zum Zeitpunkt  $t$  gibt ( $n$  ist eine ganze Zahl, aber  $t$  ist eine reelle Zahl). Um  $p_n(t + dt)$  zu berechnen,

<sup>1</sup>McKendrick (siehe Kapitel 16) hatte bereits in einer 1914 veröffentlichten Arbeit begonnen, solche Modelle in der Populationsdynamik zu untersuchen.

Tabelle 15.1: Daten zusammengestellt von Willis : (a) Chrysomelidae ; (b) Cerambycinae ; (c) Schlangen ; (d) Eidechsen.

Anzahl der Arten	Anzahl der Gattungen			
	(a)	(b)	(c)	(d)
1	215	469	131	105
2	90	152	35	44
3	38	82	28	23
4	35	61	17	14
5	21	33	16	12
6	16	36	9	7
7	15	18	8	6
8	14	17	8	4
9	5	14	9	5
10	15	11	4	5
11-20	58	74	10	17
21-30	32	21	12	9
31-40	13	15	3	3
41-50	14	8	1	2
51-60	5	4	0	0
61-70	8	3	0	1
71-80	7	0	1	0
81-90	7	1	0	0
91-100	3	1	1	0
101-	16	4	0	2
insgesamt	627	1024	293	259

Abbildung 15.2: Die Anzahl der Gattungen in Abhängigkeit von der Anzahl der in ihnen enthaltenen Arten, mit dezimalen logarithmischen Skalen. Daten für die Chrysomelidae. Um die Schwankungen zu glätten, wenn  $n$  (die Anzahl der Arten) groß ist, wurden die Gattungen für Bereiche von  $n$ -Werten wie in Tabelle 15.1 gezählt. Die durchschnittliche Anzahl der Gattungen für einen einzelnen Wert von  $n$  kann somit kleiner als 1 sein.



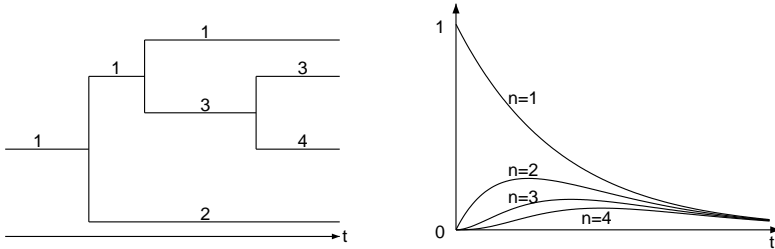


Abbildung 15.3: (a) Eine Simulation der Evolution der Anzahl der Arten innerhalb einer Gattung. Die Art 1 erzeugt die Arten 2 und 3. Die Art 3 erzeugt die Art 4. (b) Die Wahrscheinlichkeit  $p_n(t)$ , dass es  $n$  Arten der gleichen Gattung zum Zeitpunkt  $t$  gibt, für  $1 \leq n \leq 4$ .

hat Yule mehrere Fälle betrachtet:

- Wenn es  $n - 1$  Arten zum Zeitpunkt  $t$  gibt, hat jede Art eine Wahrscheinlichkeit  $r dt$ , zwischen  $t$  und  $t + dt$  eine neue Art zu erzeugen. Im Grenzfall  $dt \rightarrow 0$  gibt es  $n$  Arten zum Zeitpunkt  $t + dt$  mit einer Wahrscheinlichkeit  $(n - 1) r dt$ .
- Wenn es  $n$  Arten zum Zeitpunkt  $t$  gibt, wird es  $n + 1$  Arten zum Zeitpunkt  $t + dt$  mit einer Wahrscheinlichkeit  $n r dt$  geben.

Somit ist  $p_n(t)$  durch das folgende System von Differentialgleichungen gegeben

$$\frac{dp_1}{dt} = -r p_1, \quad \frac{dp_n}{dt} = (n - 1) r p_{n-1} - n r p_n \quad (15.1)$$

für alle  $n \geq 2$ . Aus der ersten Gleichung erhalten wir  $p_1(t) = e^{-rt}$ , weil  $p_1(0) = 1$  ist. Man kann zeigen, dass die Lösung der zweiten Gleichung, welche die Anfangsbedingung  $p_n(0) = 0$  erfüllt,

$$p_n(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})^{n-1} \quad (15.2)$$

für alle  $n \geq 2$  ist (Abb. 15.3b). Zu einem festen Zeitpunkt  $t$  ist also die Verteilung der Wahrscheinlichkeiten  $(p_n(t))_{n \geq 1}$  geometrisch mit einem Verhältnis zwischen zwei aufeinanderfolgenden Termen gleich  $1 - e^{-rt}$ .



In der Tat stellen wir zunächst fest, dass Gleichung (15.1) äquivalent zu

$$\frac{d}{dt} [p_n e^{nrt}] = (n-1) r p_{n-1} e^{nrt} \quad (15.3)$$

ist, woraus wir nacheinander  $p_2(t)$ ,  $p_3(t)$  berechnen können. Wir erhalten  $p_2(t) = e^{-rt}(1 - e^{-rt})$ , dann  $p_3(t) = e^{-rt}(1 - e^{-rt})^2$ , was die Formel (15.2) für die allgemeine Lösung nahelegt. Man kann schließlich prüfen, dass diese Formel eine Lösung der Gleichung (15.3) ist.

Yule leitete auch aus der Formel (15.2) ab, dass die erwartete Anzahl der Arten exponentiell mit der Zeit zunimmt:  $\sum_{n=1}^{+\infty} n p_n(t) = e^{rt}$ .

In der Tat stellen wir zunächst fest, dass für alle  $|x| < 1$

$$\sum_{n=1}^{+\infty} n x^{n-1} = \frac{d}{dx} \sum_{n=0}^{+\infty} x^n = \frac{d}{dx} \left( \frac{1}{1-x} \right) = \frac{1}{(1-x)^2}$$

ist. Somit gilt

$$\sum_{n=1}^{+\infty} n p_n(t) = e^{-rt} \sum_{n=1}^{+\infty} n (1 - e^{-rt})^{n-1} = e^{rt}.$$

Insbesondere, wenn  $T$  die Verdopplungszeit ist, die durch  $e^{rT} = 2$  definiert ist, dann ist die Wahrscheinlichkeitsverteilung  $(p_n(t))_{n \geq 1}$  der Anzahl der Arten zum Zeitpunkt  $t = T$  geometrisch mit einem Verhältnis  $\frac{1}{2}: \frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16} \dots$ . Zum Zeitpunkt  $t = kT$  ist sie geometrisch mit einem Verhältnis  $1 - 1/2^k$  und  $p_1(kT) = 1/2^k$ .

Yule betrachtete als nächstes, parallel zum Wachstum der Anzahl der Arten, die zur gleichen Gattung gehören, einen ähnlichen Prozess aufgrund größerer Mutationen, die zur Bildung neuer Gattungen führen. Sei  $s dt$  die Wahrscheinlichkeit für eine bestehende Gattung, eine neue Gattung während eines kleinen Zeitintervalls  $dt$  zu erzeugen. Wie zuvor, unter der Annahme, dass es zum Zeitpunkt  $t = 0$  nur eine Gattung gibt, ist die erwartete Anzahl der Gattungen zum Zeitpunkt  $t$  gleich  $e^{st}$ . Die erwartete Anzahl der Gattungen, die pro Zeiteinheit zum Zeitpunkt  $t$  entstehen, ist die Ableitung  $s e^{st}$ . Im Grenzfall  $t \rightarrow +\infty$  ist dann<sup>2</sup> die mittlere Anzahl der Gattungen, die zum Zeitpunkt

<sup>2</sup>Yule betrachtete auch den Fall, dass  $t$  nicht sehr groß gegenüber der Verdopplungszeit von  $e^{st}$  angenommen werden kann. Die Berechnungen sind etwas komplizierter, aber die Endergebnisse sind nicht sehr unterschiedlich.

$t$  zwischen  $x$  und  $x + dx$  Zeiteinheiten existiert haben, gleich  $se^{s(t-x)} dx$ . Die Wahrscheinlichkeit, dass zum Zeitpunkt  $t$  eine zufällig ausgewählte Gattung zwischen  $x$  und  $x + dx$  Zeiteinheiten existiert hat, ist  $se^{-sx} dx$ .

Wenn eine zum Zeitpunkt  $t$  zufällig ausgewählte Gattung zwischen  $x$  und  $x + dx$  Zeiteinheiten existiert hat, ist die Wahrscheinlichkeit, dass diese Gattung  $n$  Arten enthält, nach Formel (15.2) gleich  $e^{-rx} (1 - e^{-rx})^{n-1}$  für alle  $n \geq 1$ . Die Wahrscheinlichkeit  $q_n$  für eine zum Zeitpunkt  $t$  zufällig ausgewählte Gattung,  $n$  Arten zu enthalten, ist also  $q_n = \int_0^{+\infty} se^{-sx} e^{-rx} (1 - e^{-rx})^{n-1} dx$ . Setzen wir  $u = r/s$ . Eine einfache Berechnung zeigt, dass  $q_1 = 1/(1 + u)$  ist und dass

$$q_n = \frac{1}{1+u} \frac{u}{1+2u} \frac{2u}{1+3u} \cdots \frac{(n-1)u}{1+nu} \tag{15.4}$$

für alle  $n \geq 2$  gilt.

In der Tat, wir haben  $(1 - e^{-rx})^{n-1} = (1 - e^{-rx})^{n-2} (1 - e^{-rx})$ . Also ist

$$q_n = q_{n-1} - s \int_0^{+\infty} e^{-(r+s)x} (1 - e^{-rx})^{n-2} e^{-rx} dx.$$

Durch eine partielle Integration erhalten wir

$$q_n = q_{n-1} - \frac{r+s}{(n-1)r} q_n \quad \text{und} \quad q_n = \frac{(n-1)r/s}{1+n r/s} q_{n-1}.$$

Die Formel (15.4) zeigt, dass die Folge der Wahrscheinlichkeiten  $(q_n)_{n \geq 1}$  abnehmend ist. Das Maximum wird also für  $n = 1$  erreicht: Die meisten Gattungen enthalten nur eine Art. Dies ist genau das, was die Daten gezeigt hatten. Außerdem ist die Abnahme von  $q_n$  gegen 0 für  $n \rightarrow +\infty$  relativ langsam, weil  $q_n/q_{n-1} \rightarrow 1$ . Dies könnte erklären, warum einige Gattungen eine große Anzahl von Arten enthalten. Genauer gesagt, zeigte Yule, dass  $\log q_n$  linear mit  $\log(n)$  abnimmt.

Sei

$$\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1} e^{-t} dt$$

die Eulersche Gamma-Funktion. Dann ist  $\Gamma(n+1) = n! = n \times (n-1) \times \cdots \times 2 \times 1$ , wenn  $n$  ganzzahlig ist. Ferner ist  $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$ . Die Glei-

chung (15.4) ergibt

$$q_n = \frac{(n-1)!}{u(1+\frac{1}{u})(2+\frac{1}{u})\cdots(n+\frac{1}{u})} = \frac{\Gamma(n)\Gamma(1+\frac{1}{u})}{u\Gamma(n+1+\frac{1}{u})}.$$

Die Stirlingsche Näherung ergibt jedoch  $\log \Gamma(n) \approx n \log n - n - \frac{1}{2} \log n + \text{Konstante}$ . Ähnlicherweise ist

$$\log \Gamma\left(n+1+\frac{1}{u}\right) \approx n \log n - n + \left(\frac{1}{u} + \frac{1}{2}\right) \log n + \text{Konstante}.$$

Schließlich gilt  $\log q_n \approx -\left(1+\frac{1}{u}\right) \log n + \text{Konstante}$ .

Betrachten wir zum Beispiel den Fall der Eidechsen. Der Parameter  $u$  kann aus dem Anteil  $q_1 = 1/(1+u)$  der Gattungen, die nur eine Art enthalten, geschätzt werden. Nach Tabelle 15.1 haben wir  $q_1 = 105/259$  also  $u \approx 1,467$ . Wir können dann die theoretische Wahrscheinlichkeit  $q_n$  und die erwartete Anzahl  $Q_n$  von Gattungen, die  $n$  Arten enthalten, berechnen, indem wir  $q_n$  mit der Gesamtzahl der Arten multiplizieren, die 259 beträgt (Tabelle 15.2).

Yule bemerkte, dass die Übereinstimmung zwischen den Beobachtungen und den Berechnungen relativ gut ist, wenn man die Einfachheit des Modells bedenkt, das zum Beispiel die Kataklysmen nicht berücksichtigt, welche die Arten im Laufe der Millionen Jahre der Evolution durchlaufen haben.<sup>3</sup>

Nach 1931 zog sich Yule nach und nach von der Universität Cambridge zurück. Er interessierte sich für die statistische Verteilung der Länge von Sätzen, um Buchautoren zu identifizieren. Er wandte dies insbesondere auf das von John Graunt veröffentlichte Buch an, das möglicherweise von William Petty inspiriert wurde (siehe Kapitel 2). Im Jahr 1944 veröffentlichte er ein Buch über *Die statistische Untersuchung des literarischen Wortschatzes*. Er starb im Jahr 1951.

Heutzutage wird das Modell von Yule immer noch verwendet, um „phylogenetische Bäume“ (die Stammbäume der Arten) zu analysieren. Diese Bäume, ähnlich dem in Abbildung 15.3, sind dank der neuen Daten aus der Molekularbiologie besser bekannt. Aber die Anwendungen des stochastischen Prozesses, der durch die Gleichung (15.1) definiert ist, sind nicht auf die Evolutionstheorie beschränkt. Dieser Prozess ist ein Baustein vieler Modelle in der Populationsdynamik, von der mikroskopischen Welt (um zum Beispiel Kolonien von Bakterien zu modellieren) bis zur makroskopischen Welt (um

<sup>3</sup>Für die Anzahl der Gattungen mit mehr als 100 Arten erhielt Yule eine bessere Anpassung als in Tabelle 15.2, indem er berücksichtigte, dass  $t$  im Vergleich zur Verdopplungszeit von  $e^t$  nicht groß war.

Tabelle 15.2: Vergleich zwischen Daten und Theorie im Falle der Eidechsen (1.580 Arten in 259 Gattungen).

Anzahl der Arten pro Gattung	Beobachtete Anzahl von Gattungen	Berechnete Anzahl von Gattungen
1	105	105,0
2	44	39,2
3	23	21,3
4	14	13,6
5	12	9,6
6	7	7,2
7	6	5,6
8	4	4,5
9	5	3,7
10	5	3,1
11-20	17	16,6
21-30	9	6,9
31-40	3	3,9
41-50	2	2,6
51-60	0	1,9
61-70	1	1,4
71-80	0	1,1
81-90	0	0,9
91-100	0	0,7
101-	2	10,1
insgesamt	259	259

den Beginn einer Epidemie zu modellieren). Er wird als „reiner Geburtsprozess“ oder „Yule-Prozess“ bezeichnet. Eine einfache Variante beinhaltet eine Wahrscheinlichkeit  $m dt$  des Sterbens während eines beliebigen kleinen Zeitintervalls  $dt$ : Die erwartete Populationsgröße zum Zeitpunkt  $t$  für diesen „Geburts- und Sterbeprozess“ ist dann  $e^{(r-m)t}$ . Was die Wahrscheinlichkeitsverteilung (15.4) betrifft, so wird sie manchmal als Yule-Verteilung bezeichnet. Verteilungen mit Schwänzen, die Potenzgesetzen genügen, haben in verschiedenen Bereichen der Wissenschaft viel Aufmerksamkeit erregt. Die Untersuchung von Epidemien in zufälligen Netzwerken mit einer Potenzgesetz-Gradverteilung ist nur ein Beispiel dafür.

### Weitere Lektüre

1. Aldous, D.J.: Stochastic models and descriptive statistics for phylogenetic trees, from Yule to today. *Stat. Sci.* 16, 23–34 (2001) [projecteuclid.org](http://projecteuclid.org)
2. Edwards, A.W.F.: George Udny Yule. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 292–294. Springer (2001)
3. McKendrick, A.G.: Studies on the theory of continuous probabilities with special reference to its bearing on natural phenomena of a progressive nature. *Proc. Lond. Math. Soc.* 13, 401–416 (1914)
4. Simon, H.A.: On a class of skew distribution functions. *Biometrika* 42, 425–440 (1955)
5. Willis, J.C.: *Age and Area*. Cambridge (1922) [archive.org](http://archive.org)
6. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
7. Yule, G.U.: A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis, *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 213, 21–87 (1925) [gallica.bnf.fr](http://gallica.bnf.fr)

## Kapitel 16

# McKendrick und Kermack über die Modellierung von Epidemien (1926–1927)

1926 untersuchte McKendrick ein stochastisches Epidemiemodell und fand eine Methode zur Berechnung der Wahrscheinlichkeit, mit der eine Epidemie ein bestimmtes endgültiges Ausmaß erreicht. Er entdeckte auch die partielle Differentialgleichung für altersstrukturierte Populationen in einem zeitkontinuierlichen Rahmen. 1927 untersuchten Kermack und McKendrick ein deterministisches Epidemiemodell und erhielten eine Gleichung für das endgültige Ausmaß einer Epidemie, die einen Schwellenwert für die Bevölkerungsdichte betont. Große Epidemien können oberhalb, aber nicht unterhalb dieser Schwelle auftreten. Diese Arbeiten werden in der heutigen Epidemiologie immer noch sehr häufig verwendet.

Anderson Gray McKendrick wurde 1876 in Edinburgh als letztes von fünf Kindern geboren. Er studierte Medizin an der Universität von Glasgow, wo sein Vater Professor für Physiologie war. Im Jahr 1900 trat er in den Indischen Gesundheitsdienst ein. Bevor er nach Indien ging, begleitete er Ronald Ross bei einer Mission zur Malariabekämpfung in Sierra Leone. Anschließend diente er 18 Monate lang in der Armee im Sudan. Bei seiner Ankunft in Indien wurde er als Arzt in einem Gefängnis in Bengalen eingesetzt, wo er versuchte, die Dysenterie zu kontrollieren. Im Jahr 1905 trat er in das neue Zentralinstitut für medizinische Forschung in Kasauli (im Norden Indiens) ein. Er arbeitete an der Erforschung der Tollwut, studierte aber auch Mathematik. 1920 kehrte er, nachdem er sich mit einer Tropenkrankheit infiziert hatte, nach Edinburgh zurück und wurde Leiter des Labors des *Royal College of Physicians*.

Im Jahr 1926 veröffentlichte McKendrick einen Artikel über die *Anwendungen der Mathematik auf medizinische Probleme*, der mehrere neue Ideen enthielt. Er führte insbesondere ein zeitkontinuierliches mathematisches Modell für Epidemien ein, das den stochastischen Aspekt von Infektion und Genesung berücksichtigte.

Betrachten wir eine Population der Größe  $N$  mit zunächst nur einer infizierten Person. Die Menschen können nacheinander drei Zustände durchlau-



Abbildung 16.1: McKendrick (1876–1943) und Kermack (1898–1970)

fen: den gesunden Zustand  $S$ , den infizierten Zustand  $I$  und den genesenen Zustand  $R$  (Abb. 16.2).<sup>1</sup>

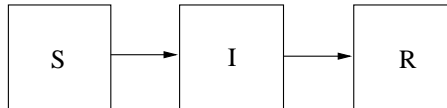


Abbildung 16.2: Mögliche Zustände: gesund ( $S$ ), infiziert ( $I$ ), genesen ( $R$ ).

Sei  $p_{i,r}(t)$  die Wahrscheinlichkeit, dass die Population zum Zeitpunkt  $t$  genau  $i$  Personen im Zustand  $I$  und  $r$  Personen im Zustand  $R$  enthält, wobei  $i$  und  $r$  ganzen Zahlen mit  $1 \leq i + r \leq N$  sind. In diesem Fall sagt man, dass sich die Bevölkerung im Zustand  $(i, r)$  befindet. Die Anzahl der gesunden Personen ist  $s = N - i - r$ . In Anlehnung an die Arbeiten von Ross über Malaria (siehe Kapitel 12) nahm McKendrick an, dass während eines kleinen Zeitintervalls  $dt$  die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten einer neuen Infektion gleich  $asi dt$  ist (d. h. proportional sowohl zur Anzahl der gesunden Personen als auch zur Anzahl der infizierten Personen). Die Wahrscheinlichkeit für eine neue Genesung ist gleich  $bi dt$ . Sowohl  $a$  als auch  $b$  sind positive Parameter. Um  $p_{i,r}(t + dt)$  zu berechnen, sind mehrere Fälle zu unterscheiden:

- Die Population befindet sich zum Zeitpunkt  $t$  im Zustand  $(i - 1, r)$  und eine Neuinfektion versetzt die Population zwischen  $t$  und  $t + dt$  in den

<sup>1</sup>Daniel Bernoullis Modell (siehe Kapitel 4) umfasste die Zustände  $S$  und  $R$ , aber nicht  $I$ , da die Dauer der Infektion viel kürzer als die durchschnittliche Lebenserwartung war.

- Zustand  $(i, r)$ . Die Wahrscheinlichkeit für dieses Ereignis ist  $as(i-1)dt$  mit  $s = N - (i-1) - r$ .
- Die Population befindet sich zum Zeitpunkt  $t$  im Zustand  $(i, r)$  und eine Neuinfektion versetzt die Population zwischen  $t$  und  $t + dt$  in den Zustand  $(i+1, r)$ . Die Wahrscheinlichkeit für dieses Ereignis ist  $asidt$  mit  $s = N - i - r$ .
  - Die Population befindet sich zum Zeitpunkt  $t$  im Zustand  $(i+1, r-1)$  und eine neue Genesung versetzt die Population zwischen  $t$  und  $t + dt$  in den Zustand  $(i, r)$ . Die Wahrscheinlichkeit für dieses Ereignis ist  $b(i+1)dt$ .
  - Die Population befindet sich zum Zeitpunkt  $t$  im Zustand  $(i, r)$  und eine neue Genesung versetzt die Population zwischen  $t$  und  $t + dt$  in den Zustand  $(i-1, r+1)$ . Die Wahrscheinlichkeit dieses Ereignisses ist  $bi dt$ .

Daraus ergaben sich für McKendrick die Gleichungen

$$\begin{aligned} \frac{dp_{i,r}}{dt} = & a(N-i-r+1)(i-1)p_{i-1,r} - a(N-i-r)ip_{i,r} \\ & + b(i+1)p_{i+1,r-1} - bip_{i,r} \end{aligned} \quad (16.1)$$

für alle  $1 \leq i+r \leq N$ . Der erste Term auf der rechten Seite fehlt, wenn  $i = 0$  ist, während der dritte Term fehlt, wenn  $r = 0$  ist. Die Anfangsbedingungen sind  $p_{i,r}(0) = 0$  für alle  $(i, r)$ , außer  $p_{1,0}(0) = 1$ .

Mit diesem Modell gelang es McKendrick, die Wahrscheinlichkeit zu berechnen, dass eine Epidemie mit  $n$  genesenen Menschen endet, d. h. den Grenzwert von  $p_{0,n}(t)$  für  $t \rightarrow +\infty$ . In der Tat ist es nicht nötig, das System (16.1) zu lösen. Es genügt zu bemerken, dass, solange es  $i$  infizierte Personen und  $r$  genesene Personen gibt, die Wahrscheinlichkeit einer neuen Infektion während eines kleinen Zeitintervalls  $dt$  gleich  $a(N-i-r)idt$  und die Wahrscheinlichkeit einer neuen Genesung gleich  $bi dt$  ist. Die Übergangswahrscheinlichkeiten (wie sie in der Theorie der Markov-Ketten üblicherweise genannt werden) vom Zustand  $(i, r)$  zum Zustand  $(i+1, r)$  bzw. Zustand  $(i-1, r+1)$  sind also

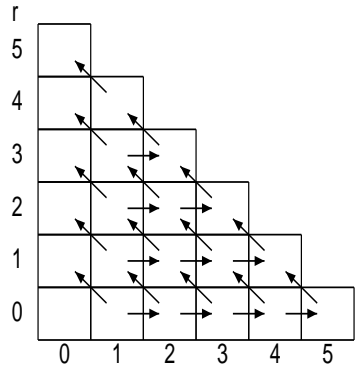
$$\mathcal{P}_{(i,r) \rightarrow (i+1,r)} = \frac{a(N-i-r)}{a(N-i-r)+b}, \quad \mathcal{P}_{(i,r) \rightarrow (i-1,r+1)} = \frac{b}{a(N-i-r)+b},$$

für alle  $i \geq 1$  (Abb. 16.3).

Sei  $q_{i,r}$  die Wahrscheinlichkeit, dass die Population den Zustand  $(i, r)$  während der Epidemie durchläuft. Da  $i = 1$  und  $r = 0$  bei  $t = 0$  sind, haben wir  $q_{1,0} = 1$ . Die anderen Zustände werden entweder nach einer Infektion



Abbildung 16.3: Diagramm mit den möglichen Zuständen einer Population mit  $N = 5$  ( $i$  auf der horizontalen Achse,  $r$  auf der vertikalen Achse) und den möglichen Übergängen durch Infektion (horizontale Pfeile) oder durch Genesung (andere Pfeile).



oder nach einer Genesung erreicht:

$$q_{i,r} = q_{i-1,r} \mathcal{P}_{(i-1,r) \rightarrow (i,r)} + q_{i+1,r-1} \mathcal{P}_{(i+1,r-1) \rightarrow (i,r)}.$$

Der erste Term der rechten Seite fehlt, wenn  $i = 0$  oder  $i = 1$  ist. Der zweite Term fehlt, wenn  $r = 0$  ist. Aus dieser Formel können wir zunächst  $(q_{i,0})_{2 \leq i \leq N}$  berechnen, dann  $(q_{i,1})_{0 \leq i \leq N-1}$ , dann  $(q_{i,2})_{0 \leq i \leq N-2}$  usw. Die Wahrscheinlichkeit, dass die Epidemie schließlich  $n$  Menschen infiziert, ist  $q_{0,n}$ . Im Jahr 1926 waren solche Berechnungen recht mühsam. Daher beschränkte sich McKendrick auf Beispiele, die sehr kleine Populationen betrafen, zum Beispiel eine Familie. Mit  $N = 5$  Personen und  $b/a = 2$  erhielt er Tabelle 16.1. Die größten Wahrscheinlichkeiten entsprechen dem Fall, in dem nur eine Person in der Familie infiziert ist und dem Fall, in dem die gesamte Familie infiziert ist.

