Über Vererbungsgesetze beim Menschen.

Von Dr. med. **Wilhelm Weinberg** in Stuttgart.

II. Spezieller Teil¹⁾.

Allgemeine Lösung des Problems der Wirkung der Panmixie bei einfacher Vermischung und alternativer Vererbung.

Im folgenden soll untersucht werden, welche Wirkung die Panmixie unter dem Einfluß verschiedener Vererbungsgesetze sowohl auf die Zusammensetzung und Durchschnittsmaße ganzer Generationen, als auf die Zusammensetzung, Durchschnittsmaße und Korrelationen verschiedener Verwandtschaftsgrade ausübt, in welcher Weise sich dabei Erscheinungen der Praevalenz äußern und welchen Einfluß die äußeren Umstände auf diese Beziehungen ausüben. Naturgemäß werden dabei die komplizierteren Probleme der alternativen Vererbung mehr Raum beanspruchen als die der einfachen Vermischung.

Dabei ergibt sich teilweise die Notwendigkeit, bestimmte Wirkungen beider Vererbungsprinzipien gemeinsam zu behandeln, und zwar die Probleme der Praevalenz und des Einflusses der äußeren Umstände.

Die einzige wesentliche Voraussetzung, von der ich ausgehe, ist die eines Fehlens von Unterschieden in der durchschnittlichen Fruchtbarkeit verschiedener Kreuzungen.

1. Die Wirkung der Panmixie auf Zusammensetzung und Durchschnittsmaße der Generationen bei einfacher Vermischung.

Charakteristisch für einfache Vermischung ist, daß jede Kreuzung nur einen konstanten Bastard ergibt.

Es bestehe nun eine Generation G_0 aus einer Reihe Typen T_1 bis T_s , wobei der höhere Index auch dem größeren Maße der Typen entspricht. Hat ein beliebiger Typus T_α die relative Häufigkeit m_α , so stellt

$$G_0 = \sum_{\alpha=1}^s m_\alpha T_\alpha \quad \dots \dots \dots (1)$$

¹⁾ Vgl. Bd. I S. 377 und 440.

sowohl die Zusammensetzung wie das Durchschnittsmaß der Generation G_0 dar.

Es ergebe die Kreuzung $T_\alpha \times T_\beta$ einen Typus $T_{\alpha\beta}$, der die relative Häufigkeit $m_\alpha m_\beta$ in der Generation G_1 hat, ebenso wie der mit ihm identische Typus $T_{\beta\alpha}$, der aus $T_\beta \times T_\alpha$ entsteht. Es stellt dann

$$G_1 = \sum_1^s m_\alpha \sum_1^s m_\beta T_{\alpha\beta} \dots \dots \dots (2)$$

Zusammensetzung und Maß der Generation G_2 dar. Dies entspricht einem binomialen Aufbau der Generation als Wirkung der Panmixie. Die extremen Typen T_1 und T_s , deren Häufigkeit in Generation $G_0 = m_1$ bzw. m_s ist, erhalten in Generation G_1 die relative Häufigkeit m_1^2 und m_s^2 . In Generation G_2 würde ihre Häufigkeit $= m_1^4$ bzw. m_s^4 , in Generation $G_n = m_1^{2^n}$ bzw. $m_s^{2^n}$. Es findet also bei Panmixie eine Abnahme der Häufigkeit extremer Typen statt. Stabilität der Zusammensetzung aufeinanderfolgender Generationen kommt also nicht vor.

Um die Durchschnittsmaße ganzer Generationen zu vergleichen, ist es notwendig, zunächst auf die Wirkung der Praevalenz einzugehen. Dominiert das größere Maß, so stellt

$$T_{\alpha\beta} = \frac{1}{2}(T_\alpha + T_\beta) \pm z(T_\alpha - T_\beta) \dots \dots \dots (3)$$

dominiert das kleinere Maß

$$T_{\alpha\beta} = \frac{1}{2}(T_\alpha + T_\beta) \pm z(T_\beta - T_\alpha) \dots \dots \dots (4)$$

je nachdem $\alpha \geq \beta$ ist, die Wirkung der Praevalenz dar, wobei die Variable z zwischen 0 und 1 schwankt, je nachdem vollständig intermediäre oder völlig einseitige Bastarde entstehen. Im ersteren Fall wird nämlich

$$T_{\alpha\beta} = \frac{1}{2}(T_\alpha + T_\beta), \text{ im letzteren}$$

$$T_{\alpha\beta} = T_\alpha \text{ bzw. } T_\beta \text{ oder}$$

$$T_{\alpha\beta} = T_\beta \text{ bzw. } T_\alpha$$

je nachdem $\alpha \geq \beta$ bzw. das größere oder kleinere Maß dominiert.

Wenn nun sowohl α wie β alle Werte zwischen 1 und s annehmen und z für jede Kreuzung denselben Wert hat, so ergibt sich aus

$$G_0 = \sum_1^s m_\alpha T_\alpha = \sum_1^s m_\beta T_\beta$$

$$\begin{aligned}
G_1 &= \sum_1^s m_\alpha \sum_1^s m_\beta T_{\alpha\beta} \\
&= \sum_1^s m_\alpha \sum_1^\alpha m_\beta \left\{ \frac{1}{2} (T_\alpha + T_\beta) \pm \frac{z}{2} (T_\alpha - T_\beta) \right\} \\
&\quad + \sum_1^s m_\alpha \sum_{\alpha+1}^\beta m_\beta \left\{ \frac{1}{2} (T_\alpha + T_\beta) \pm \frac{1}{2} (T_\beta - T_\alpha) \right\} \\
&= \sum_1^s m_\alpha \sum_1^s m_\beta \frac{1}{2} (T_\alpha + T_\beta) \pm \frac{z}{2} \sum_1^s m_\alpha \sum_1^s m_\beta (T_\alpha - T_\beta) \\
&\quad \pm \frac{2z}{2} \sum_1^s m_\alpha \sum_{\alpha+1}^s m_\beta (T_\beta - T_\alpha)
\end{aligned}$$

und da $\sum_1^s m_\alpha = \sum_1^s m_\beta = 1$

$$G_1 = \sum_1^s m_\alpha T_\alpha \pm z \sum_1^s m_\alpha \sum_{\alpha+1}^s m_\beta (T_\beta - T_\alpha) = G_1 \pm z \sum_1^s m_\alpha \sum_{\alpha+1}^s m_\beta (T_\beta - T_\alpha) . \quad (5)$$

Das Maß von G_1 ist also mit dem von G_0 bei beliebiger Zusammensetzung von G_0 im allgemeinen nicht identisch, sondern nur in dem Spezialfall, daß $z = 0$, d. h. durchweg intermediäre Bastarde entstehen. Im übrigen nimmt das Maß aufeinanderfolgender Generationen zu oder ab, je nachdem das größere oder kleinere Maß dominiert.

2. Die allgemeine kombinatorische Wirkung der alternativen Vererbung.

Das Wesen der durch MENDELS klassische Experimente festgestellten Tatsachen der alternativen Vererbung besteht darin, daß sich bei der Reifung der Keimzellen, Gameten, die in einem Individuum vereinigten von mütterlicher und väterlicher Seite her stammenden Anlagen oder Merkmale einer Eigenschaft wieder voneinander trennen, derart, daß jeder Gamet nur die Hälfte der Merkmale seiner Eltern enthält, und zwar jede Anlage durchschnittlich mit gleicher Wahrscheinlichkeit oder relativer Häufigkeit $= \frac{1}{2}$. Hieraus ergeben sich nun folgende grundlegende kombinatorische Tatsachen:

Ist eine Eigenschaft in ihren erblichen Abstufungen dadurch charakterisiert, daß sich von s allelomorphen (korrespondierenden) Merkmalen je einer Reihe A_1, A_2, A_3 als bis A_s zwei gleiche oder ungleiche in einem Individuum zu einem Anlagenpaar zusammenfinden und in den Gameten wieder voneinander abspalten, so setzt sich ein Typus $A_x A_y$, wobei sowohl A_x wie A_y alle Merkmale von A_1 bis A_s bedeuten kann, aus den ihrer Herkunft nach verschiedenen spezifischen Kombinationen $A_x A_y$ und $A_y A_x$ zusammen, wenn das vorangestellte Merkmal jeweils als von einem bestimmten Elter, stets Vater oder stets Mutter, stammend betrachtet wird. Der Typus $A_x A_y$ bildet dann ebenso wie die beiden spezifischen Kombinationen $A_x A_y$ und $A_y A_x$ Gameten, die je zur Hälfte das Merkmal A_x oder A_y enthalten. Die Gameten von $A_x A_y$ sind also durchschnittlich

$$= \frac{1}{2} (A_x + A_y). \dots \dots \dots (6)$$

Diese Formel stellt gleichzeitig auch die Zusammensetzung der Merkmale dar, welche der Typus $A_x A_y$ durchschnittlich von einem bestimmten Elter erbte.

Kreuzt man nun einen Typus $A_x A_y$ mit einem Typus $A_u A_v$, so ergibt der eine als Gameten durchschnittlich $\frac{1}{2} (A_x + A_y)$, der andere $\frac{1}{2} (A_u + A_v)$. Die Wahrscheinlichkeit, daß sich ein Gamet des einen Typus, der ein bestimmtes Merkmal enthält, mit einem Gameten des anderen Typus, der ebenfalls ein bestimmtes Merkmal enthält, zusammenfindet, ist nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung gleich dem Produkt der Häufigkeit beider Merkmale unter den Gameten der beiden Typen, also $= \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2}$.

Man erhält also durchschnittlich als Produkt der Kreuzung

$$A_x A_y \times A_u A_v : \frac{1}{4} A_x A_y + \frac{1}{4} A_x A_v + \frac{1}{4} A_y A_u + \frac{1}{4} A_y A_v \dots \dots (7)$$

oder symbolisch $= \frac{1}{2^2} (A_x + A_y) (A_u + A_v)$

Wird eine Eigenschaft durch das Zusammentreffen zweier Merkmale aus der Reihe A in einem Individuum zu einem Merkmalspaar völlig determiniert, so spricht man von Monohybridismus.

Wird hingegen eine Eigenschaft dadurch determiniert, daß jedes Individuum oder jeder Typus zwei Anlagenpaare $A_x A_y, B_x B_y$ enthält,

wobei sich die s_x Merkmale der Reihe A_1 bis A_s unabhängig von den s_y Merkmalen der Reihe B_1 bis B_s miteinander zu einem Anlagenpaar kombinieren und wieder bei der Bildung der Gameten abspalten und ebenso die Merkmale der Reihe B , wobei im allgemeinen die Zahl der verschiedenen Merkmale in beiden Reihen als verschieden betrachtet werden darf, so zerfällt der Typus $A_x A_y B_x B_y$ seiner Entstehung von verschiedenen Eltern nach in die 4 spezifischen Kombinationen

$$\begin{array}{cc} A_x A_y B_x B_y & A_x A_y B_y B_x \\ A_y A_x B_x B_y & A_y A_x B_y B_x. \end{array}$$

Dabei ist die Bedeutung von x und y bei A und B als im allgemeinen verschieden angenommen.

Bei der Bildung der Gameten von $A_x A_y B_x B_y$ geht in jeden Gameten je eines der Merkmale aus der Reihe A und ebenso je eines aus der Reihe B in einen Gameten über und innerhalb der Merkmale mit dem Charakter A bzw. B ist die Wahrscheinlichkeit, daß A_x oder A_y , B_x oder B_y in einen bestimmten Gameten eintritt, je $= \frac{1}{2}$; es entstehen so 4 verschiedene Gameten, nämlich je

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} A_x B_x + \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} A_x B_y + \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} A_y B_x + \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} A_y B_y \quad \dots (8)$$

oder symbolisch $\frac{1}{2^2} (A_x + A_y) (B_x + B_y)$

Diese Formel stellt gleichzeitig die durchschnittliche Zusammensetzung derjenigen Gameten dar, deren Merkmalsinhalt der Typus $A_x A_y B_x B_y$ von einem Elter bestimmten Geschlechtes bezogen hat.

Das Ergebnis der Kreuzungen zweier Typen $A_x A_y B_x B_y$ und $A_u A_v B_u B_v$ wird dadurch bestimmt, daß als Gameten einerseits $\frac{1}{2^2} (A_x + A_y) (B_x + B_y)$, andererseits $\frac{1}{4} (A_u + A_v) (B_u + B_v)$ bzw. $\frac{1}{2^2} (A_x B_x + A_x B_y + A_y B_x + A_y B_y)$ und andererseits $\frac{1}{2^2} (A_u B_u + A_u B_v + A_v B_u + A_v B_v)$ in Betracht kommen und daß die Häufigkeit des Zusammentreffens je eines Gameten des einen Elters mit einem Gameten des andern Elters $= \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{4}$ ist. Man erhält also als neue Individuen

16 verschiedene Arten von Typen, also je $\frac{1}{2^4}$

$$\begin{array}{cccc}
 A_x B_x A_u B_u & + & A_x B_x A_u B_v & + & A_x B_x A_v B_u & + & A_x B_x A_v B_v \\
 A_x B_y A_u B_u & & A_x B_y A_u B_v & & A_x B_y A_v B_u & & A_x B_y A_v B_v \\
 A_y B_x A_u B_u & & A_y B_x A_u B_v & & A_y B_x A_v B_u & & A_y B_x A_v B_v \\
 A_y B_y A_u B_u & & A_y B_y A_u B_v & & A_y B_y A_v B_u & & A_y B_y A_v B_v
 \end{array}$$

deren Gesamtheit auch durch die symbolische Formel

$$\frac{1}{2^4} (A_x + A_y) (B_x + B_y) (A_u + A_v) (B_u + B_v) \text{ dargestellt wird.} \quad (9)$$

Als Polyhybridismus bezeichnet man ganz allgemein den Fall, daß eine Eigenschaft durch mehr als ein Anlagenpaar in einem Individuum bestimmt wird. Die Zahl der unabhängig voneinander sich aus den Reihen A_1 bis A_s , B_1 bis B_s usw. bis Z_1 bis Z_s kombinierenden Anlagenpaare eines Individuums sei t , wobei die Zahl der Buchstaben des Alphabets nicht = 25, sondern beliebig groß gedacht ist, und jede allelomorphe Reihe A , B , C usw. eine verschiedene Anzahl von Merkmalen enthalten kann. Ein Typus $A_x A_y B_x B_y C_x C_y \dots Z_x Z_y$ oder symbolisch $(\Phi_x \Phi_y)^t$, wobei Φ jeden Buchstaben gleichhäufig, d. h. je einmal bedeutet, besteht dann aus 2^t der Abstammung nach verschiedenen Kombinationen $(\Phi_x \Phi_y)^t$. Er bildet gleichzeitig 2^t verschiedene Arten von Gameten; deren jeder je ein Merkmal aus den Reihen A , B , C bis Z enthält und deren Gesamtheit durch die Formel

$$\frac{1}{2^t} (A_x + A_y) (B_x + B_y) \dots (Z_x + Z_y)$$

oder symbolisch durch

$$\frac{1}{2^t} (\Phi_x + \Phi_y)^t \dots \dots \dots (10)$$

charakterisiert ist, wobei Φ je einmal = A , B , C usw. bis Z ist, und diese Formel stellt gleichzeitig die verschiedenen möglichen Merkmalskombinationen in einem Gameten dar, welche der Typus $(\Phi_x \Phi_y)^t$ durchschnittlich von einem Elter bestimmten Geschlechtes bezieht.