Tabelle 16.1: Wahrscheinlichkeit, dass eine Epidemie in einer fünfköpfigen Familie  $n$  Personen infiziert, wenn  $b/a = 2$  ist.

$n$	1	2	3	4	5
$q_{0,n}$	0,33	0,11	0,09	0,13	0,34

Der gleiche Artikel aus dem Jahr 1926 enthält auch eine neue Formulierung des demografischen Problems, wenn die Zeit als kontinuierliche Variable

betrachtet wird. Für  $dx$  unendlich klein sei  $P(x, t) dx$  die Bevölkerung mit einem Alter zwischen  $x$  und  $x + dx$  zum Zeitpunkt  $t$ . Sei  $m(x)$  die Sterblichkeit im Alter  $x$ . Dann gilt

$$P(x+h, t+h) \approx P(x, t) - m(x)P(x, t)h$$

für  $h$  unendlich klein. Führen wir die partiellen Ableitungen der Funktion  $P(x, t)$  ein:

$$\frac{\partial P}{\partial x}(x, t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{P(x+h, t) - P(x, t)}{h},$$

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x, t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{P(x, t+h) - P(x, t)}{h}.$$

Mit

$$P(x+h, t+h) \approx P(x, t) + h \frac{\partial P}{\partial x}(x, t) + h \frac{\partial P}{\partial t}(x, t)$$

erhielt McKendrick die partielle Differentialgleichung

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x, t) + \frac{\partial P}{\partial x}(x, t) + m(x)P(x, t) = 0.$$

Eine solche Gleichung taucht natürlich bei Bevölkerungsproblemen auf, die durch eine kontinuierliche Variable strukturiert sind, wie zum Beispiel das Alter in der Demografie (siehe Kapitel 25) oder die Zeit seit der Infektion in der Epidemiologie.

William Ogilvy Kermack wurde 1898 in einer kleinen Stadt in Schottland geboren. Er studierte an der Universität Aberdeen und begann in einem Industrielabor in Oxford auf dem Gebiet der organischen Chemie zu forschen. 1921 war Kermack zum Leiter der chemischen Abteilung des *Royal College of Physicians Laboratory* in Edinburgh ernannt worden. Obwohl er 1924 nach einer Explosion in seinem Labor in Edinburgh völlig erblindet war, setzte er seine chemischen Arbeiten mit Hilfe von Kollegen und Studenten fort. Kermack begann auch mit McKendrick an der mathematischen Modellierung von Epidemien zusammenzuarbeiten. Ab 1927 veröffentlichten sie gemeinsam eine Reihe von *Beiträgen zur mathematischen Theorie der Epidemien*, in denen sie deterministische Epidemiemodelle untersuchten. Sei  $N$  die Populationsgröße mit  $N$  groß genug. Nehmen wir wie im Artikel von 1926 an, dass Menschen entweder gesund, infiziert oder genesen sein können. Wenn die Krankheit tödlich ist, dann ist der dritte Zustand tatsächlich der Tod. Seien  $S(t)$ ,  $I(t)$  und  $R(t)$  die Anzahl der Personen in jedem der drei Zustände. Das Modell ist

(in vereinfachter Form) ein System von drei Differentialgleichungen:

$$\frac{dS}{dt} = -aSI, \quad (16.2)$$

$$\frac{dI}{dt} = aSI - bI, \quad (16.3)$$

$$\frac{dR}{dt} = bI. \quad (16.4)$$

Die Anzahl der Neuinfektionen pro Zeiteinheit ist also, wie im stochastischen Modell von 1926, proportional sowohl zur Anzahl der gesunden Personen als auch zur Anzahl der infizierten Personen. Zu Beginn der Epidemie, zum Zeitpunkt  $t = 0$ , ist eine bestimmte Anzahl von Personen infiziert:  $S(0) = N - I_0$ ,  $I(0) = I_0$  und  $R(0) = 0$ , unter der Annahme  $0 < I_0 < N$ .

Obwohl das System (16.2)-(16.4) keine geschlossene Lösung hat, können mehrere seiner Eigenschaften bewiesen werden:

- Die Gesamtbevölkerung  $S(t) + I(t) + R(t)$  bleibt konstant und gleich  $N$ .
- Die Funktionen  $S(t)$ ,  $I(t)$  und  $R(t)$  bleiben positiv (wie es sein sollte, da es sich um Populationen handelt).
- Die Funktion  $S(t)$  ist monoton fallend und konvergiert für  $t \rightarrow +\infty$  gegen einen Grenzwert  $S_\infty > 0$ . Die Funktion  $I(t)$  konvergiert gegen 0. Die Funktion  $R(t)$  ist monoton steigend und konvergiert gegen einen Grenzwert  $R_\infty < N$ .
- Die Formel

$$-\log \frac{S_\infty}{S(0)} = \frac{a}{b}(N - S_\infty) \quad (16.5)$$

ergibt implizit  $S_\infty$  und damit auch das endgültige Ausmaß der Epidemie:  $R_\infty = N - S_\infty$ .

In der Tat sehen wir zunächst, dass  $\frac{d}{dt}(S + I + R) = 0$  ist. Deshalb ist  $S(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) + R(0) = N$ . Die Gleichungen (16.2) und (16.3) können umgeschrieben werden:

$$\frac{d}{dt} \left[ S(t) e^{a \int_0^t I(\tau) d\tau} \right] = 0, \quad \frac{d}{dt} \left[ I(t) e^{bt - a \int_0^t S(\tau) d\tau} \right] = 0.$$

Daraus folgt

$$S(t) = S(0) e^{-a \int_0^t I(\tau) d\tau} > 0, \quad I(t) = I(0) e^{a \int_0^t S(\tau) d\tau - bt} > 0.$$

Die Gleichungen (16.2) und (16.4) zeigen dann, dass die Funktion  $S(t)$  monoton fallend und die Funktion  $R(t)$  monoton steigend ist (insbesondere ist  $R(t) \geq 0$ ). Da  $S(t) \geq 0$  und  $R(t) \leq N$  sind, haben die Funktionen  $S(t)$  und  $R(t)$  Grenzwerte für  $t \rightarrow +\infty$ . Da  $I(t) = N - S(t) - R(t)$  ist, hat  $I(t)$  auch einen Grenzwert für  $t \rightarrow +\infty$ , der nur Null sein kann, wie man durch Integration von (16.4) sieht. Gleichung (16.2) zeigt auch

$$-\frac{d}{dt}[\log S] = aI.$$

Integrieren wir zwischen  $t = 0$  und  $t = +\infty$ , so erhalten wir

$$\log S(0) - \log S_\infty = a \int_0^{+\infty} I(t) dt.$$

Gleichung (16.3) kann umgeschrieben werden:

$$\frac{dI}{dt} = -\frac{dS}{dt} - bI.$$

Integrieren wir zwischen  $t = 0$  und  $t = +\infty$ , so erhalten wir

$$-I(0) = S(0) - S_\infty - b \int_0^{+\infty} I(t) dt.$$

Kombinieren wir die beiden Ergebnisse, so erhalten wir die Formel (16.5), die zeigt, dass  $S_\infty > 0$  ist.

Wenn die anfängliche Anzahl der Infizierten  $I_0$  im Vergleich zur Bevölkerungsgröße  $N$  klein ist, was zu Beginn einer Epidemie in einer Stadt oft der Fall ist, führt Formel (16.5) mit  $S_\infty = N - R_\infty$  zu

$$-\log \left( 1 - \frac{R_\infty}{N} \right) \approx \mathcal{R}_0 \frac{R_\infty}{N}, \quad (16.6)$$

wobei per Definition

$$\mathcal{R}_0 = \frac{aN}{b}$$

ist. Gleichung (16.6) hat nur dann eine positive Lösung, wenn  $\mathcal{R}_0 > 1$  ist. Kermack und McKendrick kommen also zu folgendem Schluss: Die Epidemie infiziert nur dann einen nicht vernachlässigbaren Anteil der Bevölkerung, wenn  $\mathcal{R}_0 > 1$  ist. Es gibt einen Schwellenwert für die Bevölkerungsdichte  $N^* = b/a$ , unterhalb dessen eine Epidemie nicht auftreten kann.

Wenn die Populationsgröße  $N$  knapp über diesem Schwellenwert liegt ( $N = N^* + \varepsilon$ ), kommt es zu einer Epidemie mit kleiner Amplitude. Es folgt aus (16.6), dass  $R_\infty \approx 2\varepsilon$  ist. Also ist  $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$ : Die Epidemie bringt die anfällige Population genauso weit unter den Schwellenwert  $N^*$ , wie sie ursprünglich darüber lag.

In der Tat folgt unter Verwendung der Näherung  $-\log(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$  aus Gleichung (16.6)

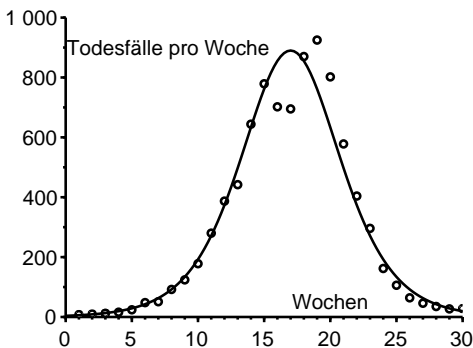
$$\frac{R_\infty}{N} + \frac{1}{2} \left( \frac{R_\infty}{N} \right)^2 \approx \mathcal{R}_0 \frac{R_\infty}{N}.$$

Somit ist  $R_\infty \approx 2(\mathcal{R}_0 - 1)N = 2 \frac{\varepsilon}{N^*} (N^* + \varepsilon) \approx 2\varepsilon$ .

Wie im Malariamodell von Ross (Kapitel 12) hat die Bedingung  $\mathcal{R}_0 > 1$  eine einfache Interpretation. Da  $aN$  die Anzahl der Personen ist, die eine infizierte Person pro Zeiteinheit zu Beginn der Epidemie ansteckt, und da  $1/b$  die durchschnittliche Infektionsdauer ist, ist  $\mathcal{R}_0 = aN/b$  die durchschnittliche Anzahl der Sekundärfälle durch eine infizierte Person zu Beginn der Epidemie.

Bei tödlichen Krankheiten ist  $R(t)$  die kumulative Anzahl der Todesfälle seit Beginn der Epidemie und  $\frac{dR}{dt}$  ist die Anzahl der Todesfälle pro Zeiteinheit. Kermack und McKendrick stellten fest, dass der Graph der Funktion  $\frac{dR}{dt}$  in ihrem mathematischen Modell die Glockenform hat, die man von einer Epidemiekurve erwartet (Abb. 16.4).

Abbildung 16.4: Die Funktion  $dR/dt$  in Abhängigkeit von der Zeit und die Daten für die Anzahl der Todesfälle pro Woche während einer Pestepidemie in Bombay in den Jahren 1905–1906.



Um  $\frac{dR}{dt}$  zu erhalten, teilten sie die Gleichung (16.2) durch (16.4) und erhielten  $\frac{dS}{dR} = -aS/b$ . Also ist  $S(t) = S(0) \exp(-aR(t)/b)$ . Setzen wir dies in Gleichung (16.4) ein und verwenden wir  $S(t) + I(t) + R(t) = N$ , so erhalten wir die Gleichung

$$\frac{dR}{dt} = b \left[ N - R - S(0) \exp\left(-\frac{a}{b}R\right) \right], \quad (16.7)$$

die immer noch nicht explizit gelöst werden kann. Wenn jedoch  $\frac{a}{b}R(t)$  während der gesamten Epidemie klein bleibt, ergibt die Approximation  $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$

$$\frac{dR}{dt} \approx b \left[ N - R - S(0) + S(0) \frac{a}{b}R - S(0) \frac{a^2}{2b^2}R^2 \right]. \quad (16.8)$$

Dies ist eine sogenannte Riccati-Gleichung mit zwei konstanten Lösungen, einer positiven  $R_+$  und einer negativen  $R_-$ , die durch die Wurzeln des Polynoms zweiten Grades in  $R$  auf der rechten Seite von (16.8) gegeben sind. Sei  $\tilde{R}(t)$  die exakte Lösung von (16.8) und setze  $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$ . Dann erfüllt  $Q(t)$  eine Bernoulli-Differentialgleichung ähnlich der von Daniel Bernoulli und Verhulst (siehe (4.5) und (6.1)). Wir können also die Formel (6.2) direkt anpassen, um  $Q(t)$  zu erhalten. Eine einfache, aber langwierige Berechnung zeigt, dass  $\frac{dQ}{dt}$  von der Form

$$\alpha / \cosh^2(\beta t - \gamma)$$

ist, wobei  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$  Konstanten sind, die auf komplizierte Weise von den Parametern des Modells abhängen. Da  $\frac{dR}{dt} \approx \frac{d\tilde{R}}{dt} = \frac{dQ}{dt}$  gilt, konnten Kermack und McKendrick ( $\alpha, \beta, \gamma$ ) wählen, um ihre Daten anzupassen. Natürlich können moderne Computer und Software die Differentialgleichung (16.7) leicht numerisch lösen, ohne diese Näherungen durchzulaufen.

Die so erhaltene Kurve für  $\frac{dR}{dt}$  passte gut zu den Daten für die Anzahl der Todesfälle pro Woche während der Pestepidemie in Bombay zwischen Dezember 1905 und Juli 1906 (Abb. 16.4).

Kermack und McKendrick betrachteten auch das allgemeinere Modell, bei dem die Infektiosität  $a(x)$  von der Zeit  $x$  seit der Infektion abhängt und bei dem die Genesungsrate  $b(x)$  ebenfalls von  $x$  abhängt. Die Gleichung, die das endgültige Ausmaß der Epidemie angibt, wenn die anfängliche Anzahl

der infizierten Fälle klein ist, lautet immer noch (16.6), aber mit

$$\mathcal{R}_0 = N \int_0^{+\infty} a(x) e^{-\int_0^x b(y) dy} dx. \quad (16.9)$$

Der Parameter  $\mathcal{R}_0$  hat die gleiche Interpretation wie im vorigen Fall: Er ist die durchschnittliche Anzahl der Sekundärfälle durch eine infizierte Person zu Beginn der Epidemie. Man beachte die Ähnlichkeit zwischen (16.9) und Lotkas Formel (10.2) für  $\mathcal{R}_0$  in der Demografie: Das Alter wird durch die Zeit seit der Infektion ersetzt, das Überleben durch die Wahrscheinlichkeit  $e^{-\int_0^x b(y) dy}$ , noch infiziert zu sein, die altersspezifische Geburtenrate durch die Kontaktrate  $Na(x)$ .

Kermack und McKendrick entwickelten in den 1930er Jahren mehrere andere mathematische Modelle von Epidemien. Diese sind immer noch die Bausteine für die meisten der komplexeren Modelle, die heutzutage in der Epidemiologie verwendet werden. Der Parameter  $\mathcal{R}_0$  spielt immer noch eine zentrale Rolle bei der Analyse des Modells.

McKendrick ging 1941 in den Ruhestand und starb 1943. Zwischen 1930 und 1933 war Kermack Koautor einiger Artikel über mathematische Physik mit William McCrea und Edmund Whittaker, beide von der mathematischen Abteilung der Universität Edinburgh. In den 1930er und 1940er Jahren versuchte Kermacks Forschungsgruppe von Chemikern, neue Moleküle mit antimalarialer Aktivität zu synthetisieren, jedoch mit begrenztem Erfolg. 1938 war Kermack zusammen mit Philip Eggleton Autor eines populären Buches über elementare Biochemie, *Der Stoff, aus dem wir gemacht sind*. Er wurde 1944 zum *Fellow of the Royal Society* gewählt und übernahm 1949 den Lehrstuhl für Biochemie an der Universität Aberdeen. Später diente er als Dekan der wissenschaftlichen Fakultät. Er ging 1968 in den Ruhestand und starb 1970.

## Weitere Lektüre

1. Advisory Committee appointed by the Secretary of State for India: Reports on plague investigations in India. XXII. *J. Hyg.* 7, 724–798 (1907) [ncbi.nlm.nih.gov](http://ncbi.nlm.nih.gov)
2. Davidson, J.N., Yates, F., McCrea, W.H.: William Ogilvy Kermack 1898–1970. *Biol. Mem. Fellows R. Soc.* 17, 399–429 (1971)
3. Gani, J.: A.G. McKendrick. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, S. 323–327. Springer (2001)
4. Harvey, W.F.: A.G. McKendrick 1876–1943. *Edinb. Med. J.* 50, 500–506 (1943)
5. McKendrick, A.G.: Applications of mathematics to medical problems. *Proc. Edinb. Math. Soc.* 13, 98–130 (1926)
6. Kermack, W.O., McKendrick, A.G.: A contribution to the mathematical theory of epidemics. *Proc. R. Soc. Lond. A* 115, 700–721 (1927) [gallica.bnf.fr](http://gallica.bnf.fr)

## Kapitel 17

### Haldane und Mutationen (1927)

In einem anderen Abschnitt seines Artikels von 1922 betrachtete Fisher das Problem eines mutierten Gens, das mit einer gegebenen Wahrscheinlichkeitsverteilung an eine zufällige Anzahl von Nachkommen weitergegeben werden kann. Das Problem war formal das gleiche wie das des Aussterbens von Familiennamen, aber in einem genetischen Kontext. Fisher zeigte, dass, wenn die Wahrscheinlichkeitsverteilung eine Poisson-Verteilung ist und wenn das mutierte Gen keinen selektiven Vorteil hat, das mutierte Gen sehr langsam aus der Population verschwinden kann. Im Jahr 1927 trieb der britische Biologe Haldane die Untersuchung dieses Modells weiter voran und zeigte, dass die Wahrscheinlichkeit, dass ein mutiertes vorteilhaftes Gen sich selbst erhält, das Doppelte seines selektiven Vorteils beträgt. Er gab auch eine strengere Behandlung des Aussterbeproblems.

John Burdon Sanderson Haldane wurde 1892 in Oxford geboren, wo sein Vater Professor für Physiologie an der Universität war. Haldane studierte am *Eton College* und ab 1911 am *New College* der Universität Oxford. Nachdem er sich in seinem ersten Jahr auf Mathematik konzentriert hatte, wandte er sich den Geisteswissenschaften zu. Sein Studium wurde durch den Ersten Weltkrieg unterbrochen, in dem er in Frankreich und im Irak diente. Nachdem er verwundet worden war, wurde er als Militärausbilder nach Indien geschickt. Im Jahr 1915 veröffentlichte er einen ersten Artikel, in dem er genetische Experimente an Mäusen diskutierte, die er vor dem Krieg begonnen hatte. 1919 wurde er Mitglied des *New College*, wo er Physiologie lehrte und wie sein Vater die Atmung studierte. 1923 trat er in das biochemische Labor von F. G. Hopkins<sup>1</sup> an der Universität Cambridge ein, wo er sich auf die Kinetik von Enzymen konzentrierte. Er veröffentlichte auch einen Zukunftsroman, *Daedalus oder Wissenschaft und die Zukunft* (1923), und einen Traktat mit dem Titel *Callinicus, Eine Verteidigung der chemischen Kriegsführung* (1925). Zwischen 1924 und 1934 schrieb er eine Serie von zehn Artikeln mit

---

<sup>1</sup>Frederick Gowland Hopkins, der 1929 den Nobelpreis für Physiologie oder Medizin für seine Arbeit über Vitamine erhielt.



dem Titel *Eine mathematische Theorie der natürlichen und künstlichen Selektion*.



Abbildung 17.1:  
Haldane (1892–1964)

Im fünften Artikel der Serie, der 1927 veröffentlicht wurde, überdachte Haldane ein anderes genetisches Modell, das Fisher 1922 untersucht hatte, ein Modell, das sich auf Mutationen konzentrierte. Fisher hatte die Wahrscheinlichkeit untersucht, mit der ein mutiertes Gen in eine Population eindringt oder verschwindet. Dieses Problem ist formal das gleiche wie das von Bienaymé, Galton und Watson bezüglich des Aussterbens von Familiennamen. Fisher nahm jedoch keinen Bezug auf diese Arbeiten, obwohl er den Artikel von Galton und Watson gelesen haben könnte, der im Anhang von Galtons Buch *Natürliche Vererbung* vom Jahr 1889 abgedruckt ist. Wie in Kapitel 9 nennen wir  $p_k$  die Wahrscheinlichkeit, dass ein Gen in der ersten Generation an  $k$  Nachkommen weitergegeben wird ( $k \geq 0$ ). Fisher betrachtete auch die erzeugende Funktion  $f(x) = p_0 + p_1x + p_2x^2 + \dots + p_kx^k + \dots$ , mit der Ausnahme, dass er keine obere Schranke für  $k$  festlegte: Die Summe kann eine unendliche Anzahl von Termen enthalten. Ausgehend von einem Individuum mit dem mutierten Gen in Generation 0 ist die Wahrscheinlichkeit, dass dieses Gen in  $k$  Individuen vorhanden ist, der Koeffizient von  $x^k$  in  $f_1(x) = f(x)$  für Generation 1, in  $f_2(x) = f(f(x))$  für Generation 2, in  $f_3(x) = f(f(f(x)))$  für Generation 3 usw. Auf diese Weise wird deutlich, dass die folgende Gleichung gilt:

$$f_n(x) = f(f_{n-1}(x)) \quad (17.1)$$

Diese Gleichung ist wesentlich praktischer als die von Watson abgeleitete Gleichung  $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$ . Insbesondere folgt aus (17.1), dass die Aussterbewahrscheinlichkeit innerhalb von  $n$  Generationen  $x_n = f_n(0)$  die Iterationsformel  $x_n = f(x_{n-1})$  erfüllt, wie Bienaymé bereits bemerkt hatte.

Als Beispiel betrachtete Fisher den Fall einer Pflanze mit einem mutierten Gen, die  $N$  Samen produzieren kann, wobei jeder Samen eine Wahrscheinlichkeit  $q$  hat, zu überleben und eine neue Pflanze zu produzieren. Die Wahrscheinlichkeit  $p_k$ ,  $k$  Nachkommen mit dem mutierten Gen zu erhalten, ist binomisch:  $p_k = \binom{N}{k} q^k (1-q)^{N-k}$  für alle  $0 \leq k \leq N$  und  $p_k = 0$  für alle  $k > N$ . Die erzeugende Funktion ist dann  $f(x) = (1 - q + qx)^N$ . Sei  $\mathcal{R}_0 = Nq$  die mittlere Anzahl der Samen, die überleben, um eine neue Pflanze zu erzeugen. Wenn  $N$  groß ist und  $q$  klein ist, dann gilt

$$f(x) = \left(1 + \frac{\mathcal{R}_0}{N}(x-1)\right)^N \approx e^{\mathcal{R}_0(x-1)} = e^{-\mathcal{R}_0} \sum_{k=0}^{+\infty} \frac{(\mathcal{R}_0 x)^k}{k!}.$$

Die Wahrscheinlichkeitsverteilung ( $p_k$ ) konvergiert gegen  $e^{-\mathcal{R}_0} (\mathcal{R}_0)^k / k!$ , was als Poisson-Verteilung bezeichnet wird. Fisher berechnete dann die Aussterbewahrscheinlichkeit innerhalb von  $n$  Generationen mit  $x_0 = 0$ ,  $x_n \approx \exp(\mathcal{R}_0[x_{n-1} - 1])$  und den Zahlenwerten  $N = 80$  und  $q = 1/80$ . In diesem Fall ist  $\mathcal{R}_0 = Nq = 1$ . Eine langwierige Berechnung zeigt, dass  $x_{100} \approx 0,98$  ist: Ein mutiertes Gen ohne Selektionsvorteil ( $\mathcal{R}_0 = 1$ ) verschwindet sehr langsam. Es besteht noch eine 2%ige Chance, dass das Gen nach 100 Generationen in der Population vorhanden ist. 1922 hat Fisher die Untersuchung dieses Modells nicht weiter vorangetrieben.

In Fortsetzung von Fishers Arbeit bemerkte Haldane in seinem Artikel von 1927 erstmals, dass für jede Wahrscheinlichkeitsverteilung ( $p_k$ ) mit  $p_0 > 0$  die Gleichung  $x = f(x)$  genau zwei Wurzeln im Intervall  $(0, 1]$  hat, wenn die mittlere Anzahl  $\mathcal{R}_0$  der Nachkommen, die das mutierte Gen tragen, größer als 1 ist, d. h. wenn das mutierte Gen einen Selektionsvorteil hat. Außerdem ist die Aussterbewahrscheinlichkeit  $x_\infty$ , die der Grenzwert von  $x_n$  für  $n \rightarrow +\infty$  ist, die kleinste der beiden Wurzeln von  $x = f(x)$ : Das Gen hat eine Wahrscheinlichkeit ungleich Null, sich in der Population anzusiedeln. Im Gegensatz zu Bienaymé und Cournot lieferte Haldane einen Beweis für diese Schlussfolgerung.