Bezieht er von dem einen Elter die Merkmale A bis Q mit dem Index x , die Merkmale R bis Z mit dem Index y , so muß der andere Elter die Merkmale A bis Q mit dem Index y , die übrigen, R bis Z , mit dem Index x beigesteuert haben.

In bezug auf ihre Abstammung lassen sich die Gameten einer Kombination $\Phi_x^t \Phi_y^t$, wobei x und y die Abstammung von Eltern bestimmten Geschlechtes charakterisieren, durch die Formel $\Phi_x^p \Phi_y^{t-p}$ charakterisieren, wobei Φ_x^p eine Kombination von p -Merkmalen mit dem Index x aus den t möglichen Reihen A bis Z bedeutet und Φ_y^{t-p} die in jeder einzelnen Kombination Φ_x^p nicht untergebrachten Reihen enthält. Die Zahl der möglichen Kombinationen von p -Merk-

malen mit dem Index x aus t möglichen ist $= \frac{t!}{p!(t-p)!}$ ¹⁾ oder $= \binom{t}{p}$, die Wahrscheinlichkeit solcher Gameten also $= \frac{1}{2^t} \binom{t}{p}$, wenn die Summe aller Gameten stets $= 1$ gedacht ist, diese Häufigkeit entspricht auch der Tatsache, daß die Formel $\frac{1}{2^t} (\Phi_x + \Phi_y)^t$ ein binomial t ter Ordnung darstellt.

Ein und derselbe Typus $\Phi_x^t \Phi_y^t$ kann also aus der Kombination verschiedener Gameten und ebenso ein und der derselbe Gamet $\Phi_x^p \Phi_y^{t-p}$ von verschiedenen Typen abstammen.

Durch die Kreuzung zweier Individuen $(\Phi_m \Phi_n)^t$ und $(\Phi_u \Phi_v)^t$, deren Gameten einerseits $= \frac{1}{2^t} (\Phi_m + \Phi_n)^t$, andererseits $\frac{1}{2^t} (\Phi_u + \Phi_v)^t$ sind, entstehen dann neue Individuen, deren Gesamtheit durch die Formel $\frac{1}{2^t} (\Phi_m + \Phi_n)^t (\Phi_u + \Phi_v)^t = \frac{1}{2^{2t}} (A_m + A_n)(A_u + A_v)(B_m + B_n)(B_u + B_v) \dots (Z_m + Z_n)(Z_u + V_v)$ charakterisiert ist, wobei m, n, u, v für jede Reihe im allgemeinen verschiedene Bedeutung haben.

3. Zusammensetzung der Generationen bei alternativer Vererbung unter dem Einfluß fortgesetzter Panmixie.

Ist eine Generation G_0 noch so unregelmäßig und beliebig zusammengesetzt, und findet unter ihren Mitgliedern Panmixie statt, so wird die relative Häufigkeit der einzelnen möglichen Kreuzungen lediglich vom Zufall beherrscht und sie läßt sich daher nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung bestimmen. Es ist daher die Wahrscheinlichkeit der Kreuzung eines beliebigen Typus bestimmten Geschlechtes mit einem beliebigen Typus entgegengesetzten Geschlechtes gleich dem Produkt der Wahrscheinlichkeiten oder relativen Häufigkeiten des Vorkommens der einzelnen Typen in der Generation. Ist nun die Fruchtbarkeit aller Typen und Kreuzungen dieselbe, so kann man davon ausgehen, daß bei jedem Individuum eines Typus nur ein Gamet in eine fruchtbare Kombination mit einem Gameten eines Typus entgegengesetzten Geschlechtes tritt, wobei jeder solche Gamet mit der

¹⁾ Unter $X!$ versteht man das Produkt der ganzen Zahlen von 1 bis 0! Ist nach den Lehren der Kombination $= 1$.

Nimmt nun sowohl der Index x_a für A_x alle Werte von 1 bis s_a , der Index b_x alle Werte von 1 bis s_b und allgemein der von Φ alle Werte von 1 bis s_φ , und ebenso der Index y der Merkmale A_x-Z_y alle möglichen Werte an, so stellt die $2t$ fache Summation

$$\sum_{t x=1}^{t x=s_\varphi} F_{(tx)} \Phi_x^t \sum_{t y=1}^{t y=s_\varphi} F_{(ty)} \Phi_y^t \dots \dots \dots (13)$$

die Verteilung aller möglichen neugebildeten Kombinationen in den Individuen der Generation G_1 dar und da y dieselbe Bedeutung hat wie x , so geht diese Formel über in

$$\sum_{t x=1}^{t x=s_\varphi} F_{(tx)} \Phi_x^t.$$

Die einzelnen Gametenkombinationen in den Individuen der Generation G_1 haben also eine relative Häufigkeit, welche den Koeffizienten eines Polynomials zweiter Klasse entspricht.

Faßt man nun alle Gametenkombinationen zusammen, welche ein beliebiges Merkmal Φ_x enthalten, das irgend einer der Reihen A, B, C bis Z angehören kann, so ist die Summe ihrer relativen Häufigkeit gleich der Häufigkeit φ_x des Merkmals Φ_x unter den die Generation G_0 konstituierenden Merkmalen der Reihe Φ , da jedes Merkmal mit einer nur von seiner relativen Häufigkeit abhängenden Häufigkeit in die Gameten einer Generation übergeht, und es ist daher auch die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens von Φ_x mit einem Merkmal $\Phi_y = \varphi_x \varphi_y$, und die Summe aller Kombinationen der Merkmale der Reihe Φ wird daher ausgedrückt durch

$$\sum_{t x=1}^{t x=s_\varphi} (\varphi_x \Phi_x^t) \sum_{t y=1}^{t y=s_\varphi} (\varphi_y \Phi_y^t)$$

oder da y dieselbe Bedeutung hat wie x , durch

$$\sum_{t x=1}^{t x=s_\varphi} (\varphi_x \Phi_x^t) \dots \dots \dots (14)$$

Man erhält also nicht nur in bezug auf die aus Individuen konstituierenden Gametenkombinationen, sondern auch in bezug auf alle Kombinationen innerhalb der einzelnen Merkmalsreihen einen polynomialen Aufbau.

Dieser polynomiale Aufbau der Kombinationen innerhalb derselben Merkmalsreihe muß nun konstant bleiben, solange die Panmixie fort-dauert, da jedes Merkmal jeder Reihe stets mit der ihm eigenen relativen Häufigkeit unter den Merkmalen seiner Reihe von einer Generation in die andere übertragen wird und diese relative Häufigkeit

nicht wechselt, solange die Fruchtbarkeit aller Typen durchschnittlich dieselbe bleibt.

Stellt also in einer beliebigen Generation G_0 im Typus $\Phi_p^t \Phi_q^t \Phi_p$ jedes Merkmal Φ_x mit der seiner Häufigkeit in dieser Generation entsprechenden Wahrscheinlichkeit φ_x dar und ebenso Φ_q , so läßt sich in der Konstitutionsformel der Gameten von $T_p T_q$ in bezug auf Φ , welche

$$\frac{1}{2}(\Phi_p + \Phi_q) \text{ lautet, statt } \Phi_p \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x, \text{ und ebenso statt } \Phi_q \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x$$

setzen und man erhält stets

$$\frac{1}{2} \left[\sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x + \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right] = \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \quad \dots \quad (15)$$

Wird eine Eigenschaft nur durch die Kombinationen einer einzigen allelomorphen Reihe von Merkmalen bestimmt, so ist mit dem polynomialen Aufbau der Gametenkombinationen in den Individuen ohne weiteres auch die Zusammensetzung der Typen gegeben und der Aufbau der Generationen bleibt unter dem Einfluß der Panmixie stabil, da jede Generation dieselbe Zusammensetzung von Gameten liefert.

Anders verhält es sich im allgemeinen bei Polyhybridismus. Es stellen zwar in jeder Generation die Individuen einen polynomialen Aufbau nach Gametenkombinationen dar, aber damit ist eine Stabilität der Zusammensetzung der Generationen nach Typen nicht gegeben, da mit jeder Generation die Zusammensetzung aus verschiedenen Gameten so lange wechselt, bis die fortgesetzte Panmixie den Einfluß der unregelmäßigen Zusammensetzung der von Generation G_0 ausgeglichen hat.

Mit der Tatsache, daß die Kombinationen der einzelnen Merkmale jeder allelomorphen Reihe A, B, C usw. für sich einen polynomialen Aufbau aufweisen, ist also noch nicht die Notwendigkeit gegeben, daß sich die möglichen Merkmalspaare der verschiedenen allelomorphen Reihen stets in demselben Verhältnis zu Typen kombinieren. Ein Beispiel möge dies erläutern.

Ist z. B. die Zusammensetzung der Merkmalspaare der Reihe A
 $= m^2 A_1 A_1 + 2 mn A_1 A_2 + n^2 A_2 A_2$, die der Reihe B ebenso
 $m^2 B_1 B_1 + 2 mn B_1 B_2 + n^2 B_2 B_2$, so entspricht sowohl eine Generation von der Zusammensetzung
 $m^2 A_1 A_1 B_1 B_1 + 2 mn A_1 A_2 B_1 B_2 + n^2 B_1 B_1$ (16)
 wie eine Generation

$$\begin{aligned} & m^4 A_1 A_1 B_1 B_1 + 2 m^3 n A_1 A_1 B_1 B_2 + m^2 n^2 A_1 A_1 B_2 B_2 \\ & + 2 m^3 n A_1 A_2 B_1 B_2 + 4 m^2 n^2 A_1 A_2 B_1 B_2 + 2 m n^3 A_1 A_2 B_2 B_2 \quad \dots \quad (17) \\ & + m^2 n^2 A_2 A_2 B_1 B_1 + 2 m n^3 A_2 A_2 B_1 B_2 + n^4 A_2 A_2 B_2 B_2 \end{aligned}$$

und allgemein jede Generation

$$(xm^2 + (1-x)m^4)A_1A_1B_1B_1 + 2(1-x)m^3n(A_1A_1B_1B_2 + A_1A_2B_1B_1) + 2(1-x)m^2n^2(A_1A_1B_2B_2 + A_2A_2B_1B_1) + 2mn[x + (1-x)mn]A_1A_2B_1B_2 + 2(1-x)mn^3(A_1A_2B_2B_2 + A_2A_2B_1B_2) + (xn^2 + (1-x)n^4)A_2A_2B_2B_2 \quad (18)$$

wobei $m+n=1$ und $x \leq 1$ gedacht ist, demselben binomialen Aufbau der einzelnen Merkmalsreihen.

Läßt man in jeder dieser drei Formeln entweder die Merkmale der Reihe A oder die der Reihe B weg, so wird sich für die übrig bleibenden Merkmale stets der angegebene Aufbau der Formel 14 ergeben.

Wie die Panmixie auf die Zusammensetzung der Generationen bei polyhybriden Typen wirkt, möge folgendes Beispiel zeigen:

Stellt $mA_1B_1 + nA_2B_2$ die Gameten der Generation G_0 dar, so ergibt sich Generation $G_1 = (mA_1B_1 + nA_2B_2)^2 = m^2A_1A_1B_1B_1 + 2mnA_1A_2B_1B_2 + n^2A_2A_2B_2B_2$, die von Generation G_1 gebildeten Gameten sind nun

$$\begin{aligned} m^2 \frac{1}{4} (A_1 + A_1) (B_1 + B_1) &= m^2 A_1 B_1 \\ + 2mn \frac{1}{4} (A_1 + A_2) (B_1 + B_2) &= \frac{mn}{2} A_1 B_1 + \frac{mn}{2} A_1 B_2 + \frac{mn}{2} A_2 B_1 + \frac{mn}{2} A_2 B_2 \\ + n^2 \frac{1}{4} (A_2 + A_2) (B_2 + B_2) &= n^2 A_2 B_2 \end{aligned}$$

und somit insgesamt

$$\left(m^2 + \frac{mn}{2}\right) A_1 B_1 + \frac{mn}{2} A_1 B_2 + \frac{mn}{2} A_2 B_1 + \left(n^2 + \frac{mn}{2}\right) A_2 B_2 \quad (19)$$

Ihre Zusammensetzung ist also nicht identisch mit derjenigen der Gameten der Generation G_0

$$Da = m^2 + \frac{mn}{2} = \frac{m^2}{2} + \frac{m(m+n)}{2} = \frac{m}{2} + \frac{m^2}{2},$$

sind die Gameten der Generation G_1 nach der Formel

$$\frac{1}{2} (m A_1 B_1 + A_2 B_2) + \frac{1}{2} (m^2 A_1 B_1 + mn A_1 B_2 + mn A_2 B_1 + n^2 A_2 B_2) \quad (20)$$

$$= \frac{1}{2} (m A_1 B_1 + n A_2 B_2) + \frac{1}{2} (mA_1 + nA_2) (mB_1 + nB_2) \quad (21)$$

zusammengesetzt, und ihre Zusammensetzung ist also nur zur Hälfte identisch mit derjenigen der Generation G_0 .