Tatsächlich sind  $f'(x) \geq 0$  und  $f''(x) \geq 0$  auf dem Intervall  $[0, 1]$ . Die Funktion  $f(x)$  ist also monoton steigend und konvex. Die Annahmen  $f(0) = p_0 > 0$  und  $f'(1) = \mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + 3p_3 + \dots > 1$  implizieren, dass die Gleichung  $f(x) = x$  genau zwei Lösungen im Intervall  $(0, 1]$  hat:  $x = 1$  und  $x^*$  mit  $0 < x^* < 1$ . Haldane verwies dann auf einen Artikel von Gabriel Koenigs aus dem Jahr 1883: Ist  $x_n = f(x_{n-1})$  und gilt  $x_n \rightarrow x_\infty$ , so sind  $x_\infty = f(x_\infty)$  und  $|f'(x_\infty)| \leq 1$ . Gilt  $f'(1) > 1$ , so ist  $x_\infty = x^*$ .

Für den Fall einer Poisson-Verteilung mit  $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$  und  $\mathcal{R}_0$  nur

geringfügig größer als 1, ist die Aussterbewahrscheinlichkeit  $x_\infty$  sehr nahe bei 1. Die Gleichung  $f(x_\infty) = x_\infty$  ist dann äquivalent zu

$$\mathcal{R}_0(x_\infty - 1) = \log x_\infty \approx (x_\infty - 1) - \frac{(x_\infty - 1)^2}{2}.$$

Daraus folgt  $1 - x_\infty \approx 2(\mathcal{R}_0 - 1)$ . Haldane schloss daraus, dass die Wahrscheinlichkeit, dass das mutierte Gen nicht ausstirbt, das Doppelte seines Selektionsvorteils  $\mathcal{R}_0 - 1$  beträgt. Ohne Haldane zu zitieren, nahm Fisher in seinem Buch von 1930 als Beispiel den Fall, in dem  $\mathcal{R}_0 = 1,01$  ist, was eine 2%ige Chance ergibt, dass das mutierte Gen nicht ausstirbt.

Haldane wurde 1932 ein *Fellow of the Royal Society*. Er verließ Cambridge und wurde Professor für Genetik und später für Biometrie am *University College* in London. Sein besonderes Interesse galt damals der Humangenetik: Abschätzung von Mutationsraten, genetische Karten von Chromosomen usw. Neben seinen wissenschaftlichen Büchern (*Tierbiologie* 1927 mit Julian Huxley, *Enzyme* 1930, *Die Ursachen der Evolution* 1932, *Die Biochemie der Genetik* 1954) veröffentlichte er eine große Anzahl von wissenschaftlichen Artikeln in der Presse (zum Beispiel über den Ursprung des Lebens) und einige Aufsätze (*Die Ungleichheit des Menschen* 1932, *Die Philosophie eines Biologen* 1935, *Die marxistische Philosophie und die Wissenschaften* 1938, *Vererbung und Politik* 1938, *Wissenschaftliche Fortschritte* 1947). Nach mehreren Besuchen in Spanien während des Bürgerkriegs versuchte er, sein eigenes Land davon zu überzeugen, Schutzräume gegen Luftangriffe zu bauen. Während des Zweiten Weltkriegs arbeitete er an Atmungsproblemen in U-Booten. Seit 1942 Mitglied der kommunistischen Partei, trat er 1950 wegen der offiziellen Ablehnung der Mendelschen Genetik in der UdSSR aufgrund des Einflusses von Lyssenko aus. 1957 ließ er sich in Indien nieder, wo er seine Forschungen fortsetzte, zunächst am Indischen Statistischen Institut in Kalkutta und später in Bhubaneswar. Nachdem er die indische Staatsbürgerschaft angenommen hatte, starb er 1964.

## Weitere Lektüre

1. Clark, R.: *J.B.S., The Life and Work of J.B.S. Haldane*. London (1968)
2. Haldane, J.B.S.: A mathematical theory of natural and artificial selection, Part V, Selection and mutation. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 23, 838–844 (1927)
3. Haldane, J.B.S.: *The Causes of Evolution*. Longmans (1932) archive.org
4. Pirie, N.W.: John Burdon Sanderson Haldane 1892-1964. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 12, 218–249 (1966)

## Kapitel 18

# Erlang und Steffensen über die Aussterbewahrscheinlichkeit (1929–1933)

Im Jahr 1929 befasste sich der dänische Telefoningenieur Erlang erneut mit dem Problem des Aussterbens von Familiennamen. Sein Landsmann, der Statistiker Steffensen, arbeitete eine vollständige Lösung des Problems aus. Er zeigte insbesondere, dass die Erwartung der Anzahl der Nachkommen in jeder Generation exponentiell wächst und schlug damit die Brücke zwischen stochastischen und deterministischen Bevölkerungsmodellen.

Agner Krarup Erlang wurde 1878 in Lønborg in Dänemark geboren. Sein Vater war ein Schulmeister. Zwischen 1896 und 1901 studierte der junge Erlang Mathematik, Physik und Chemie an der Universität von Kopenhagen. Anschließend unterrichtete er mehrere Jahre an Gymnasien, wobei er sein Interesse an der Mathematik, insbesondere der Wahrscheinlichkeitstheorie, nicht verlor. Er lernte Jensen, Chefingenieur der Kopenhagener Telefongesellschaft und Amateur-Mathematiker, kennen. Jensen überzeugte ihn 1908, in das neue Forschungslabor der Telefongesellschaft einzutreten. Erlang begann, Artikel über die Anwendungen der Wahrscheinlichkeitstheorie auf die Verwaltung von Telefongesprächen zu veröffentlichen. Im Jahr 1917 entdeckte er eine Formel für Wartezeiten, die schnell von Telefongesellschaften in der ganzen Welt verwendet wurde. Seine Artikel, die zuerst auf Dänisch veröffentlicht wurden, wurden dann in mehrere andere Sprachen übersetzt.

1929 interessierte sich Erlang für das gleiche Problem des Aussterbens, das Bienaymé, Galton und Watson vor ihm für Familiennamen und Fisher und Haldane für mutierte Gene untersucht hatten. Wie seine Vorgänger konnte er keine der Arbeiten, die veröffentlicht worden waren. Er nannte wieder  $p_k$  die Wahrscheinlichkeit für ein Individuum,  $k$  Nachkommen zu haben, und bemerkte, dass die Wahrscheinlichkeit  $x_n$  des Aussterbens innerhalb von  $n$  Generationen  $x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 (x_{n-1})^2 + \dots = f(x_{n-1})$  ist, mit  $x_0 = 0$ . Er bemerkte auch, dass die endgültige Aussterbewahrscheinlichkeit  $x_\infty$ , die der Grenzwert von  $x_n$  für  $n \rightarrow +\infty$  ist, eine Lösung der Gleichung  $x_\infty = f(x_\infty)$  ist. Er erkannte, dass  $x = 1$  immer eine Lösung ist und dass eine weitere Lösung zwischen 0 und 1 existiert, wenn die durchschnittliche Anzahl der

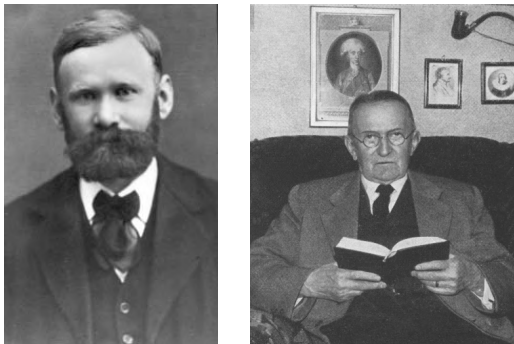


Abbildung 18.1: Erlang (1878–1929) und Steffensen (1873–1961)

Nachkommen  $\mathcal{B}_0 = f'(1)$  größer als 1 ist. Aber es scheint, dass er nicht herausfinden konnte, welche dieser beiden Lösungen die richtige ist. Wie Galton reichte er das Problem im Jahr 1929 bei einer dänischen Mathematikzeitschrift, *Matematisk Tidsskrift*, ein:

„Frage 15. Wenn die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum  $k$  Kinder hat,  $p_k$  ist, wobei  $p_0 + p_1 + p_2 + \dots = 1$  gilt, finde die Wahrscheinlichkeit, dass seine Familie ausstirbt.“

Leider starb Erlang im selben Jahr im Alter von 51 Jahren. Er starb kinderlos.<sup>1</sup> Ein Professor für Versicherungsmathematik an der Universität Kopenhagen, Johan Frederik Steffensen, griff Erlangs Frage auf. Er veröffentlichte 1930 in derselben dänischen Zeitschrift seine Lösung: Die Aussterbewahrscheinlichkeit  $x_\infty$  ist immer die kleinste Wurzel der Gleichung  $x = f(x)$  im Intervall  $[0, 1]$ , wie schon Bienaymé und Haldane festgestellt hatten. Der Beweis von Steffensen ist derjenige, der in modernen Lehrbüchern zu finden ist.

Die Aussterbewahrscheinlichkeit  $x_\infty$  ist eine Lösung von  $x = f(x)$  im Intervall  $[0, 1]$ . Sei  $x^*$  die kleinste solche Lösung. Per Definition ist  $x^* \leq x_\infty$ . Es gilt  $x^* = f(x^*) \geq p_0 = x_1$ . Nehmen wir durch Induktion an, dass  $x^* \geq x_n$  ist. Dann ist  $x^* = f(x^*) \geq f(x_n) = x_{n+1}$ , da die Funktion  $f(x)$  monoton steigend ist. Also ist  $x^* \geq x_n$  für alle  $n$ . Nehmen wir den Grenzwert, so ist  $x^* \geq x_\infty$ . Also ist  $x_\infty = x^*$ .

<sup>1</sup>Zu seinem Gedenken beschloß das Internationale Telefon-Beratungskomitee 1946, die Maßeinheit für die Intensität des Telefonverkehrs „Erlang“ zu nennen. „Erlang“ ist auch der Name für eine Programmiersprache der Firma Ericsson.

Steffensen gab auch eine formale Erklärung dafür, warum  $x = 1$  die einzige Wurzel von  $x = f(x)$  ist, wenn die mittlere Anzahl der Nachkommen  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$  kleiner oder gleich 1 ist (Abb. 18.2a) und warum es nur eine andere Wurzel als  $x = 1$  für den Fall gibt, dass  $\mathcal{R}_0 > 1$  ist (Abb. 18.2b). Man beachte, dass  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$  die Steigung der Funktion  $f(x)$  bei  $x = 1$  ist.

Für jede Wurzel von  $x = f(x)$  gilt  $1 - x = 1 - f(x) = 1 - p_0 - \sum_{k=1}^{+\infty} p_k x^k = \sum_{k=1}^{+\infty} p_k (1 - x^k)$ . Angenommen,  $x \neq 1$ . Dividieren wir durch  $1 - x$ , so erhalten wir  $1 = p_1 + p_2(1+x) + p_3(1+x+x^2) + \dots$ . Wenn  $x$  von 0 auf 1 steigt, steigt die rechte Seite dieser Gleichung von  $1 - p_0$  auf  $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ . Wenn  $\mathcal{R}_0 < 1$  ist, dann hat diese Gleichung keine Lösung. Wenn  $\mathcal{R}_0 \geq 1$  ist und wenn wir den trivialen Fall ausschließen, in dem  $p_1 = 1$  ist, dann ist die rechte Seite der Gleichung eine Funktion von  $x$ , die streng monoton steigend ist. Sonst gäbe es kein  $k \geq 2$  mit  $p_k \neq 0$  und wir hätten  $\mathcal{R}_0 = p_1 < 1$ . Folglich hat die Gleichung genau eine Lösung im Intervall  $[0, 1]$ , wenn  $\mathcal{R}_0 \geq 1$  ist.

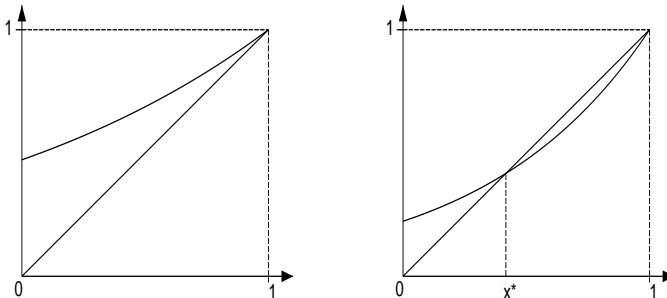


Abbildung 18.2: Graphen der Funktionen  $y = x$  und  $y = f(x)$  im Beispiel aus Kapitel 17,  $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$ , mit  $\mathcal{R}_0 = 0,75 < 1$  [links] bzw.  $\mathcal{R}_0 = 1,5 > 1$  [rechts].

Steffensen, der auch Präsident der Dänischen Aktuariellen Gesellschaft und der Dänischen Mathematischen Gesellschaft war, wurde 1930 an die Universität London eingeladen. Sein britischer Kollege W. P. Elderton erzählte ihm von den Arbeiten von Galton und Watson. Im Jahr 1933 veröffentlichte Steffensen einen neuen Artikel in den Annalen des Instituts Henri Poincaré, wo er 1931 eine Konferenz gehalten hatte. Er fasste die Ergebnisse seines Artikels auf Dänisch zusammen und verglich sie mit denen von Watson. Er zeigte auch, dass der Erwartungswert der Anzahl der Nachkommen in der Generation  $n$  gleich  $(\mathcal{R}_0)^n$  ist.

Sei  $p_{k,n}$  die Wahrscheinlichkeit, dass es  $k$  Nachkommen in der Generation  $n$  gibt, ausgehend von einem Individuum in der Generation 0. In seinem Artikel von 1930 hatte Steffensen wie seine Vorgänger bemerkt, dass die erzeugende Funktion  $f_n(x) = \sum_{k=0}^{+\infty} p_{k,n} x^k$  die Gleichungen  $f_1(x) = f(x)$  und  $f_n(x) = f(f_{n-1}(x))$  erfüllt. Sei  $M_n$  der Erwartungswert für die Anzahl der Nachkommen in der Generation  $n$ . Dann gilt  $M_n = \sum_{k=1}^{+\infty} k p_{k,n} = f_n'(1)$ . Mit einer Ableitung erhalten wir  $f_n'(x) = f'(f_{n-1}(x)) \times f_{n-1}'(x)$ . Somit ist  $M_n = f_n'(1) = f'(f_{n-1}(1)) \times f_{n-1}'(1) = f'(1) \times M_{n-1} = \mathcal{R}_0 \times M_{n-1}$ . Da  $M_1 = f_1'(1) = f'(1) = \mathcal{R}_0$  ist, folgt  $M_n = (\mathcal{R}_0)^n$  für alle  $n$ .

Die erwartete Anzahl der Nachkommen steigt oder sinkt also geometrisch, je nachdem, ob  $\mathcal{R}_0$  größer oder kleiner als 1 ist. Der Erwartungswert der Anzahl der Nachkommen verhält sich wie in den deterministischen Modellen des Bevölkerungswachstums, die von Euler und Malthus betrachtet wurden. Aber auch wenn  $\mathcal{R}_0 > 1$  ist, gibt es eine positive Wahrscheinlichkeit  $x_\infty$ , dass die Familie ausstirbt. Diese Möglichkeit tritt in deterministischen Modellen nicht auf. Der stochastische Prozess, der von Steffensen und seinen Vorgängern untersucht wurde, ist immer noch das Grundelement vieler realistischerer Modelle der Populationsdynamik. Wir werden dieses Problem ein letztes Mal in Kapitel 20 erwähnen. Was Steffensen betrifft, so blieb er bis 1943 Professor an der Universität von Kopenhagen und starb 1961.

### Weitere Lektüre

1. Brockmeyer, E., Halstrøm, H.L., Jensen, A.: The life and works of A.K. Erlang. *Trans. Dan. Acad. Techn. Sci.* 2 (1948)
2. Erlang, A.K.: Opgave Nr. 15. *Mat. Tidsskr. B*, 36 (1929) → Guttorp (1995)
3. Guttorp, P.: Three papers on the history of branching processes. *Int. Stat. Rev.* 63, 233–245 (1995) [www.stat.washington.edu/research/reports/1992/tr242.pdf](http://www.stat.washington.edu/research/reports/1992/tr242.pdf)
4. Heyde, C.C.: Agner Krarup Erlang. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, S. 328–330. Springer (2001)
5. Nørdlund, N.E.: Johan Frederik Steffensen in memoriam. *Nordisk Mat. Tidsskr.* 10, 105–107 (1962)
6. Ogborn, M.E.: Johan Frederik Steffensen, 1873–1961. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 125, 672–673 (1962)
7. Steffensen, J.F.: Om Sandssynligheden for at Afkommet uddør. *Mat. Tidsskr. B*, 19–23 (1930) → Guttorp (1995)
8. Steffensen, J.F.: Deux problèmes du calcul des probabilités. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 3, 319–344 (1933) [archive.numdam.org](http://archive.numdam.org)

## Kapitel 19

### Wright und zufällige genetische Drift (1931)

1931 entwickelte der amerikanische Biologe Sewall Wright die Untersuchung eines stochastischen Modells in der Populationsgenetik, das auf den gleichen Annahmen wie beim Hardy-Weinberg-Gesetz beruht, nur dass die Population nicht als unendlich groß angenommen wird. Die Frequenzen der Genotypen sind nicht mehr konstant. Eines der beiden Allele wird in der Tat verschwinden, aber vielleicht erst nach sehr langer Zeit. Die Interpretation dieses Modells blieb ein Streitpunkt zwischen Wright und Fisher, wobei letzterer der Meinung war, dass die natürliche Selektion eine wichtigere Rolle als die Stochastizität in der Evolution spielt.

Sewall Wright wurde 1889 in Massachusetts geboren. Sein Grundstudium absolvierte er an einem kleinen *College* in Illinois, wo sein Vater Wirtschaftswissenschaften lehrte. Nach einem Master-Abschluss in Biologie an der Illinois-Universität in Urbana und einem Sommerkurs am Labor in *Cold Spring Harbor* promovierte Wright an der Harvard-Universität über die Vererbung der Fellfarbe beim Meerschweinchen. Zwischen 1915 und 1925 arbeitete er an der Abteilung für Tierhaltung des Landwirtschaftsministeriums in Washington weiter an Inzuchtversuchen mit Meerschweinchen. Er entwickelte die „Methode der Pfadkoeffizienten“, um diese Experimente zu analysieren. Danach wechselte er an die zoologische Abteilung der Universität von Chicago.

Beeinflusst von Fishers Artikel über Populationsgenetik aus dem Jahr 1922 (siehe Kapitel 14), schrieb Wright 1925 einen langen Artikel mit dem Titel *Evolution in Mendelschen Populationen*, der schließlich 1931 veröffentlicht wurde. Er untersuchte insbesondere ein mathematisches Modell, das implizit in 1930 in Fishers Buch *Die Genetische Theorie der Natürlichen Selektion* auftauchte. Wie beim Hardy-Weinberg-Gesetz betrachtet dieses Modell den Fall, dass es nur zwei mögliche Allele  $A$  und  $a$  für einen Genort gibt, aber die Population wird nicht als unendlich groß angenommen. Der Punkt ist, zu sehen, ob das Entfernen dieser Annahme einen Einfluss auf die genetische Zusammensetzung der Population hat. Sei  $N$  die Gesamtzahl der Individuen, von der angenommen wird, dass sie in allen Generationen gleich ist. Jedes



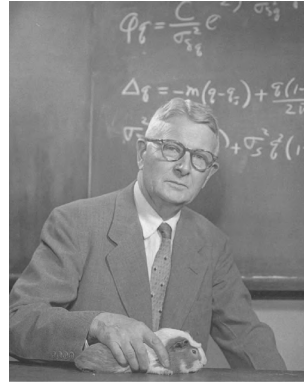


Abbildung 19.1:  
Wright (1889–1988)

Individuum hat zwei Allele. Es gibt also insgesamt  $2N$  Allele in der Population in jeder Generation. Das Modell geht außerdem davon aus, dass die Paarung zufällig erfolgt. Wenn es  $i$  Allele  $A$  und  $2N - i$  Allele  $a$  in der Generation  $n$  gibt, dann wird ein zufällig unter den Individuen der Generation  $n + 1$  ausgewähltes Allel  $A$  mit einer Wahrscheinlichkeit  $\frac{i}{2N}$  und  $a$  mit einer Wahrscheinlichkeit  $1 - \frac{i}{2N}$  sein. Die Anzahl der  $A$ -Allele in der Generation  $n + 1$  wird also gleich  $j$  mit einer Wahrscheinlichkeit

$$p_{i,j} = \binom{2N}{j} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} \quad (19.1)$$

sein<sup>1</sup>, wobei  $\binom{2N}{j} = \frac{(2N)!}{j!(2N-j)!}$  der Binomialkoeffizient ist. Sei  $X_n$  die Anzahl der  $A$ -Allele in der Generation  $n$ : Sie ist eine Zufallsvariable (Abb. 19.2).

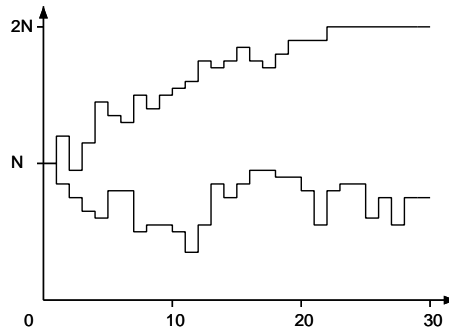
Man kann zeigen, dass der bedingte Erwartungswert von  $X_{n+1}$  gegeben  $X_n = i$  gleich  $i$  ist: Dies erinnert an das Hardy-Weinberg-Gesetz, bei dem die Frequenz des Allels  $A$  über Generationen hinweg konstant bleibt.

Man betrachte die erzeugende Funktion

$$f(x) = \sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} x^j = \left(1 - \frac{i}{2N} + \frac{ix}{2N}\right)^{2N},$$

<sup>1</sup>Malécot (1944) ist für diese Formulierung mit Markow-Ketten verantwortlich.

Abbildung 19.2: Zwei Simulationen zeigen die Variationen der Anzahl  $X_n$  der A-Allele während 30 Generationen mit  $N = 20$  und  $X_0 = 10$ .



Der bedingte Erwartungswert von  $X_{n+1}$  gegeben  $X_n = i$  ist dann

$$\sum_{j=0}^{2N} j p_{i,j} = f'(1) = i. \tag{19.2}$$

Allerdings ist es in diesem Modell möglich, dass, ausgehend von einer Anfangsbedingung  $X_0 = i$  mit  $0 < i < 2N$ , nach einer bestimmten Anzahl von Generationen zufällig das Ereignis  $X_n = 0$  eintritt. In einem solchen Fall wären alle Allele vom Typ  $a$  und  $X_n$  würde in allen zukünftigen Generationen gleich 0 bleiben. Die gleiche Fixierung würde beim Allel  $A$  eintreten, wenn  $X_n = 2N$  nach einer bestimmten Anzahl von Generationen. Zusammenfassend kann man sagen, dass, wenn man die Population wie im Hardy-Weinberg-Modell als unendlich groß annimmt, die beiden Allele nicht verschwinden können, weil ihre Frequenzen konstant bleiben. Wenn man die endliche Größe von Populationen berücksichtigt, wie im Fisher-Wright-Modell, schwanken die Frequenzen der beiden Allele und eines der Allele kann (und wird) verschwinden.

Ausgehend von  $X_0 = i$  können wir leicht die Wahrscheinlichkeit  $Q_i$  berechnen, dass die Population im Zustand  $X = 0$  fixiert ist. In der Tat muss  $Q_i$  die Randbedingungen

$$Q_0 = 1, \quad Q_{2N} = 0 \tag{19.3}$$

erfüllen. Außerdem ist

$$Q_i = \sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} Q_j, \tag{19.4}$$

denn  $p_{i,j} Q_j$  ist die Wahrscheinlichkeit, im Zustand  $X = 0$  ausgehend von

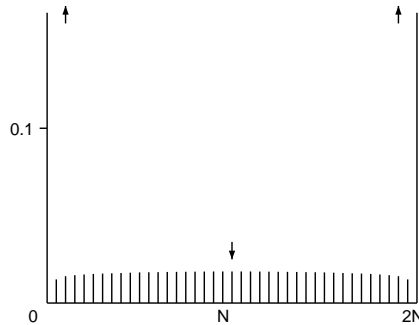
$X_0 = i$  und durch  $X_1 = j$  hindurch fixiert zu sein. Da  $\sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} = 1$  ist, sehen wir mit (19.2), dass

$$Q_i = 1 - \frac{i}{2N}$$

die Lösung des Systems (19.3)-(19.4) ist. Die Wahrscheinlichkeit, dass sich das System, ausgehend von  $i$  Allelen des Typs  $A$  in einer Population der Größe  $N$ , zu einer Population entwickelt, die nur das Allel  $a$  enthält, ist also gleich  $1 - \frac{i}{2N}$ . Analog dazu ist die Wahrscheinlichkeit, dass es sich in Richtung einer Population entwickelt, die nur das Allel  $A$  enthält, gleich  $\frac{i}{2N}$ .

Wright konnte zeigen, dass die Anzahl der Generationen, die bis zur Fixierung in einem der beiden Extremzustände vergehen, in der Größenordnung von  $2N$  Generationen liegt (Abb. 19.3). Für Populationen mit mehreren Millionen Individuen wäre diese Zeit so lang, dass die Frequenzen der Allele als nahezu konstant angesehen werden könnten, wie im Hardy-Weinberg-Gesetz.

Abbildung 19.3: Wahrscheinlichkeit, dass es nach 30 Generationen  $i$  Allele  $A$  in der Population gibt ( $i = 0, \dots, 2N$  auf der horizontalen Achse), wenn  $N = 20$  und  $X_0 = 10$  ist.