Es läßt sich nun zeigen, daß unter dem Einfluß fortgesetzter Panmixie die Generation G_x Gameten bildet, deren Zusammensetzung

$$= \frac{1}{2^x} (m A_1 B_1 + n A_2 B_2) + \left(1 - \frac{1}{2^x}\right) (mA_1 + nA_2) (mB_1 + nB_2) \quad (22)$$

Nach unendlich vielen Generationen wird also ein Zustand erreicht, bei dem $x = \infty$, also $\frac{1}{2^x} = 0$

und $1 - \frac{1}{2^x} = 1$ ist, und die Gameten die Zusammensetzung $(mA_1 + nA_2) (mB_1 + nB_2)$ haben. Sie bilden dann eine Generation

$$\begin{aligned} &= [(mA_1 + nA_2) (mB_1 + nB_2)]^2 \\ &= m^4 A_1 A_1 B_1 B_1 + 2m^3 n A_1 A_1 B_1 B_2 + 2m^2 n^2 A_1 A_1 B_2 B_2 \\ &\quad + 2m^3 n A_1 A_2 B_1 B_1 + 2m^2 n^2 A_1 A_2 B_1 B_2 + 2mn^3 A_1 A_2 B_2 B_2 \\ &\quad + 2m^2 n^2 A_2 A_2 B_1 B_1 + 2mn^3 A_2 A_2 B_1 B_2 + n^4 A_2 A_2 B_2 B_2 \quad (23) \end{aligned}$$

Eine solche Generation erhält man nun, wenn jedes Merkmalspaar der Reihe A mit jedem Merkmalspaar der Reihe B mit einer dem Produkt der Häufigkeit beider Merkmalspaare entsprechenden Häufigkeit kombiniert ist, also A_1A_1 mit B_1B_2 mit der Häufigkeit $m^2 \cdot 2mn$; erst nach unendlich vielen Generationen wird also ein Zustand erreicht, bei welchem die Merkmalspaare, die allerlängsten einzelnen Reihen, völlig nach den Gesetzen des Zufalls kombiniert sind, und bis zur Erreichung dieses Zustands wechselte die Zusammensetzung der Generation. Erst von da an bleiben sie stabil. Letzteres läßt sich leicht zeigen, wenn man die Gameten der Generation G_∞ konstruiert.

Es geben nämlich

$$\begin{aligned}
 m^4 \quad A_1A_1 \quad B_1B_1 &: \frac{1}{4} m^4 (A_1 + A_1)(B_1 + B_1) = m^4 \quad A_1B_1 \\
 2 m^3 n \quad A_1A_1 \quad B_1B_2 &: \frac{2}{4} m^3 n (A_1 + A_1)(B_1 + B_2) = m^3 n \quad A_1B_1 + m^3 n \quad A_1B_2 \\
 2 m^3 n \quad A_1A_2 \quad B_1B_1 &: \frac{2}{4} m^3 n (A_1 + A_2)(B_1 + B_2) = m^3 n \quad A_1A_1 \quad + m^3 n \quad A_2B_1 \\
 m^2 n^2 (A_1A_1) B_2B_2 &: \frac{1}{4} m^2 n^2 (A_1 + A_1)(B_2 + B_2) = m^2 n^2 A_1B_2 \\
 m^2 n^2 (A_1A_2) B_1B_2 &: \frac{2}{4} m^2 n^2 (A_1 + A_2)(B_1 + B_2) = m^2 n^2 A_1B_1 + m^2 n^2 A_1B_2 + m^2 n^2 A_2B_1 + m^2 n^2 A_2B_2 \\
 m^2 n^2 \quad A_2A_2 \quad B_1B_1 &: \frac{1}{4} m^2 n^2 (A_2 + A_2)(B_1 + B_1) = m^2 n^2 A_2B_1 \\
 2 m \quad n^3 \quad A_1A_2 \quad B_2B_2 &: \frac{2}{4} mn^3 (A_1 + A_2)(B_2 + B_2) = mn^3 A_1B_2 \quad + mn^3 A_2B_2 \\
 2 mn^3 \quad A_2A_2 \quad B_1B_2 &: \frac{2}{4} mn^3 (A_2 + A_2)(B_1 + B_2) = mn^3 A_2B_1 + mn^3 A_2B_2 \\
 n^4 \quad A_2A_2 \quad B_2B_2 &: \frac{1}{4} n^4 (A_2 + A_2)(B_2 + B_2) = n^4 A_2B_2
 \end{aligned}$$

und somit $(m^2 + 2mn + n^2) [m^2 A_1B_1 + mn A_1B_2 + mn A_2B_1 + n^2 A_2B_2] \dots (24)$
womit, da $m^2 + mn + n^2 = (m+n)^2 = 1$, sich dieselbe Zusammensetzung der Gameten ergibt wie für Generation G_∞ .

Man gelangt nun zu einer allgemeinen Lösung des Problems der Wirkung der Panmixie bei Polyhybridismus durch folgende Überlegung:

Die bestimmte Zusammensetzung der Generation G_0 , bei welcher die Panmixie einsetzt, läßt sich als eine Störung der Wirkung des Zufalls betrachten, welche dazu führt, daß bestimmte Merkmale verschiedener allelomorpher Reihen in einer bestimmten nicht zufälligen Häufigkeit verbunden sind. Die Panmixie muß nun ihrerseits zu einer Wiederaufhebung dieser Zerstörung führen. Bei Monohybridismus führt nun die einmalige Spaltung der einzigen Merkmale zu einer sofortigen völligen Auflösung der vorhandenen Gametenkombinationen und die einzelnen Merkmale sind als solche dem Spiel des Zufalls preisgegeben. Bei Polyhybridismus enthält hingegen jede Gametenkombination in einem Individuum mehrere Merkmale und die Verkettung derselben wird durch einmalige Spaltung nicht aufgehoben, sondern in Bruchstücke von Merkmalskombinationen zerlegt, deren Häufigkeit teilweise von den Gesetzen des Zufalls, teilweise aber

immer noch von der Häufigkeit bestimmter Verkettungen in den Gameten bzw. Individuen der Generation G_0 abhängt.

Erst wenn durch vielfach wiederholte Spaltung alle in einem Gameten der Generation G_0 vereinigt gewesenen Merkmale völlig voneinander getrennt sind, werden die möglichen Kombinationen der Merkmale in den Gameten mit einer lediglich der relativen Häufigkeit der einzelnen Merkmale entsprechenden Häufigkeit nach den Gesetzen des Zufalls wieder verbunden. Da stets ein Teil der in einem Gameten einer bestimmten Generation verbunden gewesenen Merkmale auch noch in einem Gameten der nächsten Generation völlig verbunden bleibt, und zwar mit einer Häufigkeit $= \frac{1}{2^{t-1}}$, so müssen

nach r Generationen noch $\frac{1}{2^{r(t-1)}}$ Gameten mit Merkmalen vorkommen, deren Verbindung überhaupt niemals gelockert wurde und es kann daher eine völlige Zerstörung des ursprünglichen Zusammenhangs aller Merkmale bei Polyhybridismus erst nach unendlich vielen Generationen erreicht werden.

Die ganze Frage läuft also darauf hinaus, in welcher Generation zum ersten Male Gameten auftreten, deren Merkmale von durchweg verschiedener Abstammung sind, und mit welcher Häufigkeit solche Gameten in verschiedenen aufeinander stehenden Generationen vorhanden sind.

Beträgt die Zahl der in einem Gameten vereinigten Merkmale t , so ergibt eine einfache Überlegung, daß diese nach einer Generation in zwei Kombinationsgruppen von p und $t-p$ Elementen gleichen Ursprungs zerspalten sein werden, wobei der Wert von p zwischen 0 und t schwanken kann und daß jede Gruppe wieder mit jeder weiteren Generation in weitere 2 Teilgruppen zerfallen kann. Nach r Generationen können also 2^r Teilgruppen vorhanden sein und eine völlige Auflösung eines Gameten der Generationen G_0 wird mit dem geringsten Wert von r auftreten, für welchen $2^r \geq t$.

Nun bleiben, wenn A einen bestimmten Ahnen hat, für B noch $2^r - 1$, ebenso dann für C noch $2^r - 2$ usw. und für Z noch $2^r - t + 1$ andere Ahnen übrig, und die Wahrscheinlichkeit, daß unter 2^r möglichen Ahnen für ABC bis Z lauter verschiedene in einem Individuum zusammen treffen, ist somit, da A von allen Ahnen abstammen kann

$$\begin{aligned}
 &= \frac{2^r}{2^r} \cdot \frac{2^r - 1}{2^r} \cdot \frac{2^r - 2}{2^r} \cdot \dots \cdot \frac{2^r - t + 2}{2^r} \cdot \frac{2^r - t + 1}{2^r} \\
 &= \frac{2^r!}{2^{rn} \cdot (2^r - t)!} \dots \dots \dots (26)
 \end{aligned}$$

Diese Zahl nähert sich dem Werte 1 immer mehr, je größer r wird, und wird bei $r = \infty$ bzw. für $G_\infty = 1$.

Nach unendlich vielen Generationen wird also ein Zustand erreicht sein, bei welchem jedes Merkmal eines Gameten eine andere Abstammung hat und somit mit den anderen Merkmalen nach den Gesetzen des Zufalls kombiniert ist. Gamet Φ_x^t wird also in diesem Falle mit einer Häufigkeit entnommen, welche gleich ist dem Produkte $a_x b_x c_x \dots z_x = \varphi_x^t$ der Häufigkeiten der t Merkmale $A_x B_x C_x$ bis Z_x und die t fache Summation

$$\sum_{tx=1}^{tx=s} (\varphi_x \Phi_x)^t \dots \dots \dots (27)$$

wird daher die Konstitution der Generation G_∞ bildenden Gameten, und

$$\sum_{tx=1}^{tx=s} (\varphi_x \Phi_x)^t \text{ die Konstitution der Generation } G_\infty \text{ darstellen.}$$

Da eine weitere Zunahme der Gameten mit durchaus zufällig zusammengesetzten Merkmalen über die Häufigkeit 1 hinaus nicht möglich ist, so ist damit auch Stabilität erreicht.

Die Generation $\sum (\varphi_x \Phi_x)^t$ hat also sich selbst zu Kindern und daher auch sich selbst zu Eltern.

Mit welcher Geschwindigkeit sich die Zusammensetzung der

Gameten der Formel $\sum_{tx=1}^{tx=s} (\varphi_x \Phi_x)^t$ nähert, geht aus folgender Tabelle hervor,

in welcher die Häufigkeit y von Gameten mit Merkmalen durchweg verschiedener Abkunft bei verschiedenen Ordnungsziffern der Generationen angegeben ist, je nachdem die Zahl t der eine Eigenschaft bestimmenden Merkmales = 1, 2, 3, 7 und 20 ist.

$$\text{Werte von } y = \frac{1}{2^{rt}} \cdot \frac{2^r!}{(2^r - t)!}$$

für Generationen G_r , wenn	für t=				
	1	2	3	7	20
	ist y=				
r=1	1,00000	0,50000	—	—	—
r=2	1,00000	0,75000	0,37500	—	—
r=3	1,00000	0,87500	0,65625	0,01923	—
r=5	1,00000	0,96875	0,96820	0,49371	0,00015
r=10	1,00000	0,99992	0,999700	0,97065	0,57135
r=20	1,00000	1,00000	1,00000	0,99997	0,99982

Allgemein darf man also annehmen, daß eine seit vielen Generationen bestehende Panmixie mit steiler Annäherung zu einem nahezu konstanten Aufbau der Generationen nicht nur nach den Kombinationen der einzelnen Merkmalsreihen, sondern der Merkmalspaare aus verschiedenen Reihen führt, und es werden daher bei langem Bestehen der Panmixie von einem solchen Aufbau ausgehende Schlüsse eine genügende Sicherheit haben.

Dieses Verfahren ist um so mehr berechtigt, als mehr als 7 eine Eigenschaft konstituierende Reihen bis jetzt nicht bekannt sind.

4. Zusammensetzung der Verwandtschaft bestimmter Typen bei alternativer Vererbung.

Im vorigen Abschnitt hat sich ergeben, daß bei Panmixie allgemein eine konstante Zusammensetzung aller Generationen in bezug auf die Kombinationen der einzelnen Merkmalsreihen eintritt, während eine konstante Zusammensetzung aus polyhybriden Typen nur schrittweise und annähernd erreicht wird. Hieraus ergibt sich nun die Möglichkeit, konstante Formeln für die Zusammensetzung der Verwandtschaft aus Kombinationen der einzelnen Merkmalsreihen zu berechnen, nicht jedoch allgemein ohne weitere Voraussetzungen für die Zusammensetzung aus komplizierten Typen.

Nur bei Monohybridismus, wo die einzelnen Typen und deren Gameten durch eine einzige Reihe von Merkmalen charakterisiert sind, ist mit der Berechnung der Häufigkeit bestimmter Kombinationen von Merkmalen auch ohne weiteres die Zusammensetzung der Verwandtschaft gegeben, und es ist schon aus diesem Grunde zweckmäßig, zunächst die Wirkung der alternativen Vererbung bei Panmixie auf die Zusammensetzung der Verwandtschaft monohybrider Typen zu untersuchen. Diese Berechnung geschieht durchweg für einen beliebigen Typus $A_m A_n$, wobei A_m sowohl gleichwie verschieden von A_n sein kann. Die Zusammensetzung der Verwandtschaft von Bastardtypen ist daher ohne weiteres mit der allgemeinen Formel identisch, während die der reinen Typen sich erst ergibt, wenn man $m = n$ setzt.

A. Monohybridismus.

a) Nachkommen von $A_m A_n$.

Bei Panmixie haben die Ehegatten eines beliebigen Typus $A_m A_n$ durchschnittlich die Zusammensetzung der Generation, also $\sum_{x=1}^{x=s} \frac{1}{2} (a_x A_x)$.