Nehmen wir nämlich an, dass es  $i_0$  Allele vom Typ  $A$  in der Generation 0 gibt. Sei  $u_i^{(n)}$  die Wahrscheinlichkeit, dass es  $i$  Allele vom Typ  $A$  in der Generation  $n$  gibt. Dann ist

$$u_j^{(n+1)} = \sum_{i=0}^{2N} u_i^{(n)} p_{i,j}$$

für alle  $j = 0, \dots, 2N$ . Wir haben bereits gesehen, dass für  $n \rightarrow +\infty$

$$u_0^{(n)} \rightarrow 1 - \frac{i_0}{2N}, \quad u_{2N}^{(n)} \rightarrow \frac{i_0}{2N}, \quad u_i^{(n)} \rightarrow 0$$

für alle  $0 < i < 2N$  gelten. Wright bemerkte, dass wenn  $u_i^{(n)} = v$  für alle  $i = 1, \dots, 2N - 1$  gilt, dann ist

$$u_j^{(n+1)} = v \binom{2N}{j} \sum_{i=1}^{2N-1} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} \quad (19.5)$$

für alle  $1 < j < 2N$ , weil  $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$  gilt. Wenn  $N$  groß genug ist, folgt

$$\begin{aligned} \frac{1}{2N} \sum_{i=1}^{2N-1} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} &\approx \int_0^1 x^j (1-x)^{2N-j} dx \\ &= \frac{j!(2N-j)!}{(2N+1)!}, \end{aligned} \quad (19.6)$$

wobei der Wert des Integrals durch aufeinanderfolgende partielle Integrationen erhalten wird. Kombinieren wir (19.5) und (19.6), so kommen wir schließlich für alle  $0 < j < 2N$  zu

$$u_j^{(n+1)} \approx \frac{2N}{2N+1} v = \left(1 - \frac{1}{2N+1}\right) u_j^{(n)}.$$

Die Wahrscheinlichkeiten  $u_j^{(n)}$  für alle  $0 < j < 2N$  nehmen also mit einer Rate von etwa  $1/2N$  pro Generation ab. Diese Rate ist sehr klein, wenn  $N$  groß ist. Es findet fast keine Abnahme statt, wenn zum Beispiel  $N$  in der Größenordnung von Millionen liegt.

Fisher hatte bereits 1922 versucht, diese Fixationsrate ( $1/2N$ ) abzuschätzen, hatte aber den Faktor 2 übersehen. Jedenfalls waren sich die beiden Wissenschaftler über die typische Größe  $N$  von Zuchtpopulationen uneinig. Für die Evolutionstheorie legte Wrights Arbeit nahe, dass zufällige genetische Drift in einer kleinen Population ein Mechanismus für die Entstehung von Arten sein könnte. Biologen, die an der Klassifizierung von Arten arbeiteten, hatten in der Tat festgestellt, dass Unterschiede zwischen Arten oder Unterarten oft keine offensichtliche Erklärung im Sinne der natürlichen Selektion hatten. Diese Idee wurde in den 1940er und 1950er Jahren von Fisher und seinem Kollegen E. B. Ford heftig bekämpft, die beide der Meinung wa-

ren, dass die zufällige genetische Drift im Vergleich zur natürlichen Selektion vernachlässigbar sei. Sie verwiesen insbesondere auf ihre Studie über die Schwankungen der Genfrequenzen in einer kleinen isolierten Population von Nachtfaltern (*Panaxia dominula*) in der Nähe von Oxford, bei der die drei Genotypen für ein bestimmtes Gen (häufige homozygote, heterozygote und seltene homozygote Genotypen) durch Augenschein unterschieden werden konnten. Eine weitere berühmte Kontroverse über den jeweiligen Einfluss der natürlichen Selektion und der zufälligen Drift konzentrierte sich auf Bänderschnecken der Gattung *Cepaea*. Realistischere Modelle der Evolution kombinieren nun zufällige Drift, Selektion, Mutation, Migration, nicht-zufällige Paarung usw. Die Rolle der Zufallsdrift wurde später von dem japanischen Wissenschaftler Motoo Kimura mit seiner „neutralen Theorie der molekularen Evolution“ erneut betont. Ein weiterer Auswuchs war die Entwicklung der Koaleszenztheorie (eingeführt von John Kingman 1982), welche die Abstammung von Genen zeitlich rückwärts bis zu dem Punkt verfolgt, an dem sie einen einzigen gemeinsamen Vorfahren haben.

Wright wurde 1934 Mitglied der Nationalen Akademie der Wissenschaften. Er arbeitete viele Jahre lang mit Theodosius Dobzhansky an der Genetik natürlicher Fliegenpopulationen (*Drosophila pseudoobscura*) in der Region des Tals des Todes. Er ging 1955 von der Universität von Chicago in den Ruhestand, blieb aber noch fünf Jahre als Professor an der Wisconsin-Madison Universität. Zwischen 1968 und 1978 veröffentlichte er eine vierbändige Abhandlung, die seine Arbeit über *Evolution und die Genetik von Populationen* zusammenfasst. Er erhielt 1984 den Balzan-Preis und starb 1988 im Alter von 98 Jahren.

## Weitere Lektüre

1. Fisher, R.A.: *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford (1930) [archive.org](http://archive.org)
2. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990)
3. Kimura, M.: *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge (1983)
4. Malécot, G.: Sur un problème de probabilités en chaîne que pose la génétique. *C. R. Acad. Sci. Paris* 219, 379–381 (1944)
5. Provine, W.B.: *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. Chicago (1989)
6. Wright, S.: Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97–159 (1931) [www.esp.org](http://www.esp.org)
7. Wright, S.: *Evolution and the Genetics of Populations*, Vol. 2. Chicago (1969)

## Kapitel 20

### Die Diffusion von Genen (1937)

Im Jahr 1937 untersuchten Ronald Fisher und drei russische Mathematiker, Kolmogorow, Petrowski und Piskunow, unabhängig voneinander eine partielle Differentialgleichung für die räumliche Ausbreitung eines vorteilhaften Gens. Sie zeigten, dass sich die Genfrequenz wie eine Welle verhält, die sich mit einer wohldefinierten Geschwindigkeit ausbreitet, die vom Vorteil des Gens und vom Diffusionskoeffizienten abhängt. Ihre Arbeiten waren der Ausgangspunkt für die Theorie der Reaktionsdiffusionsgleichungen.

Im Jahr 1937 wurden zwei Artikel veröffentlicht, in denen ein neuer Ansatz zur Untersuchung der räumlichen Heterogenität in der Populationsdynamik vorgestellt wurde. Fisher war der Autor des ersten Artikels mit dem Titel *Die Welle des Vormarsches der vorteilhaften Gene*, der in den *Annals of Eugenics* erschien. Er untersuchte die räumliche Ausbreitung eines günstigen Gens in einer Population. Zur Vereinfachung betrachtete er einen auf eine Dimension reduzierten Raum und nannte  $u(x, t)$  den Anteil der Population, der sich am Punkt  $x$  zum Zeitpunkt  $t$  befindet und das günstige Gen besitzt. Also ist  $0 \leq u(x, t) \leq 1$ . Um die natürliche Selektion einzubeziehen, verwendete er Gleichung (14.6) mit einer kontinuierlichen Zeitvariablen  $\frac{\partial u}{\partial t} = au(1-u)$ , wobei  $a$  ein positiver Parameter ist. Für einen gegebenen Wert von  $x$  erkennen wir die logistische Gleichung von Verhulst (siehe Kapitel 6) mit einer Lösung  $u(x, t)$ , die für  $t \rightarrow +\infty$  gegen 1 konvergiert. Weiterhin nahm Fisher an, dass die Nachkommen eines Individuums, das sich am Punkt  $x$  mit dem günstigen Gen befindet, nicht am selben Punkt bleiben, sondern sich zufällig in der Umgebung von  $x$  verteilen. In Analogie zur Physik argumentierte er, dass man der Gleichung für  $u(x, t)$  einen Diffusionsterm hinzufügen muss, was zu der partiellen Differentialgleichung

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au(1-u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (20.1)$$

führt. Wenn der Selektionskoeffizient  $a$  gleich Null ist, reduziert sich dies auf die Diffusionsgleichung, die von Fourier in seiner Wärmetheorie eingeführt und später von Fick für die Diffusion von physikalischen Teilchen verwen-

det wurde. Im Jahr 1904 hatte Ronald Ross begonnen, die zufällige Ausbreitung in der Populationsdynamik zu betrachten. Er fragte sich damals, wie die Dichte der Stechmücken mit zunehmender Entfernung von einer Brutstätte abnimmt. Karl Pearson und Lord Rayleigh waren auf das Problem aufmerksam geworden. Bis 1937 war die wissenschaftliche Literatur über Diffusionsgleichungen beträchtlich gewachsen, insbesondere im Anschluss an Einsteins Arbeiten über die Brownsche Bewegung.

Fisher zeigte, dass es Lösungen der Gleichung (20.1) der Form  $u(x, t) = U(x + vt)$  gibt, welche die drei Bedingungen

$$0 \leq u(x, t) \leq 1, \quad u(x, t) \xrightarrow{x \rightarrow -\infty} 0, \quad u(x, t) \xrightarrow{x \rightarrow +\infty} 1$$

erfüllen, vorausgesetzt, dass  $v \geq v^*$  mit  $v^* = 2\sqrt{aD}$  ist. Diese Lösungen verbinden den stationären Zustand  $u = 1$  mit dem günstigen Gen mit dem stationären Zustand  $u = 0$  ohne ein solches Gen. Sie stellen Wellen dar, die sich mit der Geschwindigkeit  $v$  in Richtung der abnehmenden Werte von  $x$  ausbreiten. Tatsächlich ist  $u(x - vT, t + T) = u(x, t)$ : Der Teil der Welle, der sich zum Zeitpunkt  $t$  an der Position  $x$  befand, bewegt sich zum Zeitpunkt  $t + T$  an die Position  $x - vT$ .

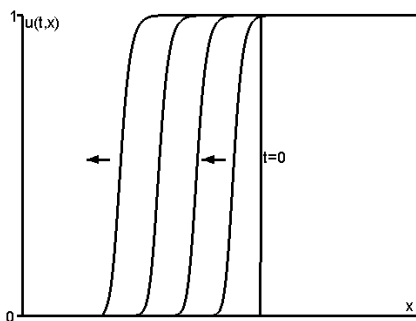


Abbildung 20.1: Ausbreitung eines günstigen Gens von rechts nach links mit der Geschwindigkeit  $v^*$ . Die Genfrequenz  $u(t, x)$  bei  $t = 0$  ist eine Treppenfunktion.

Fisher setzte  $z = x + vt$  und bemerkte, dass aus  $u(x, t) = U(z)$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = vU'(z), \quad \frac{\partial u}{\partial x} = U'(z), \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = U''(z)$$

folgt. Wenn  $u$  eine Lösung der Gleichung (20.1) ist, dann gilt

$$vU'(z) = aU(z)(1 - U(z)) + DU''(z). \quad (20.2)$$

Wenn  $u$  nahe bei 0 ist, d. h. für  $z \rightarrow -\infty$ , erwartete Fisher, dass  $U(z) \rightarrow 0$  und  $U'(z) \rightarrow 0$  gelten sollten. Bezeichnet  $k$  den Grenzwert von  $U'(z)/U(z)$  für  $z \rightarrow -\infty$ , so ergibt die Regel von de L'Hospital, dass  $U''(z)/U'(z)$  ebenfalls gegen  $k$  konvergiert. Daher gilt

$$U''(z)/U(z) = [U''(z)/U'(z)] \times [U'(z)/U(z)] \xrightarrow{z \rightarrow -\infty} k^2.$$

Dividieren wir Gleichung (20.2) durch  $U(z)$  und lassen wir  $z$  gegen  $-\infty$  konvergieren, so erhalten wir eine Gleichung zweiten Grades  $Dk^2 - vk + a = 0$ . Aber  $k$  muss eine reelle Zahl sein. Also muss die Diskriminante dieser Gleichung nichtnegativ sein:  $v^2 - 4aD \geq 0$ , oder  $v \geq 2\sqrt{aD} = v^*$ . Daher ist  $v \geq v^*$  eine notwendige Bedingung für die Existenz einer Welle, die sich mit der Geschwindigkeit  $v$  ausbreitet. Es ist auch eine hinreichende Bedingung, wie unten erläutert.

Fisher bemerkte, dass für eine große Klasse von Anfangsbedingungen, zum Beispiel für die Treppenfunktion mit  $u(x,0) = 0$  für alle  $x < 0$  und  $u(x,0) = 1$  für alle  $x \geq 0$ , nur die Welle gewählt wird, die sich genau mit der Geschwindigkeit  $v^*$  ausbreitet: Abbildung 20.1 zeigt, wie diese diskontinuierliche Anfangsbedingung allmählich zu einer glatten Welle wird, die sich in Richtung des abnehmenden  $x$  mit der Geschwindigkeit  $v^*$  ausbreitet.

Im selben Jahr 1937 und unabhängig von Fishers Arbeit untersuchten Andrei Nikolajewitsch Kolmogorow, Iwan Georgijewitsch Petrowski und Nikolai Semenowitsch Piskunow das gleiche Problem der Ausbreitung eines vorteilhaften Gens.

Kolmogorow wurde 1903 in Tambow in Russland geboren. Während seines Mathematikstudiums an der Staatlichen Universität in Moskau machte er einige wichtige Arbeiten über trigonometrische Reihen. Im Jahr 1929 wurde er Forscher am Institut für Mathematik und Mechanik und 1931 Universitätsprofessor. Er arbeitete an stochastischen Prozessen und deren Verbindung mit Differential- und partiellen Differentialgleichungen. Im Jahr 1933 veröffentlichte er eine Abhandlung, welche die modernen Grundlagen der Wahrscheinlichkeitstheorie legte. Seine Forschungsinteressen umfassten Topologie, Approximationstheorie, Markov-Ketten, Brownsche Bewegung und auch Anwendungen auf biologische Probleme. Im Jahr 1935 veröffentlichte er einen Artikel über Genetik, in dem er die Ergebnisse von Hardy, Fisher und Wright diskutierte. Im Jahr 1936 veröffentlichte er einen Artikel über eine Verallge-



meinerung des Lotka-Volterra-Systems.

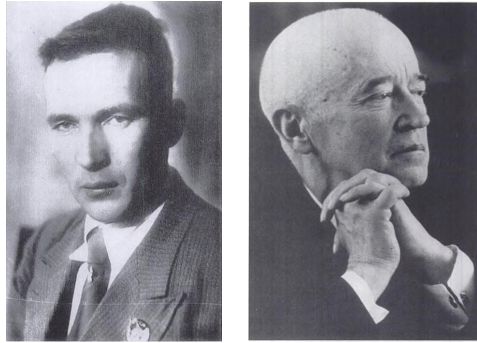


Abbildung 20.2: Kolmogorow (1903–1987) und Petrowski (1901–1973)

Petrowski wurde 1901 in Sewsk geboren. Er studierte auch Mathematik an der Staatlichen Universität Moskau, wo er 1933 Professor wurde. Er arbeitete hauptsächlich an der Theorie der partiellen Differentialgleichungen und an der Topologie reeller algebraischer Kurven, schrieb aber auch einige Artikel über gewöhnliche Differentialgleichungen und über die Wahrscheinlichkeitstheorie. Piskunow, der 1908 geboren wurde, war ein weiterer ehemaliger Mathematikstudent an der Staatlichen Universität in Moskau.

In den 1930er-Jahren hatte Kolmogorow Kontakte mit A. S. Serebrowski, einem Pionier der Populationsgenetik in Moskau. Durch den Aufstieg von Lyssenko, einem Agrarwissenschaftler, der es geschafft hatte, Stalin davon zu überzeugen, dass die Mendelsche Genetik eine „bürgerliche Pseudowissenschaft“ sei, wurde zu dieser Zeit die Verteidigung der Mendelschen Genetik in der UdSSR zunehmend gefährlich. Der Siebte Internationale Kongress für Genetik, der ursprünglich für 1937 in Moskau geplant war, wurde abgesagt. Viele sowjetische Genetiker wurden hingerichtet oder in Arbeitslager gesteckt.

In ihrem Artikel von 1937 mit dem Titel *Eine Untersuchung der Diffusionsgleichung mit Zunahme der Stoffmenge und ihre Anwendung auf ein biologisches Problem*, der im Bulletin der Staatlichen Universität in Moskau veröffentlicht wurde, verwendeten Kolmogorow, Petrowski und Piskunow dennoch ein mathematisches Modell, das auf der Mendelschen Genetik basierte. Ihr Modell war eine partielle Differentialgleichung der Form

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (20.3)$$

wobei  $u(x, t)$  wiederum die Frequenz des günstigen Gens am Punkt  $x$  und zum Zeitpunkt  $t$  ist. Es wird angenommen, dass die Funktion  $f(u)$  mehrere Bedingungen erfüllt:  $f(0) = f(1) = 0$ ,  $f(u) > 0$  für alle  $0 < u < 1$ ,  $f'(0) > 0$  und  $f'(u) < f'(0)$  für alle  $0 < u \leq 1$ . Die Autoren zeigten ein Ergebnis, das analog zu dem von Fisher ist, aber mit einem strengeren Beweis: Wenn für die Anfangsbedingung  $0 \leq u(x, 0) \leq 1$ ,  $u(x, 0) = 0$  für alle  $x < x_1$  und  $u(x, 0) = 1$  für alle  $x > x_2 \geq x_1$  gelten, dann breitet sich das Gen mit der Geschwindigkeit  $v^* = 2\sqrt{f'(0)D}$  aus.

Die Suche nach einer Lösung  $u(x, t) = U(z)$  mit  $z = x + vt$  führt zu der naheliegenden Verallgemeinerung der Gleichung (20.2)  $vU'(z) = f(U(z)) + DU''(z)$ . Diese Differentialgleichung zweiter Ordnung kann in ein System von Differentialgleichungen erster Ordnung umgeschrieben werden:

$$\frac{dU}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{vp - f(U)}{D}. \quad (20.4)$$

Erinnern wir uns, dass  $U(z) \rightarrow 0$  für  $z \rightarrow -\infty$  und  $U(z) \rightarrow 1$  für  $z \rightarrow +\infty$  gelten sollen. In der Nähe des stationären Zustands ( $U = 0, p = 0$ ) des Systems (20.4) haben wir  $f(U) \approx f'(0)U$ . Also kann (20.4) durch das lineare System

$$\frac{dU}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{vp - f'(0)U}{D} \quad (20.5)$$

angenähert werden. Die Suche nach Exponentiallösungen der Form  $U(z) = U_0 e^{kz}$  und  $p(z) = p_0 e^{kz}$  ergibt die charakteristische Gleichung  $Dk^2 - vk + f'(0) = 0$ , wie im Artikel von Fisher. Auch hier muss  $k$  eine reelle Zahl sein (sonst würde  $u$  oszillieren und negative Werte annehmen). Also ist  $v \geq 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$ . Die beiden Wurzeln für  $k$  sind dann reelle Zahlen und positiv. Wenn  $v > v^*$  ist, sind die beiden Wurzeln unterschiedlich und der stationäre Zustand ( $U = 0, p = 0$ ) ist ein instabiler Knoten. Wenn  $v = v^*$ , sind die beiden Wurzeln identisch und ( $U = 0, p = 0$ ) ist ein instabiler entarteter Knoten, wie in Abbildung 20.3 gezeigt. Ähnlich führt System (20.4) in der Nähe des stationären Zustands ( $U = 1, p = 0$ ) zu dem linearen System

$$\frac{d(U-1)}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{vp - f'(1)(U-1)}{D}$$

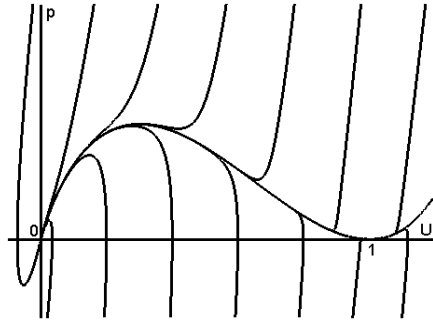
und zur charakteristischen Gleichung  $Dk^2 - vk + f'(1) = 0$ . Die Diskriminante ist  $v^2 - 4Df'(1) \geq 0$ , da  $f'(1) \leq 0$  ist. Falls  $f'(1) < 0$  ist, gibt

es zwei reelle Wurzeln mit entgegengesetztem Vorzeichen und ( $U = 1, p = 0$ ) ist ein Sattelpunkt. Wenn  $f'(1) = 0$  gilt, ist eine Wurzel null und die andere positiv (siehe Abbildung 20.3). Eine detaillierte Analyse zeigt in der Tat, dass es für alle  $v \geq 2\sqrt{f'(0)D}$  eine eindeutige Integralkurve gibt, welche die beiden stationären Zustände ( $U = 0, p = 0$ ) und ( $U = 1, p = 0$ ) verbindet, wie im Spezialfall der Abbildung 20.3.

Kolmogorow, Petrowski und Piskunow zeigten dann rigoros, dass die partielle Differentialgleichung (20.3) eine eindeutige Lösung  $u(x, t)$  hat, welche die Anfangsbedingung erfüllt, dass für diese Lösung  $0 < u(x, t) \leq 1$  für alle  $x$  und alle  $t > 0$  gilt, dass  $u(x, t)$  eine steigende Funktion von  $x$  bleibt, wenn dies bei  $t = 0$  der Fall ist und schließlich, dass  $u(x, t)$  tatsächlich gegen ein sich mit der Geschwindigkeit  $v^*$  ausbreitendes Wellenprofil konvergiert. Die Beweise sind zu lang, um sie hier zusammenzufassen.

Die von Fisher verwendete Funktion  $f(u) = au(1 - u)$  erfüllt alle diese Bedingungen mit  $f'(0) = a$ . Angeregt durch Gleichung (14.5) betrachteten Kolmogorow, Petrowski und Piskunow die Funktion  $f(u) = au(1 - u)^2$ , welche die gleichen Bedingungen erfüllt und die gleiche Ausbreitungsgeschwindigkeit ergibt.

Abbildung 20.3: Das Diagramm ( $U, p$ ) zeigt einige Integralkurven des Systems (20.5) und insbesondere die eindeutige Kurve, die ( $U = 1, p = 0$ ) mit ( $U = 0, p = 0$ ) verbindet und welche die Form der sich ausbreitenden Welle ergibt. Dabei gelten  $f(u) = au(1 - u)^2$ ,  $a = 1$ ,  $D = 1$  und  $v = v^* = 2$ .



Die Artikel von Fisher und von Kolmogorow, Petrowski und Piskunow waren der Ausgangspunkt für die Konstruktion vieler mathematischer Modelle mit räumlicher Verbreitung in der Genetik, Ökologie und Epidemiologie. Diese Modelle sind als „Reaktionsdiffusionsgleichungen“ bekannt.

Was Kolmogorow betrifft, so untersuchte er ab 1938 auch das Problem des

Aussterbens von Familiennamen, das von Bienaymé, Galton, Watson, Fisher, Haldane, Erlang und Steffensen betrachtet wurde: Er nannte den stochastischen Prozess, der all diesen Arbeiten gemeinsam ist, den „Verzweigungsprozess“. Im Jahr 1939 wurde er Mitglied der Akademie der Wissenschaften der UdSSR. Später leistete er wichtige Beiträge zum Problem der Turbulenz in der Strömungsmechanik (1941), zur Theorie der dynamischen Systeme in Verbindung mit der Himmelsmechanik (1953) und zur Informationstheorie (ab 1956). Er trug auch zur Erstellung einer Enzyklopädie und von Lehrbüchern für Gymnasien und Universitäten bei, half bei der Gründung eines experimentellen Gymnasiums und gab eine populärwissenschaftliche Zeitschrift heraus. Er erhielt viele internationale Preise (u. a. 1962 den Balzan-Preis und 1980 den Wolf-Preis) und starb 1987 in Moskau. Petrowski wurde 1940 Dekan der Fakultät für Mechanik und Mathematik der Staatlichen Universität in Moskau. Er war der Rektor der Universität von 1951 bis zu seinem Tod im Jahr 1973. Er war seit 1946 Vollmitglied der Akademie der Wissenschaften der UdSSR und Präsident des Internationalen Kongresses der Mathematiker, der 1966 in Moskau stattfand. Er schrieb auch Lehrbücher über gewöhnliche Differentialgleichungen, partielle Differentialgleichungen und Integralgleichungen. Piskunow wurde Professor an einer Militärakademie. Sein Lehrbuch über Differential- und Integralrechnung wurde von vielen technischen Universitäten verwendet. Er starb im Jahr 1977.

### Weitere Lektüre

1. Fisher, R.A.: The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.* 7, 355–369 (1937) [digital.library.adelaide.edu.au](http://digital.library.adelaide.edu.au)
2. Kolmogorov, A.N., Petrovskii, I.G., Piskunov, N.S.: Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull. Univ. État Moscou Math. Mec.* 1, 1–26 (1937) → V.M. Tikhomirov (ed.) *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 1, 242–270. Kluwer (1991).
3. Oleinik, O.A.: I.G. Petrowsky and modern mathematics. In: *I. G. Petrowsky Selected Works*, Part I, S. 4–30. Gordon and Breach, Amsterdam (1996)
4. Pearson, K.: *Mathematical Contributions to the Theory of Evolution, XV, A Mathematical Theory of Random Migration*. Dulau, London (1906) [archive.org](http://archive.org)
5. Rosenfeld, B.A.: Reminiscences of Soviet Mathematicians. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., 75–100. Am. Math. Soc. (2007)
6. Shiryaev, A.N.: *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 2. Kluwer (1992)
7. Shiryaev, A.N.: Andrei Nikolaevich Kolmogorov (April 25, 1903 to October 20, 1987). In: *Kolmogorov in Perspective*, 1–88. Am. Math. Soc. (2000)

## Kapitel 21

### Die Leslie-Matrix (1945)

1945 analysierte der britische Ökologe P. H. Leslie ein Matrixmodell für eine altersstrukturierte Population von Nagetieren und passte damit die Arbeit von Lotka an einen zeitdiskreten Rahmen an. Er betonte, dass die Wachstumsrate einem Eigenwert und die stabile Altersstruktur einem Eigenvektor entspricht. Darüber hinaus schätzte er auch numerisch die Nettoreproduktionsrate  $\mathcal{R}_0$  für die Wanderratte.