Da nun eine beliebige Kreuzung

$$A_m A_n \times A_r A_s \cdot \frac{1}{4} (A_m + A_n) (A_r + A_s) \text{ ergibt } \dots (28)$$

so erhält man die Kinder von $A_m A_n$, wenn sowohl A_r wie A_s die einzelnen Merkmale mit einer ihrer relativen Häufigkeit entsprechenden Wahrscheinlichkeit darstellt. Es ist also das Ergebnis der Kreuzung

$$\begin{aligned} A_m A_n \times \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) &= \frac{1}{4} (A_m + A_n) \left(\sum_{x=1}^{x=S} a_x A_x + \sum_{x=1}^{x=S} a_x A_x \right) \\ &= \frac{1}{2} (A_m + A_n) \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) \quad \dots \quad (29) \end{aligned}$$

und diese Formel stellt die Kinder von $A_m A_n$ dar.

In derselben Weise erhält man die Enkel von $A_m A_n$ als Resultat der Kreuzungen

$$\frac{1}{2} (A_m + A_n) \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) \times \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x),$$

diese zerfällt in die zwei Kreuzungen

$$\frac{1}{2} A_m \sum_{x=1}^{x=1} (a_x A_x) \times \sum_{x=1}^{x=S_2} (a_x A_x)$$

deren Resultat

$$= \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} \left[A_m + \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) \right] \left[\sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) + \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) \right]$$

und

$$\frac{1}{2} A_n \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) \times \sum_{x=1}^{x=S_2} (a_x A_x)$$

deren Resultat

$$= \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} \left[A_n + \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) \right] \left[\sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) + \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) \right]$$

Die Summe der Enkel ist also

$$F_2 = \frac{1}{2} \left[(A_m + A_n) \sum_{x=1}^{x=S} (a_x A_x) + 2 \sum_{x=1}^{x=S^2} (a_x A_x) \right]$$

$$\text{oder} \quad F_2 = \frac{1}{4} \left[A_m + A_n + 2 \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \right] \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \dots \dots \dots (30)$$

Ebenso ergeben sich die Urenkel F_3 aus den Kreuzungen

$$\begin{aligned} & \frac{1}{4} A_m \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \times \sum_{x=1}^{x=s^2} (a_x A_x) \\ &= \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{4} \left[A_m + \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \right] \left[\sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) + \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \right] \\ & \quad + \frac{1}{4} A_n \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \times \sum_{x=1}^{x=s^2} (a_x A_x) \\ & \quad + \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{4} \left[A_n + \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \right] \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) + \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \\ & \quad + \frac{1}{2} \sum_{x=1}^{x=s^2} (a_x A_x) \times \sum_{x=1}^{x=s^2} (a_x A_x) + \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{4} \sum_{x=1}^{x=s^2} (a_x A_x) \\ \text{also } F_3 &= \frac{1}{8} \left[A_m + A_n + 6 \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \right] \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \dots \dots \dots (31) \end{aligned}$$

Setzt man die Kinder, also

$$\begin{aligned} \frac{A_m + A_n}{2} \sum a_x A_x &= F_1 \\ \sum a_x A_x &= G \end{aligned}$$

$$\text{so gibt} \quad F_1 \times G \text{ stets } \frac{1}{2} (F_1 + G) \dots \dots \dots (32)$$

$$G \times G \text{ stets } G \dots \dots \dots (33)$$

und es gilt dann als Formel für die r ten Nachkommen

$$F_r = \frac{1}{2^{r-1}} [F_1 + (2^{r-1} - 1)G] \dots \dots \dots (34)$$

Wenn dies richtig ist, so muß auch analog

$$F_{r+1} = \frac{1}{2^r} [F_1 + (2^r - 1)G] \text{ sein.} \dots \dots \dots (35)$$

Nun zerfallen die Kreuzungen von F_r in

$$\frac{1}{2^{r-1}} F_1 \times G \text{ deren Ergebnis} = \frac{1}{2^{r-1}} F_1 \cdot \frac{1}{2} (F_1 + G) = \frac{1}{2^r} (F_1 + G) \\ + \frac{2^{r-1}-1}{2^{r-1}} G \times G \text{ deren Ergebnis} = \frac{2^{r-1}-1}{2^{r-1}} G$$

$$\text{und da} \quad \frac{1}{2^r} F_1 + G + \frac{2^{r-1}-1}{2^{r-1}} G = \frac{1}{2^{r-1}} \left(\frac{1}{2} + \frac{2(2^{r-1}-1)}{2} \right) G$$

$$\text{so erhält man tatsächlich } F_{r+1} = \frac{1}{2^r} \left[F_1 + (2^r - 1) G \right]$$

womit, da die Formel auch für F_1, F_2, F_3 gilt, der induktive Beweis vollendet ist.

b) Vorfahren von $A_m A_n$.

Ein Individuum vom Typus $A_m A_n$ erbt von jedem seiner Eltern nur die eine Hälfte von dessen zwei Merkmalen, während das andere Merkmal jedes Elters für seine Konstitution gleichgültig ist. Dieses andere Merkmal muß daher jedem in der Generation vorkommenden Merkmal mit einer seiner relativen Häufigkeit gleichen Wahrscheinlichkeit entsprechen, also durchschnittlich

$$= \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \text{ sein und}$$

$$\text{somit stellt } A_m \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \times A_n \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x \dots \dots \dots (36)$$

die Summe der Kreuzungen dar, denen $A_m A_n$ entstammen kann. Beide Eltern zusammen sind also durchschnittlich

$$= (A_m + A_n) \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x \dots \dots \dots (37)$$

$$\text{und einer den Eltern durchschnittlich } P_1 = \frac{1}{2} (A_m + A_n) \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x)$$

$$\text{Ist einer der Eltern von } A_m A_n = A_m \sum_{x=1}^{x=s} A_x, \text{ so muß der andere}$$

$$= A_n \sum_{x=1}^{x=s} A_x \text{ sein.}$$

Nun stammt wieder $A_m \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x)$ von Eltern, bei denen nur die

Hälfte der Merkmale für $A_m \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x)$ von Bedeutung ist, also muß

das andere wieder durchschnittlich $= \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x)$ sein. Dasselbe gilt

$$\text{für } A_n \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x.$$

Es stammt also $\frac{1}{2} (A_m + A_n) \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x)$ durchschnittlich aus den

Kreuzungen

$$\frac{1}{2} A_m \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \times \sum_{x=1}^{x=s_2} (a_x A_x) + \frac{1}{2} A_n \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \times \sum_{x=1}^{x=s_2} (a_x A_x) \quad \dots (38)$$

und somit sind die Großeltern von $A_m A_n$

$$\text{oder } P_2 = \frac{1}{4} \left(A_m + A_n + 2 \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x \right) \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x \quad \dots (39)$$

Die Formeln für Eltern und Großeltern stimmen mit denen der Kinder und Enkel überein.

$$\text{Es ist ferner } P_2 = \frac{1}{2} (P_1 + G)$$

Da nun P_1 stets aus der Kreuzung $= P_1 \times G$, G stets aus der Kreuzung $G \times G$ stammt, so stammt P_2 von Eltern, die

$$= \frac{1}{2} (P_1 + G) + \frac{1}{2} (G + G) \text{ und die Urgroßeltern von } A_m A_n \text{ sind}$$

$$\text{also } P_3 = \frac{1}{4} (P_1 + 3 G) \quad \dots (40)$$

$$\text{Sind die } r\text{ten Ahnen von } A_m A_n = \frac{1}{2^{r-1}} [P_1 + (2^{r-1} - 1) G] \quad (41)$$

$$\text{so müssen auch die } r+1\text{ten Ahnen} = \frac{1}{2^r} [P_1 + (2^r - 1) G] \text{ sein. (42)}$$

Da nun stets $P_1 = P_1 \times G$ und G von $G \times G$ stammen, so stammen P_r aus $\frac{1}{2^{r-1}} (P_1 \times G) + \frac{1}{2^{r-1}} (G \times G)$, die $r + 1$ ten Ahnen von $A_m A_n$ sind daher durchschnittlich $= \frac{1}{2^r} [P_1 + (2^r - 1) G]$.

Die Formeln für Ahnen und Nachkommen sind analog, und da $P_1 = F_1$, auch identisch.

c) Seitenverwandtschaft.

GALTON und PEARSON haben für die Korrelationen der Seitenverwandtschaft Formeln größtenteils nur auf rein spekulativem Wege berechnet, GALTON, indem er die Korrelationen verschiedener Verwandtschaftsgrade, welche zu einem bestimmten Seitenverwandtschaftsgrade führten, miteinander multiplizierte, PEARSON, indem er die Beziehungen zwischen Geschwistern mit denen zwischen Blättern eines Baumes verglich. Beide waren bei ihren Berechnungen abhängig von der Zahl der Geschwister in einer Familie. Dies hängt damit zusammen, daß PEARSON noch bei seinen Berechnungen über die Wirkung der alternativen Vererbung annahm, daß jede einzelne Familie gleicher Abstammung dieselbe Zusammensetzung haben müsse. Die von ihm berechneten Formeln stimmen daher mit der meinigen nur dann überein, wenn man die Zahl der Kinder einer Familie unendlich groß annimmt, da in diesem Falle die Fehler der Rechnung unendlich klein sind.

Ich bin nun für die Berechnung der Zusammensetzung und Korrelationen der Seitenverwandtschaft von der Überlegung ausgegangen, daß die Zusammensetzung der Geschwister eines bestimmten Typus abhängt von dem allgemeinen Ergebnis derjenigen Kreuzungen, denen dieser Typus überhaupt entstammen kann, und von der relativen Häufigkeit, mit denen er diesen Kreuzungen entstammt. Die Seitenverwandtschaft eines Typus stellt also gewissermaßen den Typus der Ergebnisse derjenigen Kreuzungen dar, aus denen der Typus selbst abstammt.

Es hängt also die Zusammensetzung der Geschwister eines Typus $A_m A_n$ ab von der Häufigkeit der Kreuzungen, welche die Eltern, die Zusammensetzung der Elterngeschwister von $A_m A_n$ von den Kreuzungen, welche das Herstellen von $A_m A_n$ miteinander eingehen usw.

aa) Geschwister. $A_m A_n$ stammt durchschnittlich aus Kreuzungen, deren Gesamtheit

$$= A_m \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \times A_n \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) \dots \dots \dots (43)$$

Eine solche Kreuzung muß somit als Geschwister von $A_m A_n$ nach

Formel 7 $C = \frac{1}{4} \left(A_m + \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x \right) \left(A_n + \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x \right)$ ergeben. Dies gibt

$$C = \frac{1}{4} \left[A_m A_n + (A_m + A_n) \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x) + \sum_{x=1}^{x=s^2} (a_x A_x) \right] \dots (44)$$

oder wenn man statt $A_m A_n$ T, statt $\frac{A_m + A_n}{2} \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x$ P_1 bzw. F_1

statt $\sum_{x=1}^{x=s^2} (a_x A_x)$ G setzt,

$$C = \frac{1}{2} \left[\frac{T + G}{2} + P_1 \right] = \frac{1}{2} \left(\frac{T + G}{2} + F_1 \right) = \frac{1}{4} (T_1 + G_1 + 2P_1) \quad (45)$$

Die Geschwister eines Typus sind also bei alternativer Vererbung gleich dem Mittel zwischen dessen Eltern und dem Mittel zwischen Bevölkerung und Typus.

bb) Die Geschwister der rten Ahnen ergaben sich ebenso daraus, daß diese letzteren jeweils aus den Kreuzungen

$$\frac{1}{2^{r-1}} \left(P_1 \times G + \frac{2^{r-1}-1}{2^{r-1}} G \times G \right) \text{ stammen.}$$

Da nun $P_1 = F_1$ und $F_1 \times G = \frac{1}{2} (F_1 + G)$ ergibt

so ergibt sich als Folge dieser Kreuzungen

$$\frac{1}{2^{r-1}} \left[\frac{1}{2} (P_1 + G) + \frac{1}{2} \frac{2^{r-1}-1}{2} G + G \right] = \frac{1}{2^r} [P_1 + (2^{r-1}) G]. \quad (46)$$

Die Geschwister der rten Ahnen gleichen also stets den $r+1$ ten Ahnen, speziell die Geschwister der Eltern den Großeltern.

cc) Die Geschwisterkinder ergeben sich aus der Kreuzung der Geschwister mit dem Durchschnitt der Generation, also aus den Kreuzungen

$$\begin{aligned} & \frac{1}{4} T \times G \text{ deren Ergebnis} = \frac{1}{4} F_1 \\ & + \frac{1}{4} G \times G \quad \text{,,} \quad \text{,,} \quad + \frac{1}{4} G \\ & + \frac{2}{4} F_1 \times G \quad \text{,,} \quad \text{,,} \quad + \frac{2}{4} \cdot \frac{1}{2} (F_1 + G) \\ & = \frac{1}{4} (F_1 + 3G) \text{ ist} \dots (47) \end{aligned}$$

Diese Formel gleicht derjenigen der Enkel und Elterngeschwister.

dd) Die Vettern 1. Grades ergaben sich aus der Kreuzung der Elterngeschwister mit dem Durchschnitt der Generation, also aus

$$\frac{1}{2} (T + P_1) \times G$$

ihre Zusammensetzung ist also $\frac{1}{2} (T + 3 P_1)$ (48)

und gleicht denjenigen der Urgroßeltern.

dd) Anhang. Verwandtenheirat.

Der stärkste Grad der Inzucht innerhalb des Typus $T = A_m A_n$ ergibt als Resultat

$$A_m A_n \times A_m A_n = \frac{1}{2} (A_m A_m + A_n A_n + 2 T).$$

Kreuzung von $A_m A_n$ mit Geschwistern ergibt

$$\frac{1}{4} [T + 2 P + G] \times T = \frac{1}{8} (A_m A_m + A_n A_n + T) + \frac{1}{2} F_1$$

Die nächstengste Kreuzung ist die zwischen Onkel und Nichte bzw. zwischen Neffe und Tante. Sie ist gleich der Kreuzung von

$$A_m A_n \times \frac{1}{2} (P_1 + G)$$

$$\begin{aligned} \text{Nun ergibt } A_m A_n \times P_1 &= \frac{1}{8} (A_m + A_n) \left[A_m + A_n + 2 \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x \right] \\ &= \frac{1}{16} (A_m A_m + A_n A_n + 2 T + 4 F_1) \end{aligned}$$

$$A_m A_n \times G F_1 = P_1$$

$$\text{somit das Gesamtergebnis} = \frac{1}{16} [A_m A_m + A_n A_n + 2 T] + \frac{3}{4} F_1$$

Die Kreuzung von Geschwisterkindern (1. Vetter und 1. Base)

$$\text{ergibt aus } T_{mn} \times \frac{1}{4} (T_x + 3 P_1) \quad \frac{1}{32} [A_m A_m \times A_n A_n + 2 T] + \frac{7}{8} F_1$$

B. Polyhybridismus.

Die Berechnung der Zusammensetzung der Verwandtschaft bei Polyhybridismus beruht auf denselben Operationen und führt zu ganz analogen Formeln wie bei Monohybridismus, wobei aber zu berücksichtigen ist, daß die Merkmale und Merkmalspaare nicht lediglich durch den Zufall kombiniert sind.

Bilden die Gameten $\sum_{tx=1}^{tx=s} F_{(tx)}^0 \Phi_x^t$ die Generation, welcher der Typus

$\Phi_m^t \Phi_n^t$ angehört, die Gameten $\sum_{tx=1}^{tx=s} F_{(tx)}^1$ die nächstvorgehende Genera-

tion, die Gameten $\sum_{tx=1}^{tx=s} F_{(tx)}^1$ die nächstfolgende Generation und be-

zeichnet man die Ahnengenerationen von $\Phi_m^t \Phi_n^t$ mit lateinischem, die Nachkommengenerationen mit deutschem Index, so verdankt der Typus $\Phi_m^t \Phi_n^t$ seine Entstehung einer Vereinigung von Gameten, wobei der väterliche Gamet $= \Phi_m^p \Phi_n^{t-p}$ ist, wenn der mütterliche $\Phi_n^p \Phi_m^{t-p}$ ist, mit der Häufigkeit $\frac{1}{2^t} \binom{t}{p}$, während die jeweiligen anderweitigen bei Vater und Mutter von $\Phi_m^t \Phi_n^t$ vorhandenen Merkmale für die Entstehung

dieses Typus zwar gleichgültig, aber durchschnittlich nicht $= \sum_{tx=1}^{tx=s} F_{(tx)}^1 \Phi_x^t$

sind. Ein Gamet $\Phi_m^p \Phi_n^{t-p}$ stammt nämlich von Individuen der Konstitution durchschnittlich nicht $= \Phi_m^p \Phi_n^{t-p} \sum F_{tx}^1 \Phi_x^t$, sondern $= \Phi_m^p \Phi_n^{t-p} \sum F_{m p, n (t-p), tx}^1 \Phi_x^t$ ist.

Die Eltern von $\Phi_m^t \Phi_n^t$ stellen daher eine Kreuzung von

$$\frac{1}{2^t} \binom{t}{p} \Phi_m^p \Phi_n^{t-p} \sum F_{m p, (t-p), tx}^1 \Phi_x^t \times \frac{1}{2^t} \binom{t}{p} \Phi_n^p \Phi_m^{t-p} \sum F_{np, m (t-p), tx}^1 \Phi_x^t \quad (49)$$

dar, wobei p alle Werte von 0 bis t annehmen kann, und ihre durchschnittliche Beschaffenheit ist daher im allgemeinen nicht

$$= \sum_{p=0}^{p=t} \frac{1}{2^t} \binom{t}{p} [\Phi_m^p \Phi_n^{t-p} + \Phi_n^p \Phi_m^{t-p}] \sum F_{tx}^1 \Phi_x^t$$

$$\text{und damit auch nicht} = \frac{1}{2^t} (\Phi_m + \Phi_n)_{A-Z}^t \sum_{tx=1}^{tx=s} F_{(tx)}^1 \Phi_x^t \dots \dots \dots (50)$$

Ein Vergleich mit Formel 29 bei Monohybridismus ergibt

hingegen, daß man lediglich $A_m + A_n$ durch $(\Phi_m + \Phi_n)_{A-Z}^t \sum_{x=1}^{x=s} a_x A_x$

durch $\sum_{tx=1}^{tx=s} F_{tx}^1 \Phi_x^t$ und $\frac{1}{2}$ durch $\frac{1}{2^t}$ zu ersetzen braucht, um die Zusammensetzung der Kinder eines beliebig polyhybriden-Typus zu erhalten. Denn diese entstehen durch Vereinigung der Gameten von $\Phi_m^t \Phi_n^t$ (s. Formel 10) und derjenigen, welche Generation G_0 produziert und deren Formel $\sum_{tx=1}^{tx=s} F_{(tx)}^1 \Phi_x^t$ ist. (51)

Die Gesamtheit der Kinder bildet Gameten von der Beschaffenheit $\frac{1}{2^t} \sum_{tx=1}^{tx=s} F_{tx}^1 \left(\frac{1}{2} \Phi_m + \frac{1}{2} \Phi_n + \Phi_x \right)^t$, ihre Vereinigung mit den Gameten der Nachkommengeneration $G_1 = \sum_{tx=1}^{tx=s} F_{(tx)}^2 \Phi_x^t$ ergibt als Enkel

$$\frac{1}{2^t} \sum_{tx=1}^{tx=s} F_{tx}^1 \left[\frac{1}{2} \Phi_m + \frac{1}{2} \Phi_n + \Phi_x \right]^t \sum_{tx=1}^{tx=s} F_{tx}^2 \Phi_x^t \dots \dots (52)$$

hingegen stellt nicht allgemein

$$\frac{1}{2^t} \sum_{tx=1}^{tx=s} F_{tx}^1 \left(\frac{1}{2} \Phi_m + \frac{1}{2} \Phi_n + \Phi_x \right)^t \sum_{tx=1}^{tx=s_2} F_{tx}^2 \Phi_x^t \dots \dots (53)$$

die Konstitution der Großeltern dar.

Diese Ausführungen mögen genügen, um zu zeigen, daß bei Panmixie die Zusammensetzung der Ahnen und Nachkommen gleichen Grades im allgemeinen nicht identisch ist und für denselben Verwandtschaftsgrad mit jeder Generation wechselt, der das Ausgangsindividuum angehört. Nur unter der Voraussetzung, daß Panmixie seit einer unendlichen Anzahl von Generationen obwaltet oder alle

Generationen den konstanten Aufbau $\sum_{tx=1}^{tx=s} (\varphi_x \Phi_x)^t$ haben oder sich ihm in

hohem Grade nähern, ergeben sich konstante Formeln für die Zusammensetzung der Ahnen und Nachkommen und eine Identität der Zusammensetzung der Ahnen und Nachkommen gleichen Grades.

In diesem Falle wird, entsprechend Formel 46, die Zusammensetzung der Eltern und Kinder von $\Phi_m^t \Phi_n^t = \frac{1}{2^t} (\Phi_m + \Phi_n)^t \sum_{x=1}^{x=s} (\varphi_x \Phi_x)_{A-Z}^t$ (54)

die der Großeltern und Enkel

$$= \frac{1}{2^t} \left(\frac{1}{2^t} \Phi_m + \frac{1}{2^t} \Phi_n + \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^t \sum_{\substack{tx=s \\ A-Z}} (\varphi_x \Phi_x)^t_{A-Z} \quad \dots (55)$$

und die der r ten Ahnen und Enkel

$$= \frac{1}{2^r} \left(\Phi_m + \Phi_n + (2^r - 2) \sum_{x=1}^{x=s} (\varphi_x \Phi_x) \right)^t \sum_{tx=1}^{tx=s} (\varphi_x \Phi_x)^t \quad \dots (56)$$

Man erhält diese Formeln auch durch einfache Substitution aus den Formeln für die monohybriden Eigenschaften.

Die Eltern von $\Phi_m^t \Phi_n^t$ stellen eine Summe von Kreuzungen dar, an denen jede einzelne Art den Charakter $\Phi_m^p \Phi_n^{t-p} \sum \varphi_x^t \Phi_x \times \Phi_n^p \Phi_m^{t-p} \sum \varphi_x^t \Phi_x$ und die Häufigkeit $\frac{1}{2^t} \binom{t}{p}$ hat.

Eine solche Kreuzung ergibt als Resultat nach Formel

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2^{3t}} \binom{t}{p} \left(\Phi_m + \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^p \cdot \left(\Phi_n + \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^p \cdot \left(\Phi_m + \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^{t-p} \\ & \quad \cdot \left(\Phi_n + \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^{t-p} \\ &= \frac{1}{2^{3t}} \binom{t}{p} \left[\Phi_m \Phi_n + (\Phi_m + \Phi_n) \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x + \sum_{x=1}^{x=s} (\varphi_x \Phi_x)^2 \right]^t \end{aligned}$$

und die Summe aller solchen Kreuzungen somit

$$\sum_{p=1}^{p=t} \frac{1}{2^{3t}} \binom{t}{p} \left[\Phi_m \Phi_n + (\Phi_m + \Phi_n) \sum_{x=1}^{x=s} (\varphi_x \Phi_x) + \sum_{x=1}^{x=s} (\varphi_x \Phi_x)^2 \right]^t$$

$$\text{oder da } \sum_{p=1}^{p=t} \binom{t}{p} = 2^t \text{ ist}$$

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2^{2t}} \left[\Phi_m \Phi_n + (\Phi_m + \Phi_n) \sum_{x=1}^{x=s} (\varphi_x \Phi_x) + \sum_{x=1}^{x=s} (\varphi_x \Phi_x)^2 \right]^t \\ \text{bzw. } & \left[\frac{1}{4} \Phi_m \Phi_n + \frac{(\Phi_m + \Phi_n)}{4} \sum_{x=1}^{x=s} (\varphi_x \Phi_x) + \frac{1}{4} \sum_{x=1}^{x=s} (\varphi_x \Phi_x)^2 \right]^t \text{ als (57)} \end{aligned}$$

Geschwister von $\Phi_m^t \Phi_n^t$, eine Formel, die ebenfalls derjenigen bei Monohybridismus völlig analog ist.

Daß auch die weitere Seitenverwandtschaft analoge Formeln der Zusammensetzung mit bestimmten Graden der direkten Aszendenz und Deszendenz hat, wie bei Monohybridismus, bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung.

In bezug auf die Verteilung der Merkmalspaare bei der Verwandtschaft bestimmter Typen ergibt sich also bei Panmixie schon nach der ersten Generation diejenige Konstanz, welche bezüglich der Verteilung der komplizierten Typen erst nach unendlich vielen Generationen eintritt, nur bei der Deszendenz, nicht aber bei der Aszendenz.

Ein Beispiel möge dies erläutern.

Wenn eine Generation I dihybrider Typen die Zusammensetzung

$$m^2 A_1 A_1 B_1 B_1 + 2 m n A_1 A_2 B_1 B_2 + n^2 A_2 A_2 B_2 B_2$$

und eine andere Generation II die Zusammensetzung

$$\begin{aligned} m^4 A_1 A_1 B_1 B_1 + 2 m^3 n A_1 A_1 B_1 B_2 + m^2 n^2 A_1 A_1 B_2 B_2 \\ + 2 m^3 n A_1 A_2 B_1 B_1 + 4 m^2 n^2 A_1 A_2 B_1 B_2 + 2 m n^3 A_1 A_2 B_2 B_2 \\ + m^2 n^2 A_2 A_2 B_1 B_1 + 2 m n^3 A_2 A_2 B_1 B_2 \\ + n^4 A_2 A_2 B_2 B_2 \end{aligned}$$

hat und jedesmal $m + n = 1$ ist, so kommt z. B. das Merkmal A_1 in der Generation I mit der Häufigkeit $2 m^2 + 2 m n = 2 m$ vor, in Generation II hingegen mit der Häufigkeit

$$\begin{aligned} 2 m^4 + 4 m^3 n + 2 m^2 n^2 \\ + 2 m^3 n + 4 m^2 n^2 + 2 m n^3 \\ = 2 m (m + n)^3 = 2 m \text{ wie in Generation I} \end{aligned}$$

und ebenso die Kombination $A_1 A_2$

in Generation I mit der Häufigkeit $2 m n$

$$\begin{aligned} \text{„ „ „ „ „ „ } 2 m^3 + 4 m^2 n^2 + 2 m n^3 &= 2 m n (m^2 + 2 m n + n^2) \\ &= 2 m n (m + n)^2 \\ &= 2 m n \text{ wie in Generation I} \end{aligned}$$

Generation I ist charakterisiert durch die Formel $(m A_1 B_1 + n A_2 B_2)^2$

$$\begin{aligned} \text{„ II „ „ „ „ „ } (m^2 A_1 B_1 + m n A_1 B_2 + m n A_2 B_1 \\ + n^2 A_2 B_2)^2 \end{aligned}$$

Generation II stellt in ihrer Zusammensetzung nach Seite 286—287 Ausgeführten das Endresultat einer von Generation I angehenden Panmixie dar.

Ein Typus $A_m A_n B_p B_q$, wobei sowohl m wie n p und q sowohl 1 wie 2 bedeuten kann, hat, wenn er Generation II angehört, sowohl zu Eltern wie zu Kindern

$$\frac{1}{4} (A_m + A_n) (B_p + B_q) \left[m^2 A_1 B_1 + m n A_1 B_2 + m n A_2 B_1 + n^2 B_1 B_2 \right]$$

Ebenso hat ein Generation I angehörender Typus $A_m A_n B_p B_q$ zu Kindern

$$\frac{1}{4} (A_m + A_n) (B_p + B_q) \left[\left(m^2 + \frac{m n}{2} \right) A_1 B_1 + \frac{m n}{2} A_1 B_2 + \frac{m n}{2} A_2 B_1 + \left(\frac{m n}{2} + n^2 \right) A_2 B_2 \right]$$

wie sich aus den Gametenformeln 8, 19 und 24 ergibt.