Patrick Holt Leslie wurde 1900 in der Nähe von Edinburgh in Schottland geboren. Er studierte am *Christ Church College* der Universität Oxford und erwarb 1921 einen Bachelor-Abschluss in Physiologie. Sein Medizinstudium konnte er jedoch wegen gesundheitlicher Probleme nicht beenden. Nachdem er einige Jahre als Assistent für Bakteriologie in der Abteilung für Pathologie gearbeitet hatte, wandte er sich der Statistik zu und trat 1935 dem von Charles Elton gegründeten *Bureau of Animal Population* bei. Der Zweck dieses Forschungszentrums war es, die Schwankungen von Tierpopulationen durch Feldstudien und Laborexperimente zu untersuchen. Die meisten Forschungen wurden an Nagetieren durchgeführt: Analyse der Zyklen des Hasen und seines Raubtiers, des Luchses, unter Verwendung der Archive der *Hudson's Bay Company* in Kanada, Verfolgung der territorialen Ausbreitung des Grauhörnchens auf Kosten des Eichhörnchens in England, Datensammlung über Wühlmäuse in der Umgebung von Oxford usw. Leslie wandte auf die Daten der Wühlmäuse die von Lotka für die menschliche Demografie entwickelten Methoden an. Während des Zweiten Weltkriegs konzentrierte sich das Forschungszentrum auf Methoden zur Bekämpfung von Ratten und Mäusen in Silos.

1945 veröffentlichte Leslie seinen berühmtesten Artikel in *Biometrika*, einer Zeitschrift, die 1901 von Galton, Pearson und Weldon gegründet worden war. Der Artikel trug den Titel *Über die Verwendung von Matrizen in bestimmter Bevölkerungsmathematik*. Leslie betrachtete ein Modell für das Wachstum der Anzahl von Weibchen in einer Tierpopulation, zum Beispiel einer Rattenpopulation (es könnte sich aber auch um eine Menschenpopulation handeln). Die Population ist in  $K + 1$  Altersgruppen unterteilt:  $P_{k,n}$  ist die Anzahl der Weibchen im Alter  $k$  zum Zeitpunkt  $n$  ( $k = 0, 1, \dots, K$ ;  $n = 0, 1, \dots$ ).



Abbildung 21.1:  
P. H. Leslie (1900–1972)

Sei  $f_k$  die altersspezifische Geburtenrate im Alter  $k$ , genauer gesagt die Anzahl der Töchter pro Weibchen zwischen dem Zeitpunkt  $n$  und  $n + 1$ . Dann ist  $K$  das maximale Alter mit einer positiven Geburtenrate ( $f_K > 0$ ). Sei  $s_k$  die Wahrscheinlichkeit für ein Tier im Alter  $k$ , mindestens bis zum Alter  $k + 1$  zu überleben, dann ist die Altersstruktur der Population durch das folgende Gleichungssystem gegeben:

$$\begin{cases} P_{0,n+1} = f_0 P_{0,n} + f_1 P_{1,n} + \dots + f_K P_{K,n} \\ P_{1,n+1} = s_0 P_{0,n} \\ P_{2,n+1} = s_1 P_{1,n} \\ \vdots \\ P_{K,n+1} = s_{K-1} P_{K-1,n}, \end{cases}$$

wobei die  $f_k$ 's nichtnegativ sind und  $0 < s_k < 1$  gilt. Ende des 19. und Anfang des 20. Jahrhunderts hatten sich die Mathematiker angewöhnt, solche Gleichungssysteme in der abgekürzten Form <sup>1</sup>

$$P_{n+1} = M P_n \tag{21.1}$$

zu schreiben, wobei  $P_n$  der Spaltenvektor  $(P_{0,n}, \dots, P_{K,n})$  und  $M$  die quadratische Matrix (d. h. die Zahlentabelle mit  $K + 1$  Zeilen und  $K + 1$  Spalten)

$$M = \begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \dots & f_K \\ s_0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & s_{K-1} & 0 \end{pmatrix}$$

---

<sup>1</sup>Das bedeutet, dass  $P_{k,n+1} = M_{k,0} P_{0,n} + M_{k,1} P_{1,n} + \dots + M_{k,K} P_{K,n}$  für alle  $k$  ist.

ist. Um das Verhalten des Systems (21.1) in Abhängigkeit von der Zeit zu verstehen, suchte Leslie nach einer geometrisch steigenden oder fallenden Lösung  $P_n = r^n V$ . Die Zahl  $r$  und der Vektor  $V$  müssen die Gleichung

$$MV = rV \quad (21.2)$$

erfüllen. In diesem Fall nennt man  $r$  einen Eigenwert und  $V$  einen Eigenvektor der Matrix  $M$ . Das Problem besteht also darin, die Altersverteilung  $V$  zu finden, die bei jedem Zeitschritt mit einer Konstanten  $r$  multipliziert wird. In Anlehnung an die Terminologie von Lotka werden solche Verteilungen „stabil“ genannt. Um zu den üblichen Notationen zurückzukehren, kann Gleichung (21.2) so umgeschrieben werden :

$$\begin{cases} f_0 V_0 + f_1 V_1 + \dots + f_K V_K = r V_0, \\ s_0 V_0 = r V_1, \quad s_1 V_1 = r V_2, \quad \dots, \quad s_{K-1} V_{K-1} = r V_K. \end{cases}$$

Aus den  $K$  letzten Gleichungen folgt

$$V_1 = \frac{s_0 V_0}{r}, \quad V_2 = \frac{s_0 s_1 V_0}{r^2}, \quad \dots \quad V_K = \frac{s_0 s_1 \dots s_{K-1} V_0}{r^K}.$$

Setzen wir dies in die erste Gleichung ein und multiplizieren wir mit  $r^K/V_0$ , so erhalten wir wie Leslie die charakteristische Gleichung

$$r^{K+1} = f_0 r^K + s_0 f_1 r^{K-1} + s_0 s_1 f_2 r^{K-2} + \dots + s_0 s_1 \dots s_{K-1} f_K. \quad (21.3)$$

Dies ist eine Polynomgleichung in  $r$  vom Grad  $K + 1$ . Es gibt also  $K + 1$  reelle oder komplexe Wurzeln  $r_1, \dots, r_{K+1}$ . Außerdem bemerkte Leslie (unter Verwendung der Vorzeichenregel von Descartes für Polynome), dass es nur eine reelle positive Wurzel gibt, sagen wir  $r_1$ .

Leslie bemerkte auch, dass unter biologisch realistischen Bedingungen (die mit Hilfe der Theorie von Perron und Frobenius für positive Matrizen präzisiert werden können) der Eigenwert  $r_1$  größer als der Betrag aller anderen reellen oder komplexen Eigenwerte ( $r_2, \dots, r_{K+1}$ ) ist. Außerdem sind alle Wurzeln von (21.3) normalerweise verschieden. Für jeden Eigenwert  $r_i$  können wir einen zugehörigen Eigenvektor finden. Sei  $Q$  die quadratische Matrix der Größe  $K + 1$ , deren  $K + 1$  Spalten die jeweils zu  $r_1, \dots, r_{K+1}$  gehörenden Eigenvektoren enthalten. Dann gilt  $MQ = QD$ , wobei  $D$  die Diagonalmatrix  $[r_1, \dots, r_{K+1}]$  ist. Daraus folgt  $M = QDQ^{-1}$  und  $P_n = M^n P_0 = QD^n Q^{-1} P_0$ . Bemerkenswert ist die Tatsache, dass  $D^n$  die Diagonalmatrix  $[(r_1)^n, \dots, (r_{K+1})^n]$  ist und dass

$D^n/r_1^n \rightarrow \mathcal{D} = [1, 0, \dots, 0]$  für  $n \rightarrow +\infty$ , weil  $r_1 > |r_i|$  für alle  $i \neq 1$  ist. Folglich konvergiert  $P_n/(r_1)^n$  gegen  $Q \mathcal{D} Q^{-1} P_0$ .

Jede Komponente des Altersstrukturvektors  $P_n$  nimmt wie  $(r_1)^n$  zu oder ab. Ist  $r_1 > 1$ , so nimmt die Bevölkerung exponentiell zu. Ist  $r_1 < 1$ , so nimmt sie exponentiell ab. Aus Gleichung (21.3) kann man leicht zeigen, dass die Bedingung  $r_1 > 1$  genau dann wahr ist, wenn der Parameter  $\mathcal{R}_0$ , definiert durch  $\mathcal{R}_0 = f_0 + s_0 f_1 + s_0 s_1 f_2 + \dots + s_0 s_1 \dots s_{K-1} f_K$ , größer als 1 ist. Dabei ist  $s_0 s_1 \dots s_{k-1}$  die Wahrscheinlichkeit, mindestens bis zum Alter  $k$  zu überleben. Der Parameter  $\mathcal{R}_0$  ist also die durchschnittliche Anzahl der Töchter, die von einem Weibchen im Laufe ihres Lebens geboren werden und ist analog zu den Formeln (10.2), (12.2) und (16.9). Das vorliegende Modell ist eine Art zeitdiskretes Analogon der Arbeit von Lotka (siehe Kapitel 10) und eine Verallgemeinerung einschließlich altersabhängiger Geburtenraten der Arbeit von Euler (siehe Kapitel 3).

Leslie illustrierte seine Methode anhand von Daten, die ein amerikanischer Kollege über die Geburtenraten  $f_k$  und Überlebenskoeffizienten  $s_k$  für die Wanderratte veröffentlicht hatte. Nach ein paar statistischen Operationen, um die Daten sinnvoll zu ergänzen, erhielt er  $\mathcal{R}_0 \approx 26$ .

Leslies Matrixformulierung von Problemen der Populationsdynamik wird heute von vielen Biologen verwendet. Die Berechnungen werden durch moderne Computer und wissenschaftliche Software, die Eigenwerte und Eigenvektoren von beliebigen Matrizen berechnen kann, stark vereinfacht. Man kann sowohl den Parameter  $\mathcal{R}_0$  als auch die Wachstumsrate  $r_1$  leicht berechnen.

Nach dem Zweiten Weltkrieg nutzte Leslie seine Methode, um die Wachstumsrate anderer Tierarten zu berechnen: Vögel, Käfer usw. Er arbeitete auch an stochastischen Modellen, an Modellen der Konkurrenz zwischen Arten und an der Rückfangmethode. 1967 ging Leslie in den Ruhestand. Noch im selben Jahr, nachdem auch Charles Elton in den Ruhestand gegangen war, hörte das *Bureau of Animal Population* auf, als unabhängiges Forschungszentrum zu existieren und wurde Teil der Abteilung für Zoologie an der Universität Oxford. Leslie starb im Jahr 1972.

## Weitere Lektüre

1. Anonymous: Dr P. H. Leslie. *Nature* 239, 477–478 (1972)
2. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, A History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
3. Leslie, P.H.: On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33, 213–245 (1945)



## Kapitel 22

### Perkolation und Epidemien (1957)

1957 betrachteten Hammersley und Broadbent die Ausbreitung eines „Fluids“ in einem unendlichen regulären quadratischen Netzwerk, worin zwei benachbarte Knoten mit einer gegebenen Wahrscheinlichkeit verbunden sind. Als mögliches Beispiel nannten sie die Ausbreitung einer Epidemie in einer Obstplantage. Sie zeigten, dass es eine kritische Wahrscheinlichkeit gibt, unterhalb derer keine große Epidemie auftreten kann und oberhalb derer große Epidemien mit einer positiven Wahrscheinlichkeit auftreten. Ihr Artikel war der Startpunkt der Perkolationstheorie.

John Michael Hammersley wurde 1920 in Schottland geboren, wo sein Vater für eine amerikanische Firma arbeitete, die Stahl exportierte. Er begann ein Studium am *Emmanuel College* der Universität Cambridge, musste aber 1940 der Armee beitreten. Er arbeitete an der Verbesserung von Berechnungen für die Artillerie. Nach Beendigung seines Studiums im Jahr 1948 wurde er Assistent an der Universität Oxford in der Gruppe, die sich mit der statistischen Versuchsplanung beschäftigte. Im Jahr 1955 trat er in das Forschungsinstitut für Atomenergie in Harwell bei Oxford ein.



Abbildung 22.1:  
Hammersley (1920–2004)

Simon Ralph Broadbent wurde 1928 geboren. Er studierte Ingenieurwesen in Cambridge, Mathematik am *Magdalen College* in Oxford (wo er auch Gedichte schrieb) und begann eine Promotion in Statistik am *Imperial College*

in London über *Einige Tests zur Abweichung von der uniformen Verteilung*. Während seiner Promotion erhielt er Unterstützung von der Britischen Forschungsgesellschaft für Kohlenverwertung, um statistische Probleme zu untersuchen, die mit der Kohleförderung in Zusammenhang stehen könnten.

1954 fand in der *Royal Statistical Society* in London ein von der Forschungsanstalt für Atomenergie gesponsertes Symposium über Monte-Carlo-Methoden statt. Diese Methoden, die in den 1940er-Jahren von John von Neumann, Stanisław Ulam und Nicholas Metropolis am Los Alamos Labor initiiert wurden, verwenden stochastische Computersimulationen, um unbekannte mathematische Größen zu schätzen. Hammersley präsentierte auf dem Londoner Symposium einen Artikel, den er in Zusammenarbeit mit Morton, einem Kollegen aus Harwell, vorbereitet hatte. Der Artikel wurde im *Journal of the Royal Statistical Society* veröffentlicht. Bei der Diskussion nach der Präsentation auf dem Symposium erwähnte Broadbent ein interessantes Problem, das mit einer Monte-Carlo-Methode untersucht werden könnte. Gegeben sei ein regelmäßiges Netzwerk von Poren in zwei oder drei Dimensionen, so dass zwei benachbarte Poren mit einer Wahrscheinlichkeit  $p$  verbunden sind. Welcher Anteil des Netzwerks würde von einem Gas ausgefüllt werden, wenn es durch eine dieser Poren eingeführt würde? Broadbent dachte in der Tat an die Konstruktion von Gasmasken für Bergarbeiter und insbesondere an die Größe der Poren, die für deren Funktion notwendig war.

Hammersley begann dann mit Broadbent an diesem Gasmaskenproblem zu arbeiten. Sie erkannten, dass es nur ein Prototyp einer Familie von Problemen war, die noch nicht untersucht worden waren: die deterministische Ausbreitung eines „Fluids“ (die Bedeutung hängt vom Kontext ab) in einem zufälligen Medium. Hammersley nannte es „Perkolation“, in Analogie zu dem, was in einer Kaffeekanne passiert. Am Forschungsinstitut für Atomenergie hatte Hammersley auch Zugang zu einigen der leistungsfähigsten Computer seiner Zeit, um Monte-Carlo-Methoden an Perkulationsproblemen zu testen.

Im Jahr 1957 veröffentlichten Broadbent und Hammersley schließlich den ersten Artikel über die mathematische Theorie der Perkolation. Unter den Beispielen, die sie betrachteten, war eines ein Modell der Populationsdynamik, nämlich die Ausbreitung einer Epidemie in einer Obstplantage. Es wird angenommen, dass die Bäume einer sehr großen Obstplantage an den Knotenpunkten eines quadratischen Gitters stehen. Jeder der vier nächstgelegenen Bäume eines gegebenen infizierten Baumes hat eine Wahrscheinlichkeit  $p$ , ebenfalls infiziert zu sein. Die Frage ist, ob eine große Anzahl von Bäumen infiziert wird oder ob die Epidemie lokal begrenzt bleibt. Dies hängt natürlich von der Wahrscheinlichkeit  $p$  ab, die wiederum mit dem Abstand zwischen den Bäumen, d. h. der Breite der Netzmasche, zusammenhängt.

Broadbent und Hammersley betrachteten den Grenzfall, in dem die Obstplantage unendlich groß ist und die gesamte Ebene umfasst, mit nur einem infizierten Baum am Anfang. Sei  $f(p)$  die Wahrscheinlichkeit, dass eine unendliche Anzahl von Bäumen von dieser Quelle infiziert wird. Man erwartet, dass  $f(p)$  eine steigende Funktion von  $p$  mit  $f(0) = 0$  und  $f(1) = 1$  ist. Ihr Hauptergebnis war, dass es eine kritische Wahrscheinlichkeit  $p^*$  mit  $0 < p^* < 1$  gibt, so dass

- $f(p) = 0$ , wenn  $p < p^*$  ist: Nur eine endliche Anzahl von Bäumen wird infiziert.
- $f(p) > 0$ , wenn  $p > p^*$  ist: Eine unendliche Anzahl von Bäumen kann infiziert werden.

Der Beweis beinhaltet einen Vergleich mit der Anzahl der verschiedenen „selbstmeidenden Pfade“ in der Ebene, die von der Infektionsquelle ausgehen. Diese Pfade gehen durch eine bestimmte Anzahl von benachbarten Bäumen (jeder Baum hat vier Nachbarn), ohne einen Baum mehr als einmal zu besuchen. Ein selbstmeidender Pfad der Länge  $n$  ist ein Infektionspfad mit einer Wahrscheinlichkeit  $p^n$ , da die Infektion von jedem besuchten Baum zum nächsten mit einer Wahrscheinlichkeit  $p$  übertragen werden kann. Sei nun  $q(j, n)$  die Wahrscheinlichkeit, dass es unter allen selbstmeidenden Pfaden der Länge  $n$  genau  $j$  solcher Pfade gibt, die Infektionspfade sind. Wenn es eine unendliche Anzahl von infizierten Bäumen gibt, dann existiert für jede ganze Zahl  $n$  mindestens ein selbstmeidender Pfad der Länge  $n$ , der ein Infektionspfad ist. Also ist

$$0 \leq f(p) \leq \sum_{j=1}^{+\infty} q(j, n) \leq \sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n)$$

für alle  $n$ . Aber  $\sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n)$  ist die erwartete Anzahl von selbstmeidenden Pfaden der Länge  $n$ , die Infektionspfade sind. Diese Zahl ist gleich  $p^n s(n)$ , wobei  $s(n)$  die Gesamtzahl der selbstmeidenden Pfaden der Länge  $n$  ist. Hammersley konnte in einem begleitenden Artikel zeigen, dass  $s(n)$  wie  $e^{\kappa n}$  für  $n \rightarrow +\infty$  wächst, wobei  $\kappa$  die Zusammenhangskonstante des Gitters genannt wird. Ist  $p < e^{-\kappa}$ , so konvergiert  $p^n s(n)$  für  $n \rightarrow +\infty$  gegen 0 und  $f(p) = 0$ . Somit ist  $p^* \geq e^{-\kappa} > 0$ .

In der Praxis ist es daher besser, wenn die Bäume nicht zu dicht beieinander stehen, um  $p$  im Falle einer Epidemie kleiner als  $p^*$  zu halten. Aber je näher die Bäume stehen, desto höher ist die Produktion pro Hektar. Es muss also ein Kompromiss gefunden werden.

Wie Broadbent und Hammersley feststellten, gibt es eine gewisse Ähnlichkeit zwischen der Existenz einer kritischen Wahrscheinlichkeit bei Perkolationsprozessen und der Existenz einer Schwelle bei Verzweigungsprozessen (siehe Kapitel 7).

Wir können versuchen, die kritische Wahrscheinlichkeit  $p^*$  numerisch abzuschätzen. Dazu legen wir einen Wert für  $p$  fest und approximieren das unendliche Netzwerk durch ein endliches quadratisches Netzwerk der Größe  $N \times N$  mit  $N$  ausreichend groß. Wir nehmen beispielsweise an, dass der Baum in der Mitte des Netzwerks infiziert ist. Mit einem Computer können wir zufällig auswählen, welche Bäume andere Bäume infizieren können. Abbildung 22.2 zeigt die zufällig gewählten Infektionspfade anhand von Kanten wie in einem Graphen. In Abbildung 22.2a ist  $p$  kleiner als  $p^*$ . In Abbildung 22.2b ist  $p$  größer als  $p^*$ . Wir können leicht feststellen, welche Bäume infiziert werden können, nämlich diejenigen, die durch einen Kantenzug ausgehend von dem infizierten Baum in der Mitte erreicht werden können. Sie sind in den Abbildungen durch kleine schwarze Quadrate markiert.

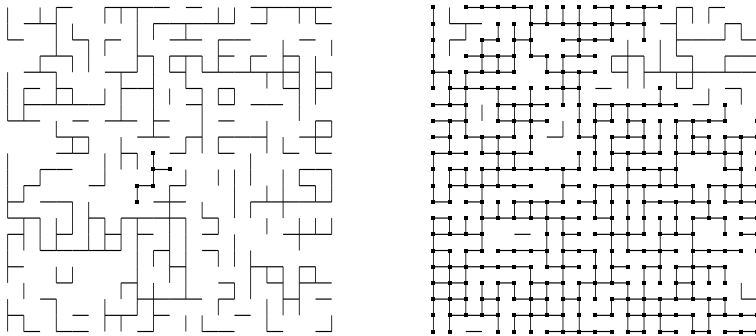


Abbildung 22.2: Perkolation mit  $p = 0,4$  [links] oder  $p = 0,55$  [rechts].

Wir können dann prüfen, ob die Epidemie zumindest den Rand des  $N \times N$ -Netzwerks erreicht hat. Wenn dies der Fall ist und wenn  $N$  groß genug ist, können wir davon ausgehen, dass die Anzahl der infizierten Bäume „fast unendlich“ ist. Wiederholen wir diese Art der Simulation viele Male, so können wir einen Näherungswert für die Wahrscheinlichkeit  $f(p)$  finden, so dass die Anzahl der infizierten Bäume unendlich ist (dies ist die Monte-Carlo-

Methode). Wenn wir  $p$  zwischen 0 und 1 variieren, dann erhalten wir schließlich eine Näherung für den Schwellenwert  $p^*$ , welches der kleinste Wert ist, bei dem  $f(p) > 0$  gilt, wenn  $p > p^*$  ist.

Der Artikel von Broadbent und Hammersley enthielt nur den Beweis für die Existenz der Schwelle  $p^*$ . In den folgenden Jahren entwickelte Hammersley die mathematische Theorie der Perkolation weiter, während Broadbent sich anderen Themen zuwandte. Mit der Entwicklung von Computern in den 1970er-Jahren wurde es einfacher, die oben beschriebenen Simulationen durchzuführen (Abb. 22.3). Es wurde dann vermutet, dass  $p^* = 1/2$  ist. Dieses Ergebnis wurde schließlich 1980 von Harry Kesten von der Cornell-Universität bewiesen.

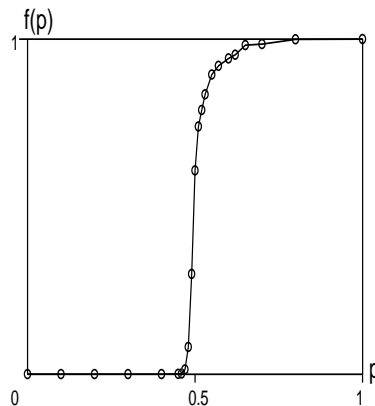


Abbildung 22.3: Wahrscheinlichkeit  $f(p)$ , dass unendlich viele Bäume infiziert werden, in Abhängigkeit von  $p$ . Die Kurve erhalten wir, indem wir 1.000 Simulationen auf einem  $200 \times 200$  Netzwerk durchführen.

Zwischen 1959 und 1969 arbeitete Hammersley für das Institut für Wirtschaft und Statistik an der Universität Oxford. Er wurde Mitglied des *Trinity College*. Im Jahr 1964 veröffentlichte er in Zusammenarbeit mit David Handscomb ein Buch mit dem Titel *Monte-Carlo-Methoden*. Im Jahr 1976 wurde er in die *Royal Society* gewählt. Er ging 1987 in den Ruhestand, besuchte aber weiterhin das Oxford Zentrum für industrielle und angewandte Mathematik. Hammersley starb im Jahr 2004.

Broadbent wurde 1957 am *Imperial College* promoviert. Er fand eine Stelle in einem Industrieunternehmen, den *United Glass Bottle Manufacturers*. Nach zehn Jahren in der Industrie begann er in einer Nachrichtenagentur, der *London Press Exchange*, zu arbeiten, die wissenschaftliche Leserschaftsstudien durchführte. Die Agentur wurde 1969 von *Leo Burnett*, einer ame-

rikanischen Werbefirma, aufgekauft. Broadbent arbeitete daran, wie man die Wirksamkeit von Werbung messen kann und veröffentlichte mehrere Bücher zu diesem Thema: *Werbegeld ausgeben* (1975), *Werbudget* (1989), *Verantwortungsbewusste Werbung* (1997) und *Wann soll geworben werden?* (1999). Im Jahr 1980 half er bei der Gründung eines Preises für Werbewirksamkeit. Er verbrachte mehrere Jahre in der Hauptniederlassung von *Leo Burnett* in Chicago als Direktor für Markenökonomie und leitete auch sein eigenes Beratungsunternehmen, *BrandCon Limited*. Broadbent starb im Jahr 2002.