Ein Typus kehrt stets unter seinen Geschwistern häufiger wieder, wie unter seinen Eltern und Kindern.

5. Durchschnittsmaße und Korrelationen der Verwandtschaft bei alternativer Vererbung.

Es sei zunächst der Fall des Monohybridismus kurz behandelt. Wenn die Konstitutionsformeln gleichzeitig auch die Maße derselben und statt der Konstitutionsformeln wiederum die Werte T , P_r , F_r , G gesetzt werden, so bestehen auch zwischen den Maßen die einfachen Beziehungen, daß

$$P_1 = F_1 \text{ die Maße der Eltern und Kinder } \dots (58)$$

$$P_r = F_r = \frac{1}{2^{r-1}} [P_1 + (2^{r-1} - 1) G] = \frac{1}{2^{r-1}} [F_1 + (2^{r-1} - 1) G] \dots (59)$$

der r ten Ahnen und Nachkommen

$$\text{und } C_1 = \frac{1}{4} [T_1 + 2 P_1 + G] = \frac{1}{4} [T_1 + 2 F_1 + G] \dots (60)$$

die der Geschwister des beliebigen Typus $A_m A_n = T$ bezeichnet.

Diesen einfachen Beziehungen der Maße entsprechen auch die einfachen Beziehungen der Korrelationen der einzelnen Typen mit ihrer Verwandtschaft, wie sie im ganzen bereits im allgemeinen Teil dargestellt sind.

Einer Erläuterung bedarf lediglich die Überführung der elterlichen Korrelation von $\frac{1}{2^{r-1}} \frac{P_1 - G}{T - G}$ in $\frac{1}{2^r} \left(1 - \frac{T - 2 P_1 - G}{T - G} \right)$.

$$\begin{aligned} \text{Es ist } \frac{1}{2^{r-1}} \frac{P_1 - G}{T - G} &= \frac{2 P_1 - 2 G}{2^r (T - G)} = \frac{T - G - T + G + 2 P_1 - 2 G}{2^r (T - G)} \\ &= \frac{1}{2^r} \frac{T - G}{T - G} - \frac{T - 2 P_1 + G}{2^r (T - G)} \\ &= \frac{1}{2^r} \left[1 - \frac{T - 2 P_1 + G}{(T - G)} \right] \end{aligned}$$

In gleicher Weise erfolgt die Ableitung der geschwisterlichen Korrelationen.

Nicht besprochen ist im allgemeinen Teil die Korrelation (r) zwischen verschiedenen Verwandtschaftskategorien auf Grund der Erfahrungen bei der ganzen Generation.

Hat ein Typus T_x mit der relativen Häufigkeit n_x ein Individuum von Maß R_x zum Angehörigen einer beliebigen Verwandtschaftskategorie, so ergibt die BRAVAISSche Formel¹⁾ den Wert von r

¹⁾ Vgl. Johannsen, Elemente der exakten Erblchkeitslehre. S. 257.

$$\text{aus } r^2 = \frac{\left[\sum_1^s (n_x T_x R_x) - G^2 \right]^2}{\left[\sum_1^s (n_x T_x^2) - G^2 \right] \left[\sum_1^s n_y R_y^2 - G^2 \right]} \dots \dots (61)$$

Speziell bei alternativer Vererbung und Monohybridismus haben alle Verwandtschaftsgenerationen dieselbe Zusammensetzung und damit dieselbe Variabilität. Da nun die beiden Klammern im Nenner der Formel 61 Ausdrücke für die Variabilität der beiden verglichenen Verwandtschaftskategorien darstellen, so ergibt sich die Identität ihres Inhalts und somit

$$r = \frac{\sum_1^s n_x T_x R_x - G^2}{\sum_1^s n_x T_x^2 - G^2} \dots \dots \dots (62)$$

Speziell für die Korrelation der Eltern bzw. Kinder erhält man, da nach den Ausführungen des folgenden Kapitels

$$\sum_1^s n_x T_x P_x + G^2 = \frac{1}{2} \sum_1^s n_y T_y^2 + G_y^2 - z^2 U, \text{ wobei } U \text{ eine positive Konstante bedeutet,}$$

$$r = \frac{\frac{1}{2} \left(\sum_1^s (n_x T_x^2) + G^2 \right) - G^2 - z^2 U}{\sum_1^s (n_x T_x^2) - G^2} \dots \dots \dots (63)$$

$$\text{oder } r = \frac{1}{2} - \frac{z^2 U}{2 \left[\sum_1^s (n_x T_x^2) - G^2 \right]}$$

wobei z alle Werte zwischen 0 und ± 1 einnimmt.

Die elterliche und kindliche Korrelation beträgt also bei alternativer Vererbung im höchsten Grad $r = \frac{1}{2}$ und zwar bei genau intermediären Bastarden.

Bei Polyhybridismus sind zwei Fälle zu unterscheiden:

1. Einfacher Polyhybridismus. Das Maß eines Typus entsteht durch einfache Addition der Wirkung der in ihm vereinigten Merkmalspaare, ohne daß diese sich gegenseitig beeinflussen.

Ein Typus $(\Phi_m \Phi_n)^t$ hat also das Maß $A_m A_n + B_m B_n + \dots Z_m Z_n$

$$= \sum_{\varphi=z}^{\varphi=z} (\Phi_m \Phi_n) \text{ die Wirkung eines Merkmalspaares } \Phi_m \Phi_n \text{ ist also in}$$

jeder beliebigen Kombination mit anderen Merkmalspaaren dieselbe. Man erhält also das Maß einer Generation indem man die gleichwertigen Merkmalspaare aller Individuen formiert.

Demnach müssen alle Generationen, welche dieselbe Zusammensetzung aus Merkmalspaaren haben, gleiche Maße ergeben. Da nun die einzelnen Reihen von Merkmalspaaren in jeder Generation bei Panmixie denselben binomialen Aufbau zeigen und nur ihre Kombinationen mit anderen verschieden häufig sind, so stellt

$$\begin{aligned} & \sum_{x=1}^{x=s} (a_x A_x)^2 + \sum_{x=1}^{x=s} (b_x B_x)^2 + \dots \sum_{x=1}^{x=s} z_x Z_x^2 \\ &= \sum_{\varphi=a}^{\varphi=z} \left(\sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^2 \dots \dots \dots (64) \end{aligned}$$

das Maß aller Generationen dar, in denen die einzelnen Merkmale mit gleicher Häufigkeit vorkommen, so verschieden häufig ihre Kombination zu Merkmalsreihen sein mögen.

So hat z. B. die bereits oben S. 302 angeführte Generation

$$I = m^2 A_1 A_1 B_1 B_1 + 2mn A_1 A_2 B_1 B_2 + n^2 A_2 A_2 B_2 B_2$$

als Maß

$$m^2 (A_1 A_1 + B_1 B_1) + 2mn (A_1 A_2 + B_1 B_2) + n^2 (A_2 A_2 + B_2 B_2)$$

Die Generation II =

$$\begin{aligned} & m^4 A_1 A_1 B_1 B_1 + 2m^3 n A_1 A_1 B_1 B_2 + m^2 n^2 A_1 A_1 B_2 B_2 \\ & + 2m^3 n A_1 A_2 B_1 B_1 + 4m^2 n^2 A_1 A_2 B_1 B_2 + 2mn^3 A_1 A_2 B_2 B_2 \\ & + m^2 n^2 A_2 A_2 B_1 B_1 + 2mn^3 A_1 A_2 B_1 B_2 + n^4 A_2 A_2 B_2 B_2 \end{aligned}$$

als Maß

$$\begin{aligned} & m^4 + 2m^3 n + m^2 n^2 = m^2 (m+n)^2 = m^2 A_1 A_1 + B_1 B_1 \\ & + 2m^3 n + 4m^2 n^2 + 2mn^3 = 2mn (m+n)^2 = 2mn A_1 A_2 + B_1 B_1 \\ & + m^2 n^2 + 2mn^3 + n^4 = n^2 (m+n)^2 = n^2 A_2 A_2 + B_1 B_1 \end{aligned}$$

wie Generation I.

Da in den Formeln für die Kinder aus verschiedenen Generationen die einzelnen Merkmalspaare stets mit derselben relativen Häufigkeit vertreten sind (vgl. S. 301—302), so ergibt ihre Addition auch gleiche Durchschnittsmaße der Kinder in allen aufeinanderfolgenden Generationen.

Dementsprechend geht aus den im Allgemeinen verschiedenen Verhältniszahlen den einzelnen Merkmalspaaren bei den Eltern verschiedener Generationen auch eine Verschiedenheit ihrer Durchschnittsmaße hervor. Dasselbe gilt auch für entferntere Grade der Deszendenz und Aszendenz.

Man erhält annähernd konstante Maße der Aszendenz nur nach längerer Dauer der Panmixie. In diesem Falle ergibt sich aus der Formel für die Zusammensetzung der r ten Ahnen und M

$$P_r = \frac{1}{2^r} + \left[(\Phi_m + \Phi_n) \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x + (2^r - 2) \left(\sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^2 \right]^t \text{ deren}$$

$$\text{Maß} = \sum_{\varphi=z}^{\varphi=z} \frac{1}{2^r} \left[\Phi_m + \Phi_n \sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x + (2^r - 2) \left(\sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^2 \right] \text{ und (65)}$$

speziell als Maß der Eltern

$$\sum_{\varphi=a}^{\varphi=z} \frac{1}{2} \left(\Phi_m + \Phi_n \sum (\varphi_x \Phi_x) \right)$$

und somit

$$P_r = \frac{1}{2^{r-1}} [P_1 + 2^{r-1} - 1) G] \quad \dots \dots \dots (59)$$

Aus der Formel für die Zusammensetzung der Geschwister

$$C = \frac{1}{2^{2r}} \left[\Phi_m \Phi_n + (\Phi_m + \Phi_n) \sum_1^s \varphi_x \Phi_x + \left(\sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^2 \right]^t \text{ ergibt}$$

sich ebenso als Maß

$$= \sum_{\varphi=a}^{\varphi=z} \frac{1}{4} \left[\Phi_m \Phi_n + (\Phi_m + \Phi_n) \sum_1^s \varphi_x \Phi_x + \left(\sum_{x=1}^{x=s} \varphi_x \Phi_x \right)^2 \right]$$

$$= \frac{1}{4} [T + 2 P_1 + G] \quad \dots \dots \dots (60)$$

wenn T einen beliebigen Typus, P_1 dessen Eltern, G das Maß der Generation darstellt.

Man erhält also nur bei langdauernder Panmixie ganz analoge Beziehungen der Maße und damit auch der Korrelationen wie bei Monohybridismus.

2. Komplizierter Polyhybridismus. Hier handelt es sich nicht um einfache Addition der Wirkung verschiedener Merkmalsreihen, sondern das Verhältnis ist derart, daß die Wirkung des eines Merk-

malspaares nur bei gleichzeitigem Vorhandensein eines bestimmten Merkmalspaares der zweiten Reihe überhaupt oder in einem bestimmten Verhältnis zum Vorschein kommt.

Ergibt z. B. A_1A_1 an und für sich das Maß 0, A_1A_2 und A_2A_2 , wobei A_2 über A_1 dominiert, das Maß 1, so tritt das Maß 1 tatsächlich doch nur auf, wenn A_1A_2 oder A_2A_2 sich mit B_1B_2 oder B_2B_2 , nicht aber wenn sie sich mit B_1B_1 kombinieren.

Man erhält also

$$\begin{aligned} A_1A_1 B_1B_1 &= A_1A_2 B_1B_2 = A_2A_2 B_1B_1 = A_1A_1 B_1B_2 = A_1A_1 B_2B_2 = 0 \\ A_1A_2 B_1B_2 &= A_1A_2 B_2B_2 = A_2A_2 B_1B_2 = A_2A_2 B_2B_2 = 1 \end{aligned}$$

Diese Werte erhält man, wenn man sonst A_1A_1 mit $B_1B_1 = 0$, $A_1A_1 = A_2A_2$ und B_1B_2 und $B_2B_2 = 1$ setzt.

Man erhält so als Produkt der Kreuzung $A_1B_1 A_2B_2 \times A_1B_1 A_2B_2$

$$\begin{array}{ll} 1 A_1A_1 B_1B_1 & \text{oder } 1 \times 0 \\ 2 A_1A_1 B_1B_2 & ,, \quad 2 \times 0 \\ 1 A_1A_1 B_2B_2 & ,, \quad 1 \times 0 \\ 2 A_1A_2 B_1B_1 & ,, \quad 2 \times 0 \\ 4 A_1A_2 B_1B_2 & ,, \quad 4 \times 1 \dots \dots \dots (67) \\ 2 A_2A_2 B_2B_2 & ,, \quad 2 \times 1 \\ 1 A_2A_2 B_1B_1 & ,, \quad 1 \times 0 \\ 2 A_2A_2 B_1B_2 & ,, \quad 2 \times 1 \\ 1 A_2A_2 B_2B_2 & ,, \quad 1 \times 1 \end{array}$$

also ein Verhältnis 7:9 wie bei manchen Formen von Hybridatavismus.

Würde man $A_1A_1 = 1$, $B_1B_2 = B_2B_2 = 2$ setzen, so erhielte man aus

$$\begin{aligned} A_1A_2 B_1B_2 \times A_1A_2 B_1B_2 & \dots \dots \dots (68) \\ 4 \text{ mal } 0, 3 \text{ mal } 1, 9 \text{ mal } 2 & \end{aligned}$$

wie bei dem bekannten Beispiel des *Pisum sativum* nach Tschermak.

Man kann sich also die Wirkung des komplizierten Polyhybridismus als Multiplikation der Wirkung der einzelnen Merkmalspaare vorstellen.

Die in Kapitel 3 berechneten Formeln würden dann nicht nur symbolische, sondern reelle Multiplikationen darstellen.