### Weitere Lektüre

1. Grimmett, G., Welsh, D.: John Michael Hammersley. *Biogr. Mem. Fellows R. Soc.* 53, 163–183 (2007)
2. Broadbent, S.R.: Discussion on symposium on Monte Carlo methods. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 68 (1954)
3. Broadbent, S.R., Hammersley, J.M.: Percolation processes I: Crystals and mazes. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 629–641 (1957)
4. Broadbent, T.: Simon Broadbent – The man with a sense of fun who gave advertising a value. *Campaign*, 26 April 2002. [www.campaignlive.co.uk/news/143366/](http://www.campaignlive.co.uk/news/143366/)
5. Hammersley, J.M.: Percolation processes II: The connective constant. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 642–645 (1957)
6. Hammersley, J.M.: Percolation processes: lower bounds for the critical probability. *Ann. Math. Stat.* 28, 790–795 (1957)
7. Hammersley, J.M.: Origins of percolation theory. In: Deutscher, G. Zallen, R., Adler, J. (eds.) *Percolation Structures and Processes*, 47–57. Israel Physical Society (1983)
8. Hammersley, J.M., Morton, K.W.: Poor man's Monte Carlo. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 23–38 (1954)
9. Hammersley, J.M., Handscomb, D.C.: *Monte Carlo Methods*. Fletcher & Son, Norwich (1964)
10. Kesten, H.: The critical probability of bond percolation on the square lattice equals 1/2. *Comm. Math. Phys.* 74, 41–59 (1980)
11. Metropolis, N., Ulam, S.: The Monte Carlo method. *J. Amer. Stat. Assoc.* 44, 335–341 (1949)

## Kapitel 23

### Spieltheorie und Evolution (1973)

1973 veröffentlichten Maynard Smith und Price einen Artikel, in dem sie analysierten, warum Tiere in innerartlichen Konflikten den Einsatz ihrer gefährlichsten Waffen vermeiden. Ihr Modell verwendete die Spieltheorie und war eines derjenigen, welche die Anwendung dieser mathematischen Theorie auf evolutionäre Probleme einleiteten.

John Maynard Smith wurde 1920 in London geboren. Sein Vater arbeitete als Chirurg und starb als er acht Jahre alt war. Maynard Smith studierte am *Eton College* und wandte sich einem Ingenieurstudium am *Trinity College* der Universität Cambridge zu. Danach war er Mitglied der Kommunistischen Partei Großbritanniens. Als 1939 der Krieg ausbrach, versuchte er, sich als Freiwilliger für die Armee zu melden, wurde aber wegen seiner schlechten Sehschärfe abgelehnt. Er beendete sein Ingenieurstudium und arbeitete einige Jahre lang an der Konstruktion von Militärflugzeugen. Schließlich wandte er sich der Biologie und studierte Genetik am *University College* in London mit Haldane als Betreuer. Im Jahr 1952 wurde er Dozent für Zoologie. Nach den Ereignissen im Jahr 1956 in Ungarn verließ er die Kommunistische Partei. Sein erstes Buch mit dem Titel *Die Evolutionstheorie* wurde 1958 veröffentlicht. Im Jahr 1965 wurde er Professor für Biologie an der neu gegründeten Universität von Sussex. Danach veröffentlichte er zwei weitere Bücher: *Mathematische Ideen in der Biologie* (1968) und *Zur Evolution* (1972).

George R. Price wurde 1922 in den Vereinigten Staaten geboren. Er studierte Chemie an der Universität von Chicago und promovierte 1946, nachdem er am Manhattan-Projekt, dem Bau der Atombombe, mitgearbeitet hatte. 1950 wurde er assoziierter Forscher in der Medizin an der Universität von Minnesota. Später arbeitete er als freier Journalist für verschiedene Zeitschriften, bevor er in die Forschung bei IBM zurückkehrte. Nachdem er wegen Schilddrüsenkrebs behandelt worden war, ließ er sich 1967 in England nieder und wandte sich dem Studium eines ganz anderen Fachs zu: der Evolutionsbiologie. Ab 1968 arbeitete er in London am Galton Labor des *University College*. Seine erste Arbeit auf diesem neuen Gebiet, *Selektion und Kovarianz*, wurde mit Hilfe von W.D. Hamilton in einer Ausgabe von *Nature* im Jahr 1970 veröffentlicht und enthielt das, was heute als Price-Gleichung bezeichnet wird.

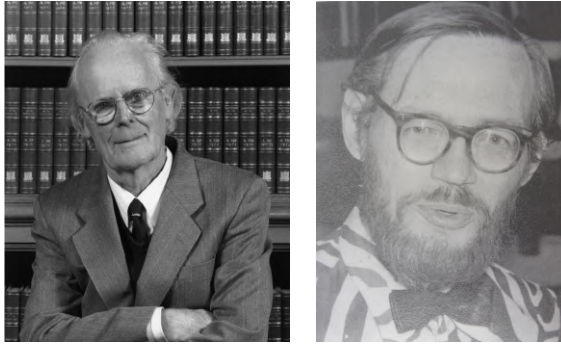


Abbildung 23.1: Maynard Smith (1920–2004) und Price (1922–1975)

Price reichte auch eine weitere Arbeit bei *Nature* ein, dieses Mal über Tierkonflikte. Aber es hatte nicht das richtige Format für diese Zeitschrift. Also empfahl Maynard Smith, welcher der Gutachter war, eine kürzere Version zu erstellen. Price begann an etwas anderem zu arbeiten, während Maynard Smith die Idee von Price auf eigene Faust weiterentwickelte. Schließlich veröffentlichten Maynard Smith und Price einen gemeinsamen Artikel mit dem Titel *Die Logik von Tierkonflikten*, der 1973 in *Nature* erschien. Der Artikel leistete einen interessanten Beitrag zur Anwendung der Spieltheorie in der Evolutionsbiologie. Davor war die Spieltheorie hauptsächlich für die Wirtschaftswissenschaften und die Politik entwickelt worden, insbesondere nach dem 1944 erschienenen Buch von John von Neumann und Oskar Morgenstern mit dem Titel *Theorie der Spiele und des wirtschaftlichen Verhaltens*. Ausgangspunkt von Maynard Smith und Price war folgende Frage: Wie kommt es, dass bei Konflikten zwischen Tieren der gleichen Art die ihnen zur Verfügung stehenden „Waffen“ (Hörner, Krallen, Gift usw.) nur selten zum Töten eingesetzt werden? Folgt man Darwins Ideen über den Kampf ums Leben, so sollten aggressivere Tiere mehr Kämpfe gewinnen und eine größere Anzahl von Nachkommen haben, was zu einer Eskalation im Gebrauch von „Waffen“ führt. Dies war die Zeit des Kalten Krieges, so dass das Thema auch einen politischen Beigeschmack hatte.

Maynard Smith und Price stellten sich eine Abfolge von Spielen vor, in denen zwei Tiere um eine Ressource konkurrieren können, zum Beispiel um ein Territorium in einem günstigen Lebensraum. In der vereinfachten Darstellung, die Maynard Smith in seinem 1982 erschienenen Buch *Evolution und die Theorie der Spiele* verwendet, nimmt jedes Tier entweder die „Falkenstrategie“ oder die „Taubenstrategie“ an. Im Folgenden sprechen wir einfach



von Falken und Tauben, aber wir meinen Strategien, die Tiere der gleichen Art annehmen. Sei  $\mathcal{R}_0$  die normale durchschnittliche Anzahl von Nachkommen eines Tieres. Sei  $V > 0$  der Wert der Ressource. Dies bedeutet, dass der Gewinner des Wettbewerbs im Durchschnitt  $\mathcal{R}_0 + V$  Nachkommen hat.

Trifft ein Falke auf einen anderen Falken, dann kämpfen sie um die Ressource: Der Gewinner bekommt die Ressource mit dem Wert  $V$ , der Verlierer erleidet die „Kosten“  $C > 0$ . Jeder der beiden Falken hat eine Wahrscheinlichkeit von  $1/2$ , den Wettbewerb zu gewinnen und die gleiche Wahrscheinlichkeit, zu verlieren. Der erwartete Gewinn aus einem Kampf zwischen zwei Falken ist also  $\frac{1}{2}(V - C)$  für die beiden Konkurrenten. Wenn jedoch ein Falke auf eine Taube trifft, dann erhält der Falke die Ressource  $V$ , die Taube entkommt ohne Kampf und die Kosten betragen 0. Treffen schließlich zwei Tauben aufeinander, so erhält eine von ihnen die Ressource  $V$ , die andere flieht kampfflos und ohne Kosten. Jede der beiden Tauben hat die gleiche Wahrscheinlichkeit  $1/2$  zu gewinnen, der erwartete Gewinn bei einem Treffen zweier Tauben ist also  $V/2$ . Die Gewinne lassen sich wie in Tabelle 23.1 zusammenfassen.

Tabelle 23.1: Erwartete Gewinn des Falke-Taube-Spiels.

	... einen Falken	... eine Taube
Gewinn eines Falken gegen ...	$\frac{1}{2}(V - C)$	$V$
Gewinn einer Taube gegen ...	0	$V/2$

Allgemeiner können wir uns Kämpfe zwischen Individuen vorstellen, die eine von zwei Strategien annehmen können, nennen wir sie 1 und 2, mit einer Matrix der erwarteten Gewinne  $(G_{i,j})_{1 \leq i,j \leq 2}$ . Im obigen Beispiel folgen Falken der Strategie 1, Tauben der Strategie 2,  $G_{1,1} = \frac{1}{2}(V - C)$ ,  $G_{1,2} = V$ ,  $G_{2,1} = 0$  und  $G_{2,2} = V/2$ . Im Originalartikel von 1973 hatten Maynard Smith und Price in der Tat bereits Computersimulationen verwendet, um mehr als zwei mögliche Strategien zu testen (diese wurden „Falke“, „Maus“, „Tyrann“, „Rächer“ und „Sondierer-Rächer“ genannt).

Stellen wir uns nun eine große Population von Tieren der gleichen Art vor, mit einem Anteil  $x_n$  an Falken und einem Anteil  $1 - x_n$  an Tauben in der Generation  $n$ . Falken in der Generation  $n$  haben eine durchschnittliche Anzahl von Nachkommen

$$R_1(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{1,1} + (1 - x_n) G_{1,2}. \quad (23.1)$$

In ähnlicher Weise haben Tauben eine durchschnittliche Anzahl von Nachkommen

$$R_2(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{2,1} + (1 - x_n) G_{2,2}. \quad (23.2)$$

Die durchschnittliche Anzahl der Nachkommen in der gesamten Population ist also  $R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n)$ . Vergessen wir die möglichen Feinheiten aufgrund der sexuellen Fortpflanzung, so sehen wir, dass der Anteil der Falken in der nächsten Generation

$$x_{n+1} = x_n R_1(n) / R(n) \quad (23.3)$$

ist. Daraus folgt  $x_{n+1} > x_n$ , wenn  $R_1(n) > R(n)$  ist, und  $x_{n+1} < x_n$ , wenn  $R_1(n) < R(n)$  ist. Es gibt drei mögliche stationäre Zustände:  $x = 0$ ,  $x = 1$  und

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}}$$

vorausgesetzt  $0 < x^* < 1$ . Im Falke-Taube-Spiel gilt  $x^* = V/C < 1$ , sofern  $V < C$  ist.

In der Tat ist  $x = 0$  ein offensichtlicher stationärer Zustand von (23.3). Ist  $x \neq 0$  ein weiterer stationärer Zustand, so gilt  $R_1 = R = xR_1 + (1 - x)R_2$ . Also ist entweder  $x = 1$  oder  $R_1 = R_2$ . Die letztere Möglichkeit ist äquivalent zu  $xG_{1,1} + (1 - x)G_{1,2} = xG_{2,1} + (1 - x)G_{2,2}$ , was den stationären Zustand  $x^*$  ergibt.

Der stationäre Zustand  $x = 1$  entspricht einer Population mit 100 % der Individuen, die Strategie 1 folgen. Dieser stationäre Zustand ist stabil, wenn er nicht von einigen Individuen, die Strategie 2 folgen, eingenommen werden kann. Aus (23.3) sehen wir, dass diese Bedingung äquivalent dazu ist, dass  $R_1(n) > R(n)$  für alle  $x_n$  hinreichend nahe bei 1 gilt. Da  $R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n)$  ist, wird die Bedingung  $R_1(n) > R_2(n)$  für alle  $x_n$  hinreichend nahe bei 1. Betrachten wir die Ausdrücke (23.1)-(23.2) von  $R_1$  und  $R_2$ , so kommen wir zu dem Schluss, dass  $x = 1$  genau dann stabil ist, wenn eine der beiden folgenden Bedingungen erfüllt ist:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$ ;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$  und  $G_{1,2} > G_{2,2}$ .

Wenn dies der Fall ist, sagt man, dass Strategie 1 eine „evolutionär stabile Strategie“ ist. Im Falke-Taube-Spiel ist die Bedingung  $G_{1,2} > G_{2,2}$  immer wahr. Die Falkenstrategie ist also genau dann evolutionär stabil, wenn  $G_{1,1} \geq G_{2,1}$  ist, d. h.  $V \geq C$ .

Der stationäre Zustand  $x = 0$  entspricht einer Population, in der alle Individuen der Strategie 2 folgen. Diese Situation ist symmetrisch zur vorherigen, wenn wir die Indizes 1 und 2 vertauschen. Im Falken-Tauben-Spiel haben wir

$G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$ , so dass der stationäre Zustand  $x = 0$  immer instabil ist. Das Einführen einer kleinen Anzahl von Falken in eine Population von Tauben würde zu einer fortschreitenden Invasion durch die Falken führen.

In ähnlicher Weise können wir zeigen, dass der dritte stationäre Zustand  $x^*$ , sofern  $0 < x^* < 1$ , immer stabil ist. Im Falken-Tauben-Spiel entspricht  $x^* = V/C$  einer gemischten Population mit sowohl Falken als auch Tauben.

Zusammenfassend kann man sagen, dass es beim Falken-Tauben-Spiel zwei Fälle gibt. Wenn  $V \geq C$  ist, d. h. wenn der Wert der Ressource größer als die möglichen Kosten ist, dann konvergiert die Population gegen ein Gleichgewicht mit Falken ohne Tauben, unabhängig von der Anfangsbedingung  $x(0)$  mit  $0 < x(0) < 1$ . Die Falkenstrategie ist dann eine evolutionär stabile Strategie. Ist dagegen  $V < C$ , dann konvergiert die Population gegen ein gemischtes Gleichgewicht mit einem Anteil  $x^*$  an Falken und einem Anteil  $1 - x^*$  an Tauben. Das Modell gibt also eine Erklärung dafür, warum Individuen mit weniger aggressiven Verhaltensweisen überleben können, wenn  $V < C$  ist. Die Formel  $x^* = V/C$  zeigt außerdem, dass der Anteil  $x^*$  der Falken in der Population umso kleiner ist, je höher die Kosten  $C$  für Verlierer sind. Arten mit den gefährlichsten „Waffen“ setzen sie also selten für innerartliche Kämpfe ein: Sie bevorzugen harmlose rituelle Kämpfe, bei denen konkurrierende Tiere versuchen, sich gegenseitig zu beeindrucken. Aber echte Kämpfe, die Verletzungen verursachen könnten, werden vermieden.

Der ursprüngliche Artikel von Maynard Smith und Price aus dem Jahr 1973 diskutierte das Konzept der evolutionär stabilen Strategie und verwendete hauptsächlich Computersimulationen von Tierwettkämpfen, wobei die Gewinne verschiedener Strategien aufgezeichnet wurden. Der Ansatz mit dynamischen Gleichungen wie (23.3) wurde etwas später entwickelt, insbesondere von Taylor und Jonker. Seitdem haben viele Autoren Ideen aus der Spieltheorie auf Fragen der Evolutionsbiologie angewandt oder umgekehrt dynamisch-evolutionäre Ansätze auf klassischere Probleme der Spieltheorie angewandt. Neben Fragen zu Tierkonflikten kann man zum Beispiel Probleme der elterlichen Investition oder des Geschlechterverhältnisses (das Verhältnis zwischen der Anzahl von Männchen und Weibchen bei der Geburt) anführen, wobei letzteres bereits von Carl Düsing im Jahr 1884 und von Ronald Fisher in seinem 1930 erschienenen Buch über *Die genetische Theorie der natürlichen Selektion* untersucht wurde. Einige andere Modelle konzentrieren sich auf die dynamischen Aspekte des „Gefangenendilemmas“ oder des Spiels „Schere, Stein, Papier“. Es wurde auch erkannt, dass das Konzept der evolutionär stabilen Strategie eng mit dem Konzept des Nash-Gleichgewichts in der Spieltheorie verwandt ist.

Price, der ein überzeugter Atheist gewesen war, hatte 1970 ein mystisches

Erlebnis und konvertierte zum christlichen Glauben. 1974 gab er seine Forschungen auf, weil er das Gefühl hatte, dass „die Art von theoretischer mathematischer Genetik, die [er] betrieb, für menschliche Probleme nicht sehr relevant war“. Er verschenkte sein gesamtes Hab und Gut an Obdachlose und beging ein paar Monate später Selbstmord.

Maynard Smith hingegen setzte diese Denkrichtung fort und wurde 1977 in die *Royal Society* gewählt. Er veröffentlichte viele Bücher: *Modelle in der Ökologie* (1974), *Die Evolution des Geschlechts* (1978), *Evolution und die Spieltheorie* (1982), *Die Probleme der Biologie* (1986), *Hatte Darwin recht?* (1988) und *Evolutionäre Genetik* (1989). Außerdem veröffentlichte er in Zusammenarbeit mit E. Szathmáry *Die wichtigsten Übergänge in der Evolution* (1995) und *Die Ursprünge des Lebens: Von der Geburt des Lebens bis zum Ursprung der Sprache* (1999). Er ging 1985 in den Ruhestand. 1999 erhielt er den Crafoord-Preis in Biowissenschaften von der Königlich Schwedischen Akademie der Wissenschaften für seine „grundlegenden Beiträge zur konzeptionellen Entwicklung der Evolutionsbiologie“. Im Jahr 2003 veröffentlichte er in Zusammenarbeit mit D. Harper *Tierische Signale*. Er starb 2004 in Sussex.

### Weitere Lektüre

1. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005)
2. Edwards, A.W.F.: Carl Düsing (1884) on the regulation of the sex-ratio. *Theor. Pop. Biol.* 58, 255–257 (2000)
3. Frank, S.A.: George Price’s contributions to evolutionary genetics. *J. Theor. Biol.* 175, 373–388 (1995)
4. Harman, O.: *The Price of Altruism*. W. W. Norton, London (2010)
5. Maynard Smith, J., Price, G.R.: The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18 (1973)
6. Maynard Smith, J.: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge (1982)
7. Schwartz, J.: Death of an altruist: Was the man who found the selfless gene too good for this world? *Lingua Franca* 10, 51–61 (2000) [bio.kuleuven.be/ento/pdfs/schwartz2000.pdf](http://bio.kuleuven.be/ento/pdfs/schwartz2000.pdf)
8. Sigmund, K.: John Maynard Smith and evolutionary game theory. *Theor. Pop. Biol.* 68, 7–10 (2005)
9. Taylor, P.D., Jonker, L.B.: Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* 40, 145–156 (1978)
10. Von Neumann, J., Morgenstern, O.: *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press (1944) [archive.org](http://archive.org)

## Kapitel 24

### Chaotische Populationen (1974)

Im Jahr 1974 untersuchte Robert May, ein australischer Physiker, der zum Ökologen wurde, die zeitdiskrete logistische Gleichung als Modell für die Populationsdynamik. Er stellte fest, dass unerwartete Bifurkationen auftreten und das asymptotische Verhalten sogar chaotisch sein kann. Langfristige Vorhersagen können also selbst mit einem einfachen deterministischen Modell unmöglich sein. Mays Artikel war einer derjenigen, welche die „Chaostheorie“ begründeten.

Robert McCredie May wurde 1936 in Australien geboren. Nach dem Studium der theoretischen Physik und der Promotion an der Universität Sydney im Jahr 1959 verbrachte er zwei Jahre in der Abteilung für angewandte Mathematik an der Harvard-Universität. Zurück in Australien, wurde er Professor für theoretische Physik. 1971, während eines Besuchs am *Institute for Advanced Study* in Princeton, wechselte er sein Forschungsgebiet und begann, sich mit der Dynamik von Tierpopulationen zu beschäftigen. Im Jahr 1973 wurde er Professor für Zoologie in Princeton. Im selben Jahr veröffentlichte er ein Buch mit dem Titel *Stabilität und Komplexität in Modellökosystemen*.



Abbildung 24.1:  
Robert M. May (1936–2020)

1974 veröffentlichte May in der Zeitschrift *Science* einen Artikel mit dem Titel *Biologische Populationen mit nicht überlappenden Generationen: stabile Punkte, stabile Zyklen und Chaos*, worin er zeigte, dass sich sehr einfache mathematische Modelle der Populationsdynamik chaotisch verhalten können.

Um den Ursprung dieses Problems zu verstehen, müssen wir etwa zehn Jahre in der Zeit zurückgehen. Im Jahr 1963 hatte Edward Lorenz, ein ameri-

kanischer Meteorologe, der am Massachusetts Institut für Technologie (MIT) arbeitete, bei numerischen Simulationen auf seinem Computer bemerkte, dass sich ein vereinfachtes Modell der Atmosphäre mit nur drei Differentialgleichungen auf sehr überraschende Weise verhalten konnte: Eine winzige Änderung der Anfangsbedingungen konnte das Endergebnis einer Simulation und damit auch meteorologische Vorhersagen völlig verändern. Der Mathematiker Henri Poincaré hatte tatsächlich schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts, lange vor dem Computerzeitalter, an diese Möglichkeit gedacht, nachdem er sich mit der Bewegung der Planeten im Sonnensystem beschäftigt hatte. Doch Anfang der 1970er-Jahre begannen nur wenige Forscher, diese seltsame Eigenschaft genauer zu untersuchen. An der Universität von Maryland beschäftigte sich James Yorke mit den Arbeiten von Lorenz und führte in diesem Zusammenhang den Begriff „Chaos“ ein. Der Artikel<sup>1</sup>, den er zusammen mit seinem Studenten Tien-Yien Li schrieb, trug den Titel *Periode drei impliziert Chaos* und erschien 1975.

Auf seiner Seite konzentrierte sich May auf das Modell  $p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K)$ , wobei  $a$  und  $K$  positive Parameter sind und  $p_n$  für die Größe einer Tierpopulation im Jahr  $n$  steht. Wenn  $p_n$  klein im Vergleich zur Tragfähigkeit  $K$  ist, dann ist die Dynamik nahe an einem geometrischen Wachstum  $p_{n+1} \approx (1 + a) p_n$ . Die vollständige Gleichung ist eine Art zeitdiskretes Analogon der von Verhulst eingeführten logistischen Gleichung (siehe Kapitel 6). Aber im Gegensatz zu Letzterem zeigte May, dass die zeitdiskrete Gleichung ein viel überraschenderes Verhalten haben kann, das sich leicht mit einem einfachen Taschenrechner beim Addieren und Multiplizieren beobachten lässt (Abb. 24.2). Maynard Smith hatte diese Gleichung bereits 1968 in seinem Buch *Mathematische Ideen in der Biologie* betrachtet. Aber obwohl er ein paar Zahlenwerte für  $a$  ausprobiert hatte, war ihm nichts Besonderes aufgefallen. Abbildung 24.2, die derjenigen in Mays Artikel von 1974 ähnelt, zeigt, dass die Population  $p_n$  gegen einen stationären Zustand konvergiert, wenn  $0 < a < 2$  gilt. Ist  $2 < a \leq 2,449$  (die obere Grenze 2,449 ist eine Näherung), so konvergiert die Population  $p_n$  gegen einen Zyklus der Periode 2. Ist  $2,450 \leq a \leq 2,544$ , so konvergiert die Population  $p_n$  gegen einen Zyklus der Periode 4. Ist  $2,545 \leq a \leq 2,564$ , so konvergiert  $p_n$  gegen einen Zyklus der Periode 8 usw. Die Intervalle des Parameters  $a$ , für die  $p_n$  gegen einen Zyklus der Periode  $2^n$  konvergiert, werden mit zunehmendem  $n$  kleiner und überschreiten nie 2,570. Ist  $a > 2,570$ , so kann sich  $p_n$  „chaotisch“ verhalten.

1976 schrieb May eine Übersicht über das Problem, die in *Nature* un-

---

<sup>1</sup>Bemerkenswerterweise wurde ein allgemeineres Ergebnis von O. M. Scharowskyj im Jahr 1964 bewiesen, aber sein Artikel, der in einer ukrainischen Mathematikzeitschrift veröffentlicht wurde, war nicht sehr bekannt.

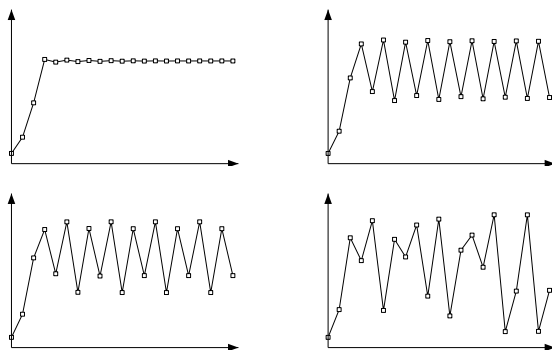


Abbildung 24.2: In allen Abbildungen:  $n$  liegt auf der horizontalen Achse,  $p_n$  auf der vertikalen Achse und  $p_0 = K/10$ . Die Linien ergeben sich aus der Verbindung der Punkte mit den Koordinaten  $(n, p_n)$ . Oben links:  $0 < a < 2$  (stationärer Zustand). Oben rechts:  $2 < a \leq 2,449$  (Periode 2 Zyklus). Unten links:  $2,450 \leq a \leq 2,544$  (Periode 4 Zyklus). Unten rechts:  $2,570 \leq a \leq 3$  (möglicherweise Chaos).

ter dem Titel *Einfache mathematische Modelle mit sehr komplizierter Dynamik* veröffentlicht wurde. Dort sammelte er nicht nur seine eigenen Ergebnisse, sondern auch die von anderen Forschern. Wenn wir zunächst  $x_n = a p_n / [K(1+a)]$  und  $r = 1 + a$  setzen (so dass  $r > 1$  ist), sehen wir, dass die Gleichung  $p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K)$  in die einfachere Form

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n) \quad (24.1)$$

umgeschrieben werden kann. Damit diese Gleichung in der Populationsdynamik eine Bedeutung hat, sollte  $x_n$  für alle  $n$  positiv sein. Wir nehmen also an, dass die Anfangsbedingung  $x_0$  die Bedingung  $0 \leq x_0 \leq 1$  erfüllt und  $r \leq 4$  ist. Die letztere Bedingung stellt sicher, dass die rechte Seite von (24.1) zwischen 0 und 1 bleibt. Bemerkenswerterweise wurde der chaotische Fall  $r = 4$  bereits 1947 von Stanisław Ulam und John von Neumann als Zufallszahlengenerator verwendet. Führen wir die Funktion  $f(x) = r x(1 - x)$  ein, so kann Gleichung (24.1) als  $x_{n+1} = f(x_n)$  umgeschrieben werden und die stationären Zustände sind die Lösungen von  $x = f(x)$ . Grafisch sind dies die Schnittpunkte der Kurven  $y = f(x)$  und  $y = x$  (Abb. 24.3). Man beachte, dass  $x = 0$  immer ein stationärer Zustand ist. Da  $r > 1$  ist, gibt es auch einen anderen stationären Zustand  $x^* > 0$ , so dass  $x^* = r x^*(1 - x^*)$  ist, d. h.  $x^* = 1 - 1/r$ . Da  $r > 1$  ist, ist der stationäre Zustand  $x = 0$  instabil. In der Tat, wenn  $x_n$  nahe bei 0 ist, haben wir  $x_{n+1} \approx r x_n$ . Also neigt  $x_n$  dazu, sich von 0 wegzubewegen. Was den stationären Zustand  $x^*$  betrifft, so ist er nur für  $1 < r < 3$  lokal stabil.