Ein Typus $A_xA_y B_uB_v$ hätte also das Maß $(A_xA_y) \cdot (B_uB_v)$; setzt man $A_xA_y = T_{xy}$, $B_uB_v = T_{uv}$, $\Phi_m\Phi_n = T_{\phi mn}$, so wird das Maß ausgedrückt durch

$$\begin{aligned} A_xA_y B_uB_v &= T_{xy} \cdot T_{uv} \\ (\Phi_m\Phi_n)^t &= (T_{\phi mn})_{\phi=a}^{\phi=z} \dots \dots \dots (69) \end{aligned}$$

In diesem Fall lassen sich nun die Formeln für das Maß der Generation ausdrücken durch $(G\phi)^t$, wobei $G\phi$ das Durchschnittsmaß

6. Die Wirkung der Praevalenz.

Die Richtung und der Grad der Praevalenz können sowohl auf Durchschnittsmaße wie auf Verteilung der Typen in bestimmten Verwandtschaftskategorien Einfluß haben. Es soll daher im folgenden untersucht werden, ob hieraus Anhaltspunkte zur Bestimmung des Vorhandenseins, des Grades und der Richtung der Praevalenz zu gewinnen sind. Dabei ist ein Fehler in der Darstellung dieser Verhältnisse im allgemeinen Teil zu berichtigen. Unter Richtung der Praevalenz verstehe ich, daß entweder die Typen mit großem Maß über die mit kleinerem Maß dominieren oder umgekehrt.

a) Praevalenz bei einfacher Vermischung.

Ob ein Typus über einen anderen dominiert, läßt sich aus dem Verhalten des Kreuzungsproduktes beurteilen, sofern nicht ein Einfluß äußerer Umstände erheblich störend wirkt. Dominiert ein Typus T_α über einen Typus T_β teilweise oder ganz, wobei z die Variable des Grades der Praevalenz darstellt, so ist nach den Ausführungen in Kapitel 1 (S. 277) das Kreuzungsprodukt

$$T_{\alpha\beta} = \frac{1}{2} (T_\alpha + T_\beta) + \frac{z}{2} (T_\alpha - T_\beta) \dots \dots \dots (74)$$

Man bilde nun den Wert $T_\alpha F_\alpha$, wobei F_α die Kinder von T_α darstellt.

$$\text{Dieser Wert ist} \quad = T_\alpha \sum_1^s m_\beta T_{\alpha\beta} \dots \dots \dots (75)$$

Je nachdem das größere Maß über das kleinere dominiert oder umgekehrt, ist

$$\begin{aligned} T_\alpha F_\alpha &= \frac{1}{2} T_\alpha (T_\alpha + \sum_1^s m_\beta T_\beta) \pm \frac{z}{2} \sum_1^\alpha m_\beta T_\alpha (T_\alpha - T_\beta) + \frac{z}{2} \sum_{\alpha+1}^s m_\beta T_\alpha (T_\beta - T_\alpha) \\ &= \frac{1}{2} (T_\alpha^2 + T_\alpha \sum_1^s m_\beta T_\beta) \pm \frac{z}{2} (T_\alpha^2 - \sum_1^s m_\beta T_\alpha T_\beta) \pm z \sum_{\alpha+1}^s m_\beta (T_\alpha T_\beta + T_\alpha^2) \end{aligned}$$

Durch Summierung aller Werte von $T_\alpha F_\alpha$ nach der Häufigkeit von T_α

$$\text{in Generation } G_0 \text{ erhält man } \sum_1^s m_\alpha T_\alpha F_\alpha = \sum_1^s m_\alpha T_\alpha \sum_1^s m_\beta T_{\alpha\beta}$$

oder

$$\sum_1^S m_\alpha T_\alpha F_\alpha = \frac{1}{2} \sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 \sum_1^S m_\beta + \frac{1}{2} \sum_1^S m_\alpha T_\alpha \sum_1^S m_\beta T_\beta \pm \frac{z}{2} \left(\sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 \sum_1^S m_\beta \right. \\ \left. - \sum_1^S m_\alpha T_\alpha \sum_1^S m_\beta T_\beta \right) \pm z \sum_1^S m_\alpha \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\alpha T_\beta - T_\alpha^2)$$

und da $\sum_1^S m_\beta = 1$, und $\sum_1^S m_\beta T_\beta = \sum_1^S m_\alpha T_\alpha = G_0$

$$\sum_1^S m_\alpha T_\alpha F_\alpha = \frac{1}{2} \left(\sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 + G_0^2 \right) \pm \frac{z}{2} \left(\sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 - G_0^2 \right) \pm z \sum_1^S m_\alpha \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\alpha T_\beta - T_\alpha^2) \quad (76)$$

Bei durchweg intermediären Bastarden ergibt sich hieraus

$$\sum_1^S m_\alpha T_\alpha F_\alpha = \frac{1}{2} \left(\sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 + G_0^2 \right) \quad \dots \dots \dots (77)$$

und da bei konstanten Bastarden $T_\alpha = C_\alpha$ ist, wenn C_α die Geschwister

von T_α bedeutet, auch $\sum_1^S m_\alpha T_\alpha F_\alpha = \frac{1}{2} \left(\sum_1^S m_\alpha T_\alpha C_\alpha + G_0^2 \right)$

und da $\sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 - G_0^2$ das Maß des Quadrates der Variabilität der

Generation G_0 darstellt und somit positiv ist, ebenso auch $T_\alpha T_\beta - T_\alpha^2$, sowie $T_\beta > T_\alpha$, was vorausgesetzt ist, so ist

$$\sum_1^S m_\alpha T_\alpha F_\alpha \geq \frac{1}{2} \left(\sum_1^S m_\alpha T_\alpha C_\alpha + G_0^2 \right) \quad \dots \dots \dots (78)$$

je nachdem das größere Maß dem kleinen gegenüber dominiert, gleichwertig oder rezessiv ist.

Stellt $P_{\alpha\beta}$ die Eltern von $T_{\alpha\beta}$ dar, welche der Generation $G_0 = \sum m_\alpha T_\alpha$ angehören, so ist $P_{\alpha\beta} = \frac{1}{2} T_\alpha + \frac{1}{2} T_\beta$, und somit

$$T_{\alpha\beta} P_{\alpha\beta} = \frac{1}{2} T_{\alpha\beta} T_\alpha + \frac{1}{2} T_{\alpha\beta} T_\beta \quad \dots \dots \dots (79)$$

und es ergibt sich durch Summation aller Werte von $T_{\alpha\beta} P_{\alpha\beta}$

$$\sum_1^S \sum_1^S m_\alpha m_\beta T_{\alpha\beta} P_{\alpha\beta} = \frac{1}{2} \sum_1^S m_\alpha T_\alpha \sum_1^S m_\beta T_{\alpha\beta} + \frac{1}{2} \sum_1^S m_\beta T_\beta \sum_1^S m_\alpha T_{\alpha\beta}.$$

Da die beiden Ausdrücke rechts sich miteinander durch Umsetzung der Buchstaben vertauschen lassen, also identisch sind, so ist

$$\begin{aligned} \sum_1^S \sum_1^S m_\alpha m_\beta T_{\alpha\beta} P_{\alpha\beta} &= \sum_1^S m_\alpha T_\alpha \sum_1^S m_\beta T_{\alpha\beta} \text{ und somit} \\ &= \sum_1^S m_\alpha T_\alpha F_\alpha. \end{aligned} \quad (80)$$

$$\begin{aligned} \text{Da } T_{\alpha\beta} &= C_{\alpha\beta}, \text{ so ist } T_{\alpha\beta} C_{\alpha\beta} = \left[\frac{1}{2} (T_\alpha + T_\beta) \pm \frac{z}{2} (T_\alpha - T_\beta) \right]^2 \\ &= \frac{1}{4} (T_\alpha + T_\beta)^2 + \frac{z^2}{4} (T_\alpha - T_\beta)^2 \pm \frac{z}{2} (T_\alpha - T_\beta) (T_\alpha + T_\beta) \end{aligned} \quad (81)$$

je nachdem das größere Maß dominiert oder nicht und so lange $T_\alpha > T_\beta$.

$$\begin{aligned} \text{Es ist daher } \sum_1^S \sum_1^S m_\alpha m_\beta T_{\alpha\beta} C_{\alpha\beta} &= \\ \frac{1}{4} \sum_1^S m_\alpha \left\{ \sum_1^S m_\beta (T_\alpha^2 + T_\beta^2 + 2 T_\alpha T_\beta) \right\} &+ \frac{z^2}{4} \sum_1^S m_\alpha \left\{ \sum_1^S m_\beta (T_\alpha^2 + T_\beta^2 - 2 T_\alpha T_\beta) \right\} \\ \pm \frac{z}{2} \sum_1^S m_\alpha \left\{ \sum_1^\alpha m_\beta (T_\alpha^2 - T_\beta^2) \right\} &\pm \frac{z}{2} \sum_1^S m_\alpha \left\{ \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\beta^2 - T_\alpha^2) \right\} \end{aligned} \quad (82)$$

je nachdem das größere Maß über das kleinere dominiert oder umgekehrt.

$$\text{Da } \sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 = \sum_1^S m_\beta T_\beta^2 \text{ so ergibt sich hieraus}$$

$$\begin{aligned} \sum_1^S m_\alpha \sum_1^S m_\beta T_{\alpha\beta} C_{\alpha\beta} &= \frac{1}{2} \left[\sum_1^S (m_\alpha T_\alpha^2) + \sum_1^S (m_\alpha T_\alpha) \right] \\ &+ \frac{z^2}{2} \left[\sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 - \sum_1^S m_\alpha T_\alpha \right] \pm z \sum_1^S m_\alpha \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\beta^2 - T_\alpha^2); \end{aligned} \quad (83)$$

$$\text{durch Subtraktion des Wertes von } \sum_1^S m_\alpha \sum_1^S m_\beta T_{\alpha\beta} P_{\alpha\beta} = \sum_1^S m_\alpha T_\alpha F_\alpha$$

(siehe Formel 76) erhält man

$$\sum_1^S m_\alpha \sum_1^S m_\alpha T_{\alpha\beta} C_{\alpha\beta} - \sum_1^S m_\alpha \sum_1^S m_\beta T_{\alpha\beta} P_{\alpha\beta} = \\ \pm z \sum_1^S m_\alpha \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\beta^2 - T_\beta T_\alpha) \mp \frac{z}{2} (1 \mp z) \left[\sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 - \sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 \right] \quad (84)$$

Die Grenzwerte der Formel erhält man für $z = 1$, und zwar einmal, da $1 - 1 = 0$, $\sum_1^S m_\alpha \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\beta^2 - T_\beta T_\alpha)$ also einen positiven Wert, im andern Fall, da $1 + z = 2$

$$- \sum_1^S m_\alpha \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\beta^2 - T_\beta T_\alpha) + \sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 - \sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2$$

Da sich $\sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 - \sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 = \sum_1^S m_\alpha \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\beta - T_\alpha)^2$ ergibt ¹⁾, so

ist der Inhalt der Formel in diesem Fall

$$= - \sum_1^S m_\alpha \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\beta^2 - T_\beta T_\alpha - T_\beta^2 - T_\alpha^2 + 2 T_\alpha T_\beta) \\ = - \sum_1^S m_\alpha T_\alpha \sum_{\alpha+1}^S m_\beta (T_\beta - T_\alpha) \text{ also negativ.}$$

Es ist also, wenn man $\alpha\beta$ durch x , m durch n ersetzt,

$$\sum_1^S n_x T_x C_x - \sum_1^S n_x T_x P_x \geq 0 \quad \dots \dots \dots (85)$$

je nachdem das größere Maß dem kleineren gegenüber dominiert, gleichwertig oder rezessiv ist.

¹⁾ Es sind nämlich in der Formel

$$\sum_1^S m_\alpha T_\alpha^2 - \left(\sum_1^S m_\alpha T \right)^2 = \sum_1^S \sum_1^S m_\alpha m_\beta (T_\alpha^2 - T_\alpha T_\beta)$$

die Glieder

$$m_\gamma m_\delta T_\gamma^2 - T_\gamma T_\delta$$

$$m_\delta m_\gamma T_\delta^2 - T_\delta T_\gamma$$

zusammen

$$m_\gamma m_\delta (T_\delta - T_\gamma)^2$$

durch Summation aller dieser Glieder erhält man den obigen Ausdruck.

Die Verteilung der Typen bei den Kindern eines bestimmten Typus gibt folgenden Anhaltspunkt bei absoluter Dominanz.

Aus der Formel für die Kinder eines Typus T_α

$$F_\alpha = \sum_1^s m_\beta T_{\alpha\beta} = \text{ergibt sich, wenn die größeren Maße dominieren}$$

$$F_\alpha = \sum_1^\alpha m_\beta T_\alpha + \sum_{m+1}^s m_\beta T_\beta \dots \dots \dots (86)$$

d. h. es ist in diesem Fall kein kleineres Maß als T_α vorhanden.

b) Praevalenz bei alternativer Vererbung.

Es können hier nur die Verhältnisse bei Monohybridismus behandelt werden. Wenn das Maß zweier homozygoter Typen T_{nm} und $T_{nn} = T_m$ bzw. T_n ist, und das größere Maß dominiert, so ist das Maß eines heterozygoten Typus

$$T_{nm} = \frac{1}{2} (T_n + T_m) \pm \frac{z}{2} (T_n - T_m) \text{ je nachdem } \dots (87)$$

$T_n \geq T_m$, wobei z zwischen 0 und 1 variiert.