Sei  $y_n = x_n - x^*$ . Dann ist (24.1) äquivalent zu  $y_{n+1} = (2 - r - r y_n) y_n$ . Ist  $x_n$  nahe an  $x^*$ , so ist  $y_n$  nahe an 0 und  $y_{n+1} \approx (2 - r) y_n$ . Wenn aber  $y_{n+1} = k y_n$  ist, dann ist  $y_n = k^n y_0$ , so dass  $y_n \rightarrow 0$  für  $n \rightarrow +\infty$  gilt, genau dann wenn  $-1 < k < 1$ . Hier ist der stationäre Zustand  $x^*$  lokal stabil, genau dann wenn  $-1 < 2 - r < 1$  gilt, d. h.  $1 < r < 3$ .

Bei  $1 < r < 3$  können wir zeigen, dass für alle Anfangsbedingungen  $0 < x_0 < 1$  die Folge  $x_n$  tatsächlich gegen  $x^*$  konvergiert (Abb. 24.3a).

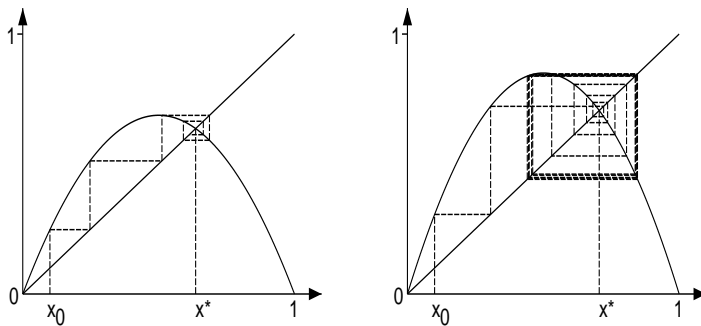


Abbildung 24.3: Die Funktion  $y = f(x)$ , die Gerade  $y = x$ , der stationäre Zustand  $x^*$  und die durch  $x_{n+1} = f(x_n)$  definierte Folge. (a)  $r = 2,75$ , die Folge konvergiert gegen  $x^*$ . (b)  $r = 3,4$ , der stationäre Zustand  $x^*$  ist instabil und die Folge konvergiert gegen einen Zyklus der Periode 2.

Was passiert, wenn  $3 < r \leq 4$  gilt? Beachten wir zunächst, dass  $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$  ist. Führen wir die Funktion  $f_2(x) = f(f(x)) = r^2 x(1-x)(1-rx(1-x))$  ein und betrachten wir die Lösungen der Gleichung  $x = f_2(x)$ , die als Fixpunkte der Funktion  $f_2(x)$  bezeichnet werden. Grafisch sind dies die Schnittpunkte der Kurven  $y = f_2(x)$  und  $y = x$  (Abb. 24.4). Ist  $x = f(x)$ , so gilt  $x = f(f(x)) = f_2(x)$ . Also sind  $x = 0$  und  $x = x^*$  auch Fixpunkte der Funktion  $f_2(x)$ . Wenn aber  $r > 3$  ist, hat die Funktion  $f_2(x)$  zwei weitere Fixpunkte,  $x_-$  und  $x_+$  mit  $f(x_-) = x_+$  und  $f(x_+) = x_-$ .

Es gelten  $f_2'(x) = f'(f(x)) f'(x)$  und  $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$ . Aber  $f'(x) = r(1 - 2x)$  und  $x^* = 1 - 1/r$ . Also ist  $f'(x^*) = 2 - r$  und  $f_2'(x^*) = (2 - r)^2$ . Für die Steigung der Funktion  $f_2(x)$  bei  $x = x^*$  gilt  $f_2'(x^*) > 1$ , wenn  $r > 3$  ist. Da aber  $f_2(0) = 0$ ,  $f_2'(0) = r^2 > 1$  und  $f_2(1) = 0$  gelten, se-



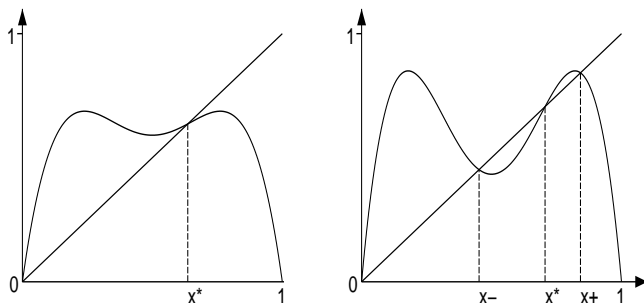


Abbildung 24.4: Die Kurven  $y = f_2(x) = f(f(x))$  und  $y = x$  und der stationäre Zustand  $x^*$ . (a):  $r = 2,75$ . (b):  $r = 3,4$  und die beiden anderen Lösungen  $x_-$  und  $x_+$  der Gleichung  $x = f_2(x)$ .

hen wir in der Abbildung 24.4b, dass es notwendigerweise zwei weitere Lösungen  $x_-$  und  $x_+$  der Gleichung  $x = f_2(x)$  gibt, mit  $0 < x_- < x^*$  und  $x^* < x_+ < 1$ . Eine andere Möglichkeit, zum gleichen Ergebnis zu kommen, besteht in der Lösung der Gleichung  $x = f_2(x)$ , die eine Polynomgleichung vom Grad 4 mit zwei bekannten Wurzeln ( $x = 0$  und  $x = x^*$ ) ist. Die beiden anderen Lösungen  $x_-$  und  $x_+$  sind die Wurzeln des Polynoms  $x^2 - \frac{1+r}{r}x + \frac{1+r}{r^2} = 0$ . Sie sind reelle Zahlen, wenn die Diskriminante positiv ist, d. h. wenn  $r > 3$  ist. Da  $f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-)$  gilt, ist der Punkt  $f(x_-)$  auch ein Fixpunkt von  $f_2(x)$ . Aber  $f(x_-) \neq x_-$ , weil  $x_-$  kein Fixpunkt von  $f(x)$  ist. Und  $f(x_-) \neq x^*$ , sonst hätten wir  $x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*$ . Da  $f(x_-) \neq 0$  ist, folgern wir  $f(x_-) = x_+$ . Analog dazu ist  $f(x_+) = x_-$ .

Für alle  $r > 3$  sehen wir also, dass zum Beispiel  $x_0 = x_-$  die Folge  $x_1 = x_+$ ,  $x_2 = x_-$ ,  $x_3 = x_+ \dots$  impliziert. Man kann auch zeigen, dass für fast jede Anfangsbedingung  $0 < x_0 < 1$  die Folge  $x_n$  für  $n \rightarrow +\infty$  gegen den Zyklus der Periode 2  $x_-, x_+, x_-, x_+ \dots$  konvergiert (Abb. 24.3b und 24.4b). Dieser Zyklus bleibt stabil, solange  $r$  unterhalb des kritischen Wertes  $r_1 = 1 + \sqrt{6} \approx 3,449$  liegt, wobei  $f_2'(x_-) = -1$  ist.

Es gilt  $f_2'(x_-) = f'(f(x_-))f'(x_-) = f'(x_+)f'(x_-) = r^2(1 - 2x_+)(1 - 2x_-) = r^2[1 - 2(x_+ + x_-) + 4x_+x_-] = -r^2 + 2r + 4$ . Also ist  $f_2'(x_-) = -1$ , wenn  $-r^2 + 2r + 5 = 0$  und insbesondere, wenn  $r =$

$1 + \sqrt{6}$  ist.

Ist  $r_1 < r < r_2$ , so wird ein Zyklus der Periode 4 stabil: Vier neue Fixpunkte der Funktion  $f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x))))$  erscheinen (Abb. 24.5a). Für  $r_2 < r < r_3$  ist es ein Zyklus der Länge 8 usw. Die Zahlen  $r_n$  konvergieren gegen einen Grenzwert  $r_\infty \approx 3,570$  für  $n \rightarrow +\infty$ . Ist  $r_\infty < r \leq 4$ , so kann das System sogar chaotisch sein! Abbildung 24.5b zeigt das Bifurkationsdiagramm<sup>2</sup>, das einen Eindruck von der Komplexität der Dynamik vermittelt.

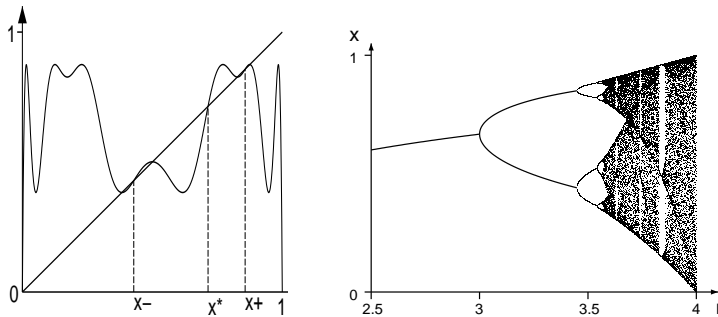


Abbildung 24.5: (a) Die Kurve  $y = f_4(x)$  bei  $r = 3,5$  und die Gerade  $y = x$ . Neben  $x^*$ ,  $x_+$  und  $x_-$  gibt es vier weitere Fixpunkte, die nicht einfach zu unterscheiden sind. (b) Bifurkationsdiagramm der Gleichung (24.1).

R. M. May betonte abschließend, dass auch sehr einfache dynamische Systeme ein sehr kompliziertes Verhalten haben können. Dies ist nicht spezifisch für die Gleichung  $x_{n+1} = r x_n (1 - x_n)$ . Die gleiche „Periodenverdopplungskaskade“, die zu Chaos führt, tritt auch bei anderen Gleichungen mit einer Funktion  $f(x)$  auf, welche die Form eines „Buckels“ hat. Dies ist zum Beispiel bei einer anderen Gleichung der Fall, die in der Populationsbiologie verwendet wird:  $x_{n+1} = x_n \exp(r(1 - x_n))$ . Diese Studie legt nahe, dass man sich nicht wundern sollte, wenn viele Zeitreihen zur Populationsdynamik schwer zu analysieren sind. Das Modell zeigt auch, dass die Unterscheidung zwischen deterministischen und stochastischen Modellen nicht so eindeutig ist, wie bisher angenommen: Selbst mit einem einfachen deterministischen

<sup>2</sup>Dieses Diagramm wurde erstellt, indem für jeden gegebenen Wert von  $r$  die Punkte mit den Koordinaten  $(r, x_{200}), (r, x_{201}), \dots, (r, x_{220})$  aufgetragen wurden, wobei  $x_{n+1} = f(x_n)$  und  $x_0 = 0,1$  ist. Wenn  $x_n$  gegen einen stationären Zustand konvergiert, sehen wir nur einen Punkt im Diagramm. Wenn  $x_n$  gegen einen Zyklus der Periode 2 konvergiert, sehen wir zwei Punkte usw.

Modell kann es unmöglich sein, langfristige Prognosen zu erstellen, wenn die Parameter im chaotischen Bereich liegen.

Im Jahr 1979 wurde May in die *Royal Society* gewählt. Von 1988 bis 1995 war er Professor an der Universität Oxford und am *Imperial College* in London. Von 1995 bis 2000 war er wissenschaftlicher Chefberater der britischen Regierung. 1996 erhielt er den Crafoord-Preis „für seine bahnbrechenden ökologischen Forschungen zur theoretischen Analyse der Dynamik von Populationen, Gemeinschaften und Ökosystemen“. Von der Ökologie wandte er sich der Epidemiologie und Immunologie zu und veröffentlichte zwei Bücher: *Infektionskrankheiten des Menschen* (1991, mit Roy Anderson) und *Virusdynamik* (2000, mit Martin Nowak). Das letztgenannte Buch analysiert die Interaktion zwischen den Zellen des Immunsystems und HIV (dem Virus, das AIDS verursacht) als eine Art Räuber-Beute-System (siehe Kapitel 13). Von 2000 bis 2005 war May Präsident der *Royal Society*. Er wurde 1996 zum Ritter geschlagen und 2001 zum *Peer* auf Lebenszeit ernannt. Er ist im Jahr 2020 gestorben.

### Weitere Lektüre

1. Gleick, J.: *Chaos, Making a New Science*. Viking Penguin, New York (1987)
2. Levin, S.A.: Robert May receives Crafoord prize. *Not. Amer. Math. Soc.* 43, 977–978 (1996) ams.org
3. Li, T.Y., Yorke, J.A.: Period three implies chaos. *Amer. Math. Monthly* 82, 985–992 (1975)
4. Lorenz, E.N.: Deterministic nonperiodic flow. *J. Atmosph. Sci.* 20, 130–141 (1963) journals.ametsoc.org
5. May, R.M.: Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science* 186, 645–647 (1974)
6. May, R.M.: Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 459–467 (1976)
7. May, R.M., Oster, G.F.: Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Amer. Natur.* 110, 573–599 (1976)
8. Maynard Smith, J.: *Mathematical Ideas in Biology*. Cambridge (1968)
9. Poincaré, H.: *Science et Méthode*. Flammarion, Paris (1908) gallica.bnf.fr
10. Sharkovsky, O.M.: Co-existence of cycles of a continuous mapping of a line onto itself. *Ukr. Math. J.* 16, 61–71 (1964)
11. Ulam, S.M., von Neumann, J.: On combination of stochastic and deterministic processes. *Bull. Amer. Math. Soc.* 53, 1120 (1947) ams.org

## Kapitel 25

### Chinas Ein-Kind-Politik (1980)

Im Jahr 1980 berechneten Song Jian und seine Mitarbeiter, die Spezialisten in der auf die Luftraumtechnik angewandten Kontrolltheorie waren, dass die Bevölkerung Chinas im 21. Jahrhundert mehr als zwei Milliarden Menschen erreichen würde, wenn die Geburtenrate auf dem derzeitigen Niveau bliebe. Ihre Ergebnisse basierten auf einem altersstrukturierten mathematischen Modell und trugen zur Entscheidung der Regierung bei, eine Ein-Kind-Politik einzuführen.

Song Jian<sup>1</sup> wurde 1931 in Rongcheng in der chinesischen Provinz Shandong geboren. In den 1950er-Jahren studierte er in der Sowjetunion an der Moskauer Staatlichen Technischen Universität Bauman und an der Abteilung für Mathematik und Mechanik der Moskauer Staatlichen Universität. Danach kehrte er nach China zurück und wurde Leiter des Büros für kybernetische Forschung im Institut für Mathematik der Chinesischen Akademie der Wissenschaften. Er war ein Spezialist für die Anwendung der Kontrolltheorie auf die Steuerung von Raketen. Er arbeitete auch für das Siebte Maschinenbauministerium, das später in Ministerium für Luft- und Raumfahrt umbenannt wurde. Im Jahr 1978 begann er, sich mit den Verbindungen zwischen Kontrolltheorie und Demografie zu beschäftigen.



Abbildung 25.1: Song Jian

Um den Kontext von Song Jians Arbeit über Populationsdynamik zu verstehen, sollte man zunächst eine Vorstellung davon geben, was „Kontroll-

---

<sup>1</sup>Song ist der Familienname. Er wird im Chinesischen immer zuerst geschrieben.

theorie“ ist. Es ist die Untersuchung dynamischer Systeme, deren Verhalten von einigen Parametern abhängt. Die Parametern können im Laufe der Zeit verändert werden, um ein bestimmtes Kriterium zu optimieren. Diese Theorie wurde besonders im Zusammenhang mit den Raumfahrtprogrammen in den Vereinigten Staaten und in der UdSSR entwickelt. In der Tat mussten Ingenieure die Flugbahn von Weltraumraketen „kontrollieren“, um Satelliten auf ihre Umlaufbahn um die Erde zu bringen. Aber die Anwendungen waren nicht auf physikalische oder technische Probleme beschränkt. Die Geburtenkontrolle könnte auch als eine Art optimales Kontrollproblem im mathematischen Sinne betrachtet werden.

Erwähnenswert ist auch der Aufsatz mit dem Titel *Die Grenzen des Wachstums, Bericht des Club of Rome zur Lage der Menschheit*, der 1972 veröffentlicht und von einer Gruppe des Massachusetts-Instituts für Technologie (MIT) verfasst wurde. Diese Studie basierte auf einem mathematischen Modell des weltweiten Wirtschaftswachstums, das die natürlichen Ressourcen, die Bevölkerungsgröße und die Umweltverschmutzung berücksichtigte. Der Bericht legte nahe, dass die Weltwirtschaft auf eine Katastrophe zusteuert. Sei es durch die Erschöpfung der nicht erneuerbaren Ressourcen, durch einen Mangel an Nahrung für die Bevölkerung oder durch ein Übermaß an Umweltverschmutzung. Die freiwillige Begrenzung der Geburten war eine der vorgeschlagenen Lösungen. Zusammengefasst war es eine Art moderne Version der Thesen von Malthus. Der Bericht erhielt in den 1970er-Jahren ein großes Echo im Westen.

Seit der Gründung der Volksrepublik 1949 war die chinesische Geburtenrate sehr hoch gewesen, außer während des katastrophalen „Großen Sprungs nach vorn“. Mitte der 1970er-Jahre erholte sich China langsam von der Kulturrevolution. Die Familienplanung drängte Frauen dazu, Geburten hinauszuzögern, die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Geburten zu verlängern und weniger Kinder zu bekommen. Deng Xiaoping, der nach dem Tod von Mao Zedong 1976 als neuer Führer auftrat, begann 1978 mit der Politik der „Vier Modernisierungen“: Landwirtschaft, Industrie, Wissenschaft und Technologie sowie die nationale Verteidigung. Die Größe und das Wachstum der chinesischen Bevölkerung wurden damals als wichtige Hindernisse für diese Modernisierungen wahrgenommen. Wissenschaftler, die bis dahin an militärischen Anwendungen gearbeitet hatten, wurden ermutigt, Lösungen für dieses schwierige Problem zu finden.

Mit diesem Hintergrund ging Song Jian 1978 nach Helsinki zu einem Kongress der *International Federation of Automatic Control*. Dort bemerkte er, dass einige Forscher in Europa versucht hatten, die Kontrolltheorie auf Bevölkerungsprobleme anzuwenden. Sie hatten die Idee, dass eine strikte

Geburtenkontrolle schließlich die Katastrophen verhindern könnte, die der Bericht über die Grenzen des Wachstums angekündigt hatte. Zurück in China stellte er eine kleine Forschungsgruppe zusammen, zu dem auch sein Kollege Yu Jingyuan und der Computerexperte Li Guangyuan gehörten, um diese Art der mathematischen Modellierung auf Daten zur chinesischen Bevölkerung anzuwenden. Zu dieser Zeit war die wissenschaftliche Kommunikation zwischen China und dem Rest der Welt kaum vorhanden. Song Jian entwickelte die Gleichungen, welche die Entwicklung der Altersstruktur einer Bevölkerung beschreiben, auf die gleiche Weise neu, wie es Lotka und McKendrick getan hatten (siehe Kapitel 10 und 16). Unter Verwendung eines zeitkontinuierlichen Modells, seien

- $P(x, t)$  die Bevölkerung im Alter  $x$  zum Zeitpunkt  $t$ ;
- $m(x)$  die Sterblichkeit im Alter  $x$ ;
- $P_0(x)$  die Altersstruktur der Bevölkerung zum Zeitpunkt  $t = 0$ ;
- $b(t)$  die Geburtenrate der Frauen zum Zeitpunkt  $t$ , d. h. die mittlere Anzahl der Kinder, die eine Frau im Laufe ihres Lebens bekommen würde, wenn die altersspezifischen Geburtenraten so blieben, wie sie zum Zeitpunkt  $t$  sind;
- $f$  der Anteil der weiblichen Geburten;
- $h(x)$  die Wahrscheinlichkeitsverteilung des Alters der Mutter bei der Geburt eines Kindes ( $\int_0^{+\infty} h(x) dx = 1$ ).

Mit diesen Notationen und Hypothesen kann die Entwicklung der Altersstruktur durch die partielle Differentialgleichung modelliert werden

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x, t) + \frac{\partial P}{\partial x}(x, t) = -m(x)P(x, t),$$

mit der Anfangsbedingung  $P(x, 0) = P_0(x)$  und der Randbedingung

$$P(0, t) = b(t) f \int_0^{+\infty} h(x) P(x, t) dx,$$

wobei  $b(t)$  der zu kontrollierende Parameter ist. Wenn die Geburtenrate der Frauen konstant und oberhalb der kritischen Schwelle ist

$$b^* = 1 / \left[ f \int_0^{+\infty} h(x) e^{-\int_0^x m(y) dy} dx \right],$$

dann nimmt die Bevölkerung exponentiell zu. Dieses Kriterium ähnelt dem, das Lotka mit der Formel (10.2) erhalten hatte. Song Jian betrachtete auch die zeitdiskrete Version des Modells, die dem Leslie-Modell ähnelt (siehe Kapitel 21). Sei  $P_{k,n}$  die Bevölkerung im Alter  $k$  im Jahr  $n$  und führen wir in gleicher Weise  $m_k$ ,  $b_n$  und  $h_k$  ein. Dann ist

$$P_{k+1,n+1} = (1 - m_k)P_{k,n}, \quad P_{0,n+1} = b_n f \sum_{k \geq 0} h_k P_{k,n}.$$

Kennt man aus Stichprobenerhebungen die Sterblichkeit  $m_k$  (Abb. 25.2a), den Anteil der weiblichen Geburten  $f \approx 0,487$ , die Altersverteilung der Mütter  $h_k$  (Abb. 25.2b), die Anfangsbedingung  $P_{k,0}$ , welche die Altersstruktur der Bevölkerung im Jahr 1978 darstellt (Abb. 25.3a), und die Variation der Geburtenrate  $b$  (die in jeder Simulation als konstant angenommen wird), dann können wir wie die Gruppe von Song Jian demografische Projektionen für ihr Land mit einem Zeithorizont von hundert Jahren, von 1980 bis 2080, erstellen (Abb. 25.3b).

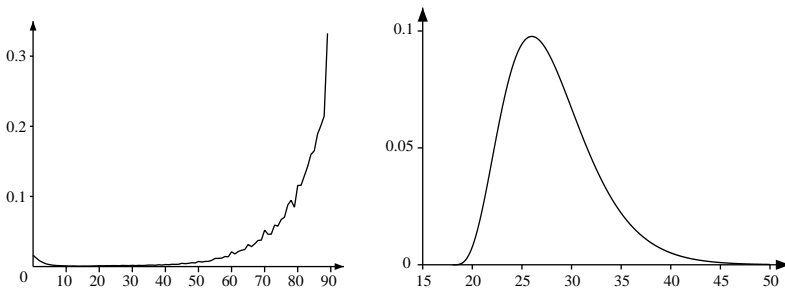


Abbildung 25.2: (a) Sterblichkeit (pro Jahr) in Abhängigkeit vom Alter im Jahr 1978. (b) Geglättete Form der altersspezifischen Geburtenrate (pro Jahr) in Abhängigkeit vom Alter im Jahr 1978.

Angesichts der erforderlichen Tausenden von Additionen und Multiplikationen (das Jahr  $n$  variiert zwischen 0 und 100 Jahren, das Alter  $k$  zwischen 0 und 90 Jahren) war ein Computer notwendig. Zu dieser Zeit hatten in China nur wenige Menschen Zugang zu solchen Geräten, außer denen, die für das Militär arbeiteten. Song Jian, ein führender Experte für Raketensteuerung, war einer von ihnen.

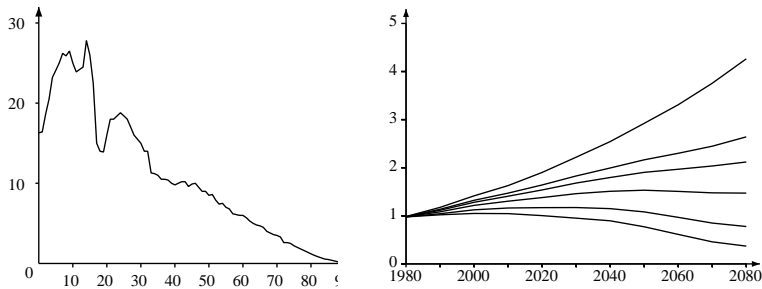


Abbildung 25.3: (a) Alterspyramide im Jahr 1978. Horizontale Achse: Alter. Vertikale Achse: Bevölkerung (in Millionen). (b) Demografische Projektionen (in Milliarden) nach verschiedenen Hypothesen zur mittleren Kinderzahl pro Frau. Von unten nach oben:  $b = 1,0; 1,5; 2,0; 2,3; 2,5; 3,0$ .

Die Hochrechnungen legten nahe, dass selbst wenn China seine Geburtenrate von 1978 gleich  $b = 2,3$  Kindern pro Frau beibehalten würde, was nur knapp über der geschätzten kritischen Schwelle von  $b^* = 2,19$  liegt, die Bevölkerung von 980 Millionen im Jahr 1980 auf 2,12 Milliarden im Jahr 2080 ansteigen würde. Aber China nutzte bereits fast das gesamte Land, das für die Landwirtschaft dienen könnte. Es gab sogar die Tendenz, einen Teil dieses Landes aufgrund von Wüstenbildung und Urbanisierung zu verlieren. Wie soll eine solche Bevölkerung ernährt werden, wenn die Fortschritte bei den landwirtschaftlichen Erträgen nicht ausreichen? Es ist die gleiche Frage, die Malthus schon zwei Jahrhunderte zuvor bedacht hatte. Mit der Geburtenrate von 1975 gleich  $b = 3,0$  könnte die Bevölkerung im Jahr 2080 sogar 4,26 Milliarden erreichen. Mit  $b = 2,0$  würde die Bevölkerung um das Jahr 2050 ein Maximum von 1,53 Milliarden erreichen, bevor sie leicht zu sinken beginnt. Mit  $b = 1,5$  würde um das Jahr 2030 ein Maximum von 1,17 Milliarden erreicht werden. Bei  $b = 1,0$  läge das Maximum bei nur 1,05 Milliarden und würde um das Jahr 2000 erreicht werden. Unter dieser Annahme würde die Bevölkerung erst im Jahr 2025 wieder das Niveau von 1978 erreichen.

Das Überraschendste an dieser Arbeit waren ihre praktischen Konsequenzen, die in der Geschichte der mathematischen Populationsdynamik tatsächlich von beispielloser Bedeutung sind. In der Tat zeigte Li Guangyuan die Ergebnisse der Simulationen im Dezember 1979 während eines Symposiums



über Bevölkerung in Chengdu in der Provinz Sichuan.<sup>2</sup> Im Januar 1980 veröffentlichten Song Jian, Yu Jingyuan und Li Guangyuan diese Ergebnisse in einer chinesischen Wirtschaftszeitschrift und sprachen sich nebenbei für eine Ein-Kind-Politik aus. Sie schickten ihren Artikel *Ein Bericht über quantitative Forschung zur Frage der Bevölkerungsentwicklung Chinas* auch an Chinas obersten Wissenschaftler Qian Xuesen, der ihn mit einer Empfehlung an den Leiter der Geburtenplanungsbehörde weiterleitete. Die Ergebnisse von Song Jian machten einen tiefen Eindruck auf die meisten politischen Führer. Diese waren bereits von der Notwendigkeit einer verstärkten Geburtenkontrolle überzeugt, ungeachtet dessen, was Marx geschrieben hatte (siehe Kapitel 5). Sie zögerten aber noch, was den Grad der Kontrolle betraf. Im Februar 1980 legten der Staatsrat und das Zentralkomitee der Partei ein Ziel für die chinesische Bevölkerung von 1,2 Milliarden für den Horizont 2000 fest. Im März 1980 wurden die Ergebnisse des Teams von Song Jian in der „Volkstageszeitung“ (*Renmin Ribao*) veröffentlicht. Im April untersuchte eine Kommission aus politischen Führern und Bevölkerungsexperten die ökologischen und wirtschaftlichen Folgen des Bevölkerungswachstums und kam zu dem Schluss, dass eine Ein-Kind-Politik notwendig sei, um das von Deng Xiaoping gesetzte Ziel für das Pro-Kopf-Einkommen im Jahr 2000 zu erreichen. Die Politik wurde im September desselben Jahres offiziell und ein offener Brief, der sie der Bevölkerung erklärte, wurde auf der ersten Seite der Volkstageszeitung veröffentlicht.

Bis 1983 wird es noch viele unerlaubte Geburten geben. Es wurde beschlossen, dass von jedem Paar mit bereits zwei Kindern ein Mitglied sterilisiert und jede verbotene Schwangerschaft unterbrochen werden sollte. Ab 1984 durften jedoch auch ländliche Paare mit nur einer Tochter ein zweites Kind bekommen. Die Ein-Kind-Politik blieb in Kraft bis 2015. In den letzten Jahren wurden einige Anpassungen eingeführt: Wenn in einem Paar sowohl der Mann als auch die Frau Einzelkinder waren, dann konnten sie zwei Kinder haben. Die repressiven Maßnahmen gegen Paare, die mehr als ein Kind haben, waren hart: Regierungsangestellte konnten ihren Job verlieren, es musste eine teure Geldstrafe gezahlt werden, um die administrativen Papiere für die Einschulung eines zweiten Kindes zu bekommen usw. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass es schwer ist, in der Geschichte der mathematischen Modellierung ein anderes Beispiel mit einer so starken sozialen Auswirkung zu finden. Natürlich war die Arbeit von Song Jian und seinen Mitarbeitern nur eines der Elemente, die zur Entscheidung für die Ein-Kind-Politik führten. Aber sie scheint eine wichtige Rolle gespielt zu haben.

Wie in den vorherigen Kapiteln kann die Rolle der mathematischen Mo-

---

<sup>2</sup>Hier und unten fassen wir Susan Greenhalghs ausführlichen Bericht zusammen [1,2].

dellierung in Frage gestellt werden. Ausgehend von einer realen Lebenssituation wird ein Modell aufgebaut. Es kann mathematisch analysiert oder mit einem Computer simuliert werden. Wir können dann verstehen, wie sich das Modell verhält, wenn einige Parameter variieren. Allerdings sagt die Mathematik nicht aus, ob das Modell ein getreues Abbild des realen Lebens ist. Einige sehr wichtige Aspekte können vernachlässigt worden sein. Manche Modelle enthalten auch eine Zielfunktion, zum Beispiel die chinesische Bevölkerung unter 1,2 Milliarden zu halten. Die Mathematik sagt nicht, ob dieses Ziel angemessen war.<sup>3</sup>

1980 war Song Jian auch Mitautor der Neuauflage des Buches *Ingenieur-Kybernetik* von Qian Xuesen, dem „Vater“ des chinesischen Raumfahrtprogramms. Danach hatte er verschiedene hochrangige politische Positionen inne: Vizeminister und Chef-Wissenschaftler-Ingenieur des Ministeriums für Luft- und Raumfahrt (1981–1984), Mitglied des Zentralkomitees der Kommunistischen Partei Chinas (1982–2002), Vorsitzender der staatlichen Kommission für Wissenschaft und Technologie (1985–1998), Staatsrat (1986–1998) usw. Er veröffentlichte auch zwei weitere Bücher, die ins Englische übersetzt wurden: *Bevölkerungskontrolle in China* (1985, mit Tuan Chi-Hsien und Yu Jingyuan) und *Kontrolle der Populationssysteme* (1988, mit Yu Jingyuan). Diese Bücher entwickeln die Theorie der optimalen Kontrolle angewandt auf die Bevölkerungsdynamik. Song Jian wurde 1991 in die Chinesische Akademie der Wissenschaften und 1994 in die Akademie der Ingenieure gewählt, deren Präsident er von 1998 bis 2002 war.

## Weitere Lektüre

1. Greenhalgh, S.: Missile science, population science: The origins of China's one-child policy. *China Q.* 182, 253–276 (2005)
2. Greenhalgh, S.: *Just One Child, Science and Policy in Deng's China*. University of California Press (2008)
3. Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., Behrens, W.W.: *The Limits to Growth, A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind*, 2nd edn. Universe Books, New York (1974)
4. Song, J.: Selected Works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999)
5. Song, J.: Some developments in mathematical demography and their application to the People's Republic of China. *Theor. Popul. Biol.* 22, 382–391 (1982)
6. Song, J., Yu, J.: *Population System Control*. Springer, Berlin (1988)

<sup>3</sup>Die Bevölkerung im Jahr 2000 wurde auf 1,264 Milliarden geschätzt. Das Pro-Kopf-Einkommen ist zwischen 1980 und 2000 etwa von 200 auf 1.000 Dollar gestiegen. Gleichzeitig hat sich das Geschlechterverhältnis extrem zugunsten der Jungen verschoben, vor allem aufgrund der geschlechtsselektiven Abtreibung.

## Kapitel 26

### Einige aktuelle Probleme

Dieses Kapitel gibt einen kurzen Überblick über einige aktuelle Probleme der mathematischen Bevölkerungsdynamik: Bevölkerungsalterung in der Demografie; neu auftretende Krankheiten (AIDS, SARS, vektorübertragene Krankheiten . . .) und Impfpolitik in der Epidemiologie; Fischereipolitik in der Ökologie; die Ausbreitung genetisch veränderter Organismen in der Populationsgenetik. Die spezialisierten Institutionen, die in Frankreich an der Modellierung dieser Probleme arbeiten, werden erwähnt. Verschiedene Aspekte der Forschungsarbeit werden ebenfalls hervorgehoben.

In der Demografie ist in den letzten Jahrzehnten ein relativ neues Problem aufgetaucht: die Alterung der Bevölkerung. Dieses Problem ist nicht nur in Frankreich (Abb. 26.1), sondern auch in vielen anderen europäischen Ländern sowie in Japan ein Gegenstand der Sorge. Es hat wichtige wirtschaftliche und soziale Konsequenzen: Rentensysteme, Einwanderungspolitik usw. In Frankreich werden vom Nationalen Institut für Demografische Studien (INED) und vom Nationalen Institut für Statistik und Wirtschaftsstudien (INSEE) mathematische Modelle entwickelt. Diese versuchen, das Phänomen der Alterung zu analysieren. Eine der Schwierigkeiten von demografischen Prognosen liegt darin, dass die Geburtenraten im Laufe der Zeit erheblich schwanken können, ohne dass dies auch nur ein Jahrzehnt im Voraus absehbar wäre. Dies ist besonders auffällig, wenn wir auf die 1968 erstellten Prognosen für die französische Bevölkerung im Jahr 1985 zurückblicken: Diese Prognosen konnten den Rückgang der Geburtenrate nicht vorhersehen, der in den 1970er-Jahren eintrat. Es wäre interessant, alle auf mathematischen Modellen basierenden Vorhersagen, die sich als falsch herausstellten, zu überprüfen. Insbesondere diejenigen, die ein Echo in den Medien fanden. Dies würde den Eindruck des „Fortschritts“, den das vorliegende Buch erweckt, konterkarieren. Ein Eindruck, der dem Leser nach der Lektüre des Kapitels über die chinesische Ein-Kind-Politik vielleicht schon verdächtig vorkommt.<sup>1</sup> Im Zusammenhang mit dem letztgenannten Thema stellt sich nun ein neues Problem: Wie kann die

---

<sup>1</sup>Diese Politik wurde im Westen oft kritisiert, war aber von vielen Chinesen relativ gut akzeptiert.

Politik aufgeweicht werden, um die in den nächsten Jahrzehnten zu erwartende schnelle Überalterung zu vermeiden? Auch hier tragen mathematische Modelle zur Debatte bei.

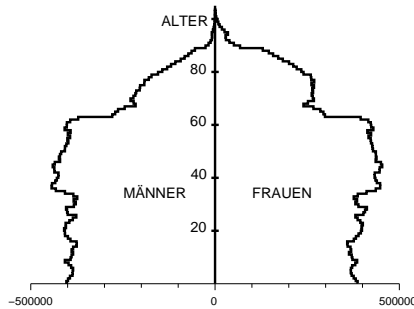


Abbildung 26.1: Alterspyramide der französischen Bevölkerung am 1. Januar 2010. Quelle: [www.insee.fr](http://www.insee.fr).

In der Epidemiologie ist unter den neuen Problemen, die in den letzten drei Jahrzehnten global entstanden sind, die Entwicklung der AIDS-Epidemie besonders auffällig. Einige Modelle versuchen, die Zukunft der Epidemie in jüngeren infizierten Ländern wie Russland, Indien oder China zu erahnen. Es ist schwer vorherzusagen, ob sich die Epidemie verlangsamen wird wie in Westeuropa und Nordamerika oder ob sie einen bedeutenden Prozentsatz der Bevölkerung erreichen wird wie in einigen Ländern südlich der Sahara. Andere aufkommende Krankheiten wie Ebola in Afrika, West-Nil-Fieber in Nordamerika, SARS (Schweres Akutes Respiratorisches Syndrom), Vogelgrippe, Chikungunyafieber oder H1N1-Grippe wurden alle mit mathematischen Modellen untersucht, wenn auch zugegebenermaßen mit wenig Erfolg.

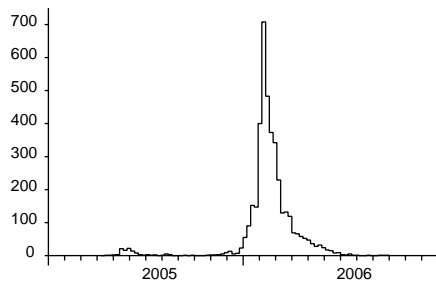
Bei SARS bestand eine Schwierigkeit bei der Modellierung darin, dass die Epidemie zwar innerhalb jedes Landes relativ begrenzt blieb, sich aber sehr schnell von Land zu Land ausbreiten konnte (Hongkong und China, Singapur, Kanada . . .). Der Zufallscharakter der Epidemiekurven in jedem neuen Brennpunkt konnte nicht vernachlässigt werden. Wie wir in den Kapiteln 16 und 22 gesehen haben, sind stochastische Modelle normalerweise schwieriger zu handhaben.

Für die Chikungunya-Epidemie, die zwischen 2005 und 2006 auf der Insel Réunion (einem französischen Überseegebiet im Indischen Ozean) auftrat, wurden einige Modelle durch das von Ross für Malaria inspiriert (siehe Kapitel 12), da beide Krankheiten durch Stechmücken übertragen werden. Ein wichtiger Aspekt, der berücksichtigt werden musste, war der Einfluss der Saisonalität. In der Tat nimmt die Mückenpopulation während des südlichen

Winters ab, wodurch die Übertragung der Krankheit reduziert wird. Dies ist in Abbildung 26.2 zu sehen. Es zeigt die Anzahl der neuen Fälle, die jede Woche von einem kleinen Netzwerk von etwa dreißig Hausärzten gemeldet wurden. Diese Fallzahlen decken nur einen Bruchteil der Bevölkerung der Insel ab. Das Netzwerk entdeckte während mehrerer Wochen im September und Oktober 2005 keine neuen Fälle, aber die Übertragung der Krankheit ging trotzdem weiter. Am Nationalen Institut für Gesundheit und medizinische Forschung (INSERM) und am Tropenforschungsinstitut (IRD) wurden mathematische Modelle der Epidemie entwickelt. Trotz dieser Modelle konnte niemand vorhersehen, dass die Epidemie nicht vor dem Ende des Winters 2005 auf der Südhalbkugel aussterben würde, als sie nur einige tausend Menschen infiziert hatte. Schließlich wurde fast ein Drittel der Inselbevölkerung infiziert, also etwa 266.000 Menschen. Dies zeigt allenfalls, dass die Prognose von Epidemien recht schwierig sein kann und es nicht so einfach ist, in den ersten Tagen einer Epidemie zu unterscheiden, ob es sich um einen kleinen oder einen großen Ausbruch handeln wird. Eine Parallele kann zur Wettervorhersage gezogen werden. Diese Art der Vorhersage stützt sich heutzutage auf intensive Computersimulationen von komplizierten mathematischen Modellen des Ozeans und der Atmosphäre. Dennoch sind Vorhersagen, die über ein paar Tage hinausgehen, nicht zuverlässig.

Abbildung 26.2:

Chikungunya-Epidemie auf Réunion in den Jahren 2005–2006. Anzahl der neuen Fälle, die pro Woche von einem kleinen Netzwerk von Ärzten gemeldet wurden. Die Zahlen in dieser Abbildung müssen mit etwa 67 multipliziert werden, um das wahre Ausmaß der Epidemie zu erhalten. Quelle: [www.invs.sante.fr](http://www.invs.sante.fr).



Aus einer eher theoretischen Sicht warf die Chikungunya-Epidemie die Frage auf, wie der Begriff der Basisreproduktionszahl  $\mathcal{R}_0$  in Modellen angepasst werden kann, die eine Umwelt mit saisonalen (z. B. periodischen) Schwankungen annehmen. Die Anpassung ist nicht so einfach, und dies wirft einige Bedenken darüber auf, wie der Parameter  $\mathcal{R}_0$  für andere Epidemien verwendet wurde, die von Saisonalität beeinflusst werden, wie zum Beispiel

die H1N1-Grippepandemie im Jahr 2009.

Ein weiteres Problem von zunehmender Bedeutung, das Modellierer zu analysieren versucht haben, ist das der Arzneimittelresistenz (Antibiotika, Malariamittel). In der Epidemiologie ist die seit der Zeit von Daniel Bernoulli und d'Alembert immer wiederkehrende Frage, wie Kosten und Nutzen abzuwägen sind, wenn die Injektion eines Impfstoffs ein potenzielles Risiko birgt, immer noch umstritten und wird es vielleicht auch immer bleiben, da sich die Risikosensibilität ändert. So hat das französische Gesundheitsministerium 1998 nach einigen Hinweisen darauf, dass der Impfstoff gegen Hepatitis B in einer sehr geringen Zahl von Fällen zu schweren Komplikationen führen könnte, seine Impfkampagne in Schulen eingestellt, obwohl das Risiko im Vergleich zu dem, nach einer Infektion mit dem Hepatitis-B-Virus zu sterben, vernachlässigbar erschien.

In der Ökologie wirft die Untersuchung der Dynamik von Fischpopulationen noch viele Probleme auf. Dennoch soll sie als wissenschaftliche Grundlage für die Wahl von Fangquoten und anderen Beschränkungen dienen. Die Überfischung der Sardelle im Golf von Biskaya und des Roten Thunfisches im Mittelmeer sind nur zwei aktuelle Beispiele. Da die Schätzung des Fischbestandes oft unzuverlässig ist, sind Modelle, die solche Daten verwenden, mit Vorsicht zu genießen. In Frankreich wird diese Art von Studie hauptsächlich vom Forschungsinstitut für die Nutzung des Meeres (IFREMER) durchgeführt. Einige mathematische Modelle haben auch bei vergangenen Entscheidungen der Internationalen Walfangkommission eine Rolle gespielt.

In der Populationsgenetik ist die Ausbreitung von gentechnisch veränderten Organismen ebenfalls ein umstrittenes Thema, das einige Forscher mit Hilfe von Reaktionsdiffusionsgleichungen zu untersuchen versucht haben, die von denen von Fisher inspiriert sind (siehe Kapitel 20). Dies ist das Gebiet des Nationalen Forschungsinstituts für Landwirtschaft (INRAE).

Auf der mehr theoretischen Seite der Forschung, können wir Folgendes erwähnen:

- die Arbeiten über partielle Differentialgleichungen wie Diffusionsgleichungen (Kap. 20) oder altersstrukturierte Gleichungen (Kap. 16);
- die Arbeiten über stochastische Modelle mit oder ohne räumliche Dimension (siehe Kap. 16 und 22), einschließlich der Arbeiten über zufällige Netzwerke, welche die Ausbreitung von Epidemien modellieren, und der Arbeiten, die nach deterministischen Approximationen suchen.

Diese Art von Forschung wird hauptsächlich von angewandten Mathematikern durchgeführt. In den letzten Jahren wurden an französischen Universitäten und anderen Hochschuleinrichtungen mehrere Masterstudiengänge in

mathematischer Biologie eingeführt.

Die mathematische Untersuchung der Populationsdynamik ist, wie andere wissenschaftliche Gebiete auch, hauptsächlich organisiert durch:

- Gelehrtenesellschaften: Niederländische Gesellschaft für Theoretische Biologie (seit 1970), Gesellschaft für Mathematische Biologie (1973), Französischsprachige Gesellschaft für Theoretische Biologie (1985), Chinesische Gesellschaft für mathematische Biologie (1985), Japanische Gesellschaft für Mathematische Biologie (1989), Europäische Gesellschaft für Mathematische und Theoretische Biologie (1991), Lateinamerikanische Gesellschaft für mathematische Biologie (2002) usw.
- Fachzeitschriften: *Bulletin of Mathematical Biology* (seit 1939), *Mathematical Biosciences* (1967), *Journal of Mathematical Biology* (1974), *Mathematical Medicine and Biology* (1984), *Mathematical Population Studies* (1988), *Mathematical Biosciences and Engineering* (2004), *International Journal of Biomathematics* (2008), *Biomath* (2012) usw.
- Konferenzen: Jahrestagung der Gesellschaft für Mathematische Biologie, Mathematische und rechnerische Populationsdynamik, Europäische Konferenz über Mathematische und Theoretische Biologie usw.

Es wurde nur auf die Elemente verwiesen, die explizit den Anspruch erheben, an der Schnittstelle zwischen der Mathematik und ihren Anwendungen in der Populationsdynamik zu liegen. Aber für jedes einzelne Gebiet (Demografie, Ökologie, Populationsgenetik, Epidemiologie usw.) können wir ähnliche Elemente mit einer variablen Dosis mathematischer Modellierung finden.

Abschließend wird der interessierte Leser eingeladen, einen Blick auf die Originalartikel zu werfen, die im World Wide Web verfügbar sind. Die Adressen sind in den Referenzen am Ende jedes Kapitels angegeben. Wie Ronald Fisher einst über Mendel schrieb:

„Die Wissenschaftsgeschichte hat sehr darunter gelitten, dass die Lehrer Material aus zweiter Hand verwenden und dadurch die Umstände und die intellektuelle Atmosphäre, in der die großen Entdeckungen der Vergangenheit gemacht wurden, auslöschen. Ein Studium aus erster Hand ist immer lehrreich und oft ... voll von Überraschungen.“

### Weitere Lektüre

1. Bacaër, N.: Approximation of the basic reproduction number  $\mathcal{R}_0$  for vector-borne diseases with a periodic vector population. *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091 (2007)
2. Levin, S.A.: Mathematics and biology, the interface. [www.bio.vu.nl/nvtb/](http://www.bio.vu.nl/nvtb/)

## Abbildungen

- S. 5. Porträt von Thomas Murray (ca. 1687) im Besitz der *Royal Society* in London. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- S. 11. Porträt von Emanuel Handmann (1753) im Besitz des Kunstmuseums in Basel. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk*. Birkhäuser, Basel (1983)
- S. 17. Porträt, das sich einst in der Petri-Kirche befand und vermutlich bei der Schlacht um Berlin 1945 zerstört wurde. Reimer, K.F.: Johann Peter Süßmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- S. 23. Porträt von Johann Nicolaus Gooth (ca. 1750–1755) im Besitz des Naturhistorischen Museums in Basel. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- S. 30. Porträt von Maurice Quentin de La Tour (1753) im Besitz des Louvre-Museums in Paris.
- S. 33. Porträt von John Linnell (1833) im Besitz des *Haileybury College* in England. Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766-1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- S. 37. Gravur von Flameng (1850). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- S. 43. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I. J. Bienaymé, Statistical Theory Anticipated*. Springer (1977) © Académie des sciences, Institut de France.
- S. 43. Brun, J., Robinet, A. (éd.): *A. Cournot, études pour le centenaire de sa mort*. Economica / Vrin, Paris (1978)
- S. 47. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity*. Cambridge University Press (1913)
- S. 52. Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- S. 52. Porträt von Watson in der Bibliothek des *Trinity College*, Universität von Cambridge. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- S. 58. Alfred J. Lotkas Dokumente. Abteilung für Seltene Bücher und Sonder-sammlungen. © Princeton University Library.
- S. 62. Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- S. 65. Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- S. 68. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1,



- 108–115 (1933) © The Royal Society.
- S. 77. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)
  - S. 81. Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society/Godfrey Argent Studio.
  - S. 85. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
  - S. 94. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer (2001)
  - S. 104. [britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane](http://britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane) © Bassano and Vandyk Studios.
  - S. 112. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
  - S. 108. Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 – d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
  - S. 108. Nørdlund, N.E.: Johan Frederik Steffensen in memoriam. *Nordisk Mat. Tidsskr.* 10, 105–107 (1962)
  - S. 120. Tikhomirov, V.M.: A.N. Kolmogorov. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., S. 101–128. American Mathematical Society (2007)
  - S. 120. *I. G. Petrowsky Selected Works Part I*. Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
  - S. 125. Foto von Denys Kempson. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, a History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
  - S. 128. © Geoffrey Grimmett.
  - S. 135. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005) © The Royal Society.
  - S. 135. Harman, O.: *The Price of Altruism*. W. W. Norton, London (2010)
  - S. 140. © Samuel Schläefli / ETH Zürich.
  - S. 147. Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.

Dieses Buch zeichnet die Geschichte der Populationsdynamik nach, eines theoretischen Fachgebiet, das eng mit Genetik, Ökologie, Epidemiologie und Demografie verbunden ist und in das die Mathematik bedeutende Erkenntnisse eingebracht hat. Es gibt einen Überblick über die Entstehung einiger wichtiger Themen: exponentielles Wachstum, von Euler und Malthus bis zur chinesischen Ein-Kind-Politik; die Entwicklung stochastischer Modelle, von den Mendelschen Gesetzen und der Frage des Aussterbens von Familiennamen bis zur Perkolationstheorie für die Ausbreitung von Epidemien; chaotische Populationen, in denen Determinismus und Zufall ineinandergreifen.

Mit den jüngsten Fortschritten in der maschinellen Übersetzung ist das virtuelle Monopol einer einzigen Sprache in der wissenschaftlichen Literatur nicht mehr gerechtfertigt. Die zunehmende sprachliche Entfremdung an den Universitäten kann rückgängig gemacht werden. Mit dieser sorgfältig überarbeiteten deutschen Übersetzung fördern wir diesen neuen Weg.

ISBN : 979-10-343-7393-2



15€