Das Maß einer aus $\sum_1^s a_p \sum_1^s a_q T_{pq}$ bestehenden Generation ist dann

$$G = \frac{1}{2} \sum_1^s a_p \sum_1^p a_q \left[(T_p + T_q) + z (T_p - T_q) \right] + \frac{1}{2} \sum_1^s a_p \sum_{p+1}^s a_q \left[(T_p + T_q) + z (T_q - T_p) \right]$$

$$\text{und da } \sum_1^s a_p = \sum_1^s a_q, \sum_1^s a_p T_p = \sum_1^s a_q T_q$$

$$\text{so ist } G = \sum_1^s a_p T_p + \sum_1^s a_p \sum_{p+1}^s a_q (T_q - T_p) \dots \dots \dots (88)$$

$$\text{Das Maß der Eltern von } T_{nm} \text{ ist } P_{nm} = \frac{1}{2} \sum_1^s a_p T_{np} + \frac{1}{2} \sum_1^s a_p T_{mp}.$$

Nun ist

$$\begin{aligned} \sum_1^s a_p T_{np} &= \frac{1}{2} \sum_1^n \left[T_n + T_p + z (T_n - T_p) \right] + \frac{1}{2} \sum_{n+1}^s a_p \left[T_p + T_q + z (T_q - T_p) \right] \\ &= \frac{1}{2} \left(T_n + \sum_1^s a_p T_p \right) + \frac{z}{2} \left[\left(T_n - \sum_1^s a_p T_p \right) + 2 \sum_1^s a_p \sum_{n+1}^s a_q (T_q - T_p) \right] \end{aligned} \quad (89)$$

und somit

$$P_{nm} = \frac{1}{4} \left[T_n + T_m + 2z \sum_1^s a_p T_p \right] + \frac{z}{4} \left[T_n + T_m - 2 \sum_1^s a_p T_p \right. \\ \left. + 2 \sum_{n+1}^s a_p (T_p - T_n) + 2 \sum_{m+1}^s a_q (T_p - T_m) \right]$$

Unter Bezugnahme auf die Formeln für T_{nm} und G erhält man hieraus

$$P_{nm} = \frac{1}{2} (T_{nm} + G) + \frac{z}{2} \left[T_n - \sum_1^s a_p T_p - \sum_1^s a_p \sum_{p+1}^s a_q (T_q - T_p) \right. \\ \left. + \sum_{n+1}^s a_p (T_p - T_n) + \sum_{m+1}^s a_p (T_p - T_m) \right] \dots \dots (90)$$

wobei $T_n = T_m$ wenn $m < n$
 $T_n = T_m$ „ „ $m > n$

Summiert man nun alle Werte von $T_{nm} P_{nm}$ innerhalb der Generation, wobei also T_n und T_m in derselben Weise variieren wie T_p und T_q , so erhält man

$$H = \sum_1^s a_n \sum_1^s a_m T_{nm} P_{nm} = \frac{1}{2} \sum_1^s a_n \sum_1^s a_m T_{nm}^2 + \frac{1}{2} \sum_1^s a_n \sum_1^s a_m T_{nm} G \\ \pm \sum_1^s a_n \sum_1^n a_m \frac{1}{2} \left[T_n + T_m \pm z (T_n - T_m) \right] \frac{z}{2} \left[T_m - \sum_1^s a_p T_p \right. \\ \left. - \sum_1^s a_p \sum_{p+1}^s a_q (T_q - T_p) + \sum_{n+1}^s a_p (T_p - T_n) + \sum_{m+1}^s (T_p - T_m) \right] \\ \pm \sum_1^s a_n \sum_{n+1}^s a_m \frac{1}{2} \left[(T_n + T_m) + z (T_m - T_n) \right] \frac{z}{2} \left[T_n - \sum_1^s a_p T_p \right. \\ \left. - \sum_1^s a_p \sum_{p+1}^s a_q (T_q - T_p) + \sum_{n+1}^s a_p (T_p - T_n) + \sum_{m+1}^s a_p (T_p - T_m) \right]$$

je nachdem das größere oder kleinere Maß dominiert.

$$\text{Da } \sum a_n \sum a_m T_{nm} = G$$

$$\sum_1^S a_n \sum_1^S a_m T_{nm} = G, \sum_1^S a_n = \sum_1^S a_m = \sum_1^S a_p = 1$$

$$\sum_1^S a_n T_n = \sum_1^S a_m T_m = \sum_1^S a_p T_p, \sum_1^S a_n T_n^2 = \sum_1^S a_m T_m^2$$

$$\sum_1^S a_n T_n \sum_1^S a_m \sum_{m+1}^S a_p (T_p - T_m) = \sum_1^S a_n T_n \sum_1^S a_p \sum_{p+1}^S a_q (T_q - T_p) \text{ usw.};$$

$$\sum_1^S a_n T_n \sum_{n+1}^S a_p (T_p - T_n) = \sum_1^S a_m T_m \sum_{m+1}^S a_p (T_p - T_m) = \sum_1^S a_p T_p \sum_{p+1}^S (T_q - T_p)$$

so läßt sich H überführen in

$$\begin{aligned} H = & \frac{1}{2} \sum_1^S a_n \sum_1^S a_m T_{nm}^2 + \frac{1}{2} G^2 \pm \frac{z}{4} \left[\sum_1^S a_n T_n^2 - \sum_1^S a_n T_n \sum_1^S a_m T_m \right. \\ & \left. + 2 \sum_1^S a_n T_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) + \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_n^2 - T_m^2) \right] \\ & + \frac{z^2}{4} \left[\sum_1^S a_n T_n \sum_1^S a_m T_m - \sum_1^S a_n T_n^2 + \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m^2 - T_n^2) \right. \\ & \left. - 2 \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) \sum_1^S a_p T_p - 2 \left[\sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) \right]^2 \right. \\ & \left. + 2 \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) \sum_{n+1}^S a_p (T_p - T_n) + 2 \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) \sum_{m+1}^S a_p (T_p - T_m) \right] \end{aligned}$$

$$\text{Da ferner } \sum_1^S a_n T_n^2 - \sum_1^S a_n T_n \sum_1^S a_m T_m = \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_n - T_m)^2,$$

$$2 \sum_1^S a_n T_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) + \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_n^2 - T_m^2) = \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_n - T_m)^2,$$

so erhält man

$$H = \frac{1}{2} \sum_1^S a_n \sum_1^S a_m T_{nm}^2 + \frac{1}{2} G^2 - \frac{z^2}{2} U$$

$$\begin{aligned} \text{wobei } U = & \left[\sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) \right]^2 + \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) \sum_1^S a_p T_p \\ & - \sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) \left[T_n + \sum_{n+1}^S a_p (T_p - T_n) + \sum_{m+1}^S a_p (T_p - T_m) \right] \\ \text{bzw.} = & \left[\sum_1^S a_n \sum_{n+1}^S a_m (T_m - T_n) \right]^2 + \sum_1^S a_n \sum_1^S a_m (T_m - T_n) \left[\sum_1^n a_p (T_p - T_n) - \sum_{m+1}^S a_p (T_p - T_m) \right] \quad (91) \end{aligned}$$

Setzt man nun in der Formel für U der Reihe nach

$$\sum_1^S a_n T_n = a_1 T_1 + a_2 T_2$$

$$\text{bzw.} = a_1 T_1 + a_2 T_2 + a_3 T_3$$

$$\text{usw. und ebenso } \sum_1^S a_m T_m \text{ und } \sum_1^S a_p T_p,$$

so läßt sich auf inductivem Wege, dessen ausführliche Darstellung hier zu weit führen würde, nachweisen, daß U stets einen positiven Wert darstellt. Ersetzt man wieder T_{nm} durch T_x , P_{nm} durch P_x , a_x durch a_x , so ergibt sich also

$$\sum_1^S n_x T_x P_x = \frac{1}{2} \left(\sum_1^S (n_x T_x)^2 + G^2 \right) - \frac{z^2}{2} U \quad \dots \dots (92)$$

$$\text{oder auch stets } \sum_1^S n_x T_x P_x < \frac{1}{2} \left(\sum_1^S n_x T_x^2 + G^2 \right) \quad \dots \dots (93)$$

Da ferner das Maß der Geschwister $C_x = \frac{1}{4} (T_x + 2P_x + G)$, somit

$$T_x^2 = 4 T_x C_x - 2 T_x P_x - T_x G$$

$$\text{und } \sum n_x T_x G = G^2$$

so ist

$$\sum_1^S n_x T_x P_x = \frac{1}{2} \left[4 \sum_1^S n_x T_x C_x - 2 \sum_1^S n_x T_x P_x - z^2 U \right] \text{ und somit}$$

$$\sum_1^s n_x T_x C_x = \sum_1^s n_x T_x P_x + \frac{z^2}{4} U \text{ und } \dots \dots \dots (94)$$

$$\sum_1^s n_x T_x C_x \text{ stets } > \sum_1^s n_x T_x P_x \dots \dots \dots (95)$$

gleichgültig in welcher Richtung die Praevalenz liegt.

Man erhält also stets einen größeren Wert für $\sum_1^s n_x T_x C_x$, gleichgültig ob das größere Maß über das kleinere dominiert oder umgekehrt. Nur bei absolut intermediären Werten erhält man $\sum n_x T_x C_x = \sum n_x T_x P_x$, da in diesem Fall $z=0$ ist (siehe Seite 277).

Unter der Voraussetzung, daß bei kompliziertem Polyhybridismus eine einfache Multiplikation der einen Typus T_x konstituierenden Merkmalspaare T_{x1} und T_{x2} stattfindet (siehe S. 307), gilt die Formel 95 auch für diesen.

Aus $T_x = T_{x1} \cdot T_{x2}$ folgt nämlich auch $C_x = C_{x1} \cdot C_{x2}$ und $P_x = P_{x1} \cdot P_{x2}$.

$$\text{und ferner } \sum n_x T_x C_x = \sum n_{x1} T_{x1} C_{x1} \cdot \sum n_{x2} T_{x2} C_{x2}$$

$$\text{und } \sum n_x T_x P_x = \sum n_{x1} T_{x1} P_{x1} \cdot \sum n_{x2} T_{x2} P_{x2}.$$

$$\text{Da nach Formel 95 sowohl } \sum n_{x1} T_{x1} C_{x1} > \sum n_{x1} T_{x1} P_{x1}$$

$$\text{als auch } \sum n_{x2} T_{x2} C_{x2} > \sum n_{x2} T_{x2} P_{x2}$$

so ergibt eine einfache Multiplikation auch

$$\sum n_x T_x C_x > \sum n_x T_x P_x$$

Da allgemein die Korrelation der Verwandtschaft bei alternativer Vererbung und langdauernder Panmixie durch

$$r = \frac{\frac{1}{s} \sum_1^s n_x T_x R_x - G^2}{\frac{1}{s} \sum_1^s n_x T_x^2 - G^2} \text{ ausgedrückt ist, so ergibt sich } \dots \dots (95)$$

die Korrelation der Geschwister

$$r_c = \frac{\frac{1}{s} \sum_1^s n_x T_x C_x - G^2}{\frac{1}{s} \sum_1^s n_x T_x^2 - G^2} = \frac{\frac{1}{s} \sum_1^s n_x T_x P_x + \frac{z^2}{4} U - G^2}{\frac{1}{s} \sum_1^s n_x T_x^2 - G^2} \dots \dots (96)$$

stets größer als die Korrelation der Eltern und Kinder

$$r_p = r_x = \frac{\frac{\sum_{x=1}^s n_x T_x P_x - G^2}{\sum_{x=1}^s n_x T_x^2 - G^2}}{\dots \dots \dots} \quad (97)$$

sofern nicht alle Bastarde genau intermediär sind. Es läßt sich also mit Hilfe von Durchschnittsmaßen nur das Bestehen, nicht aber die Richtung der Praevalenz bei alternativer Vererbung feststellen. In diesem Sinne sind meine Ausführungen im allgemeinen Teil meiner Arbeit, S. 448 Zeile 7—23 und S. 458 Zeile 6—8 zu berichtigen¹⁾.

Bei der Bestimmung der Richtung der Praevalenz ist man also hier ausschließlich auf die Verteilung der Typen angewiesen.

Aus dem Ausdruck für die Zusammensetzung der Eltern und Kinder

von $T_{nm} P_{nm} = \frac{1}{2} \sum a_p T_{mp} + \frac{1}{2} \sum a_p T_{np}$ (vgl. S. 291 Formel 29)

folgt nun, wenn $T_n > T_m$ und das größere Maß völlig dominiert,

$$P_{nm} = \frac{1}{2} \sum_{x=1}^m a_x T_n + \frac{1}{2} \sum_{x=n+1}^s a_p T_p + \frac{1}{2} \sum_{x=1}^m a_p T_{mp} + \frac{1}{2} \sum_{x=m+1}^n a_x T_{np} + \frac{1}{2} \sum_{x=n+1}^s a_p T_p \quad (98)$$

die Typen, welche mit T_{nm} ein gleich großes oder größeres Maß haben, sind also unter dessen Eltern oder Kindern mit einer Häufigkeit

$$= 1 - \frac{1}{2} \sum_{x=1}^m a_p \text{ oder zu mehr als zur Hälfte vertreten und ebenso,}$$

wenn das kleinere Maß dominiert, die mit T_{nm} gleichen oder kleineren Typen.

Selbst wenn ein Typus $T_{nm} = T_n$ und alle mit ihm gleich oder stärker dominierenden Typen zusammen unendlich selten sind, in

welchem Fall $\sum_{x=n}^s a_p = 0$ und $\sum_{x=1}^{n-1} a_p = 1$ wird, erhält man unter seinen

Eltern und Geschwistern den Typus T_{nm} und die stärker dominierenden Typen noch mit der Häufigkeit $\frac{1}{2}$.

¹⁾ Siehe auch Schluß der Arbeit.

Für die Geschwister von T_{nn} lautet die Formel

$$C_{nn} = \frac{1}{4} T_{nn} + \frac{1}{2} P_{nn} + \frac{1}{4} G.$$

Ist nun der Typus T_{nn} und die stärker dominierenden Typen extrem selten, so wird die Häufigkeit aller dieser Typen unter seinen Geschwistern

$$= \frac{1}{4} + \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} + \frac{1}{4} \cdot 0 = \frac{1}{2} \quad \dots \dots \dots (100)$$

Auf diesen Verhältnissen beruhen die bekannten Durchzählungen der Stammbäume durch BATESON bei Brachydaktylie usw.

Die Formel für P_{nn} geht bei homozygotem Typus T_{nn} über in

$$P_{nn} \sum_1^s a_p T_{np} = \sum_1^n a_x T_n + \sum_{n+1}^s a_p T_p \quad \dots \dots \dots (101)$$

Ist ein solcher Typus rezessiv, so ist seine Häufigkeit in der Generation $= a_n^2$ und die Häufigkeit aller mit ihm gleich stark

oder stärker rezessiven Typen $= \left(\sum_1^n a_x \right)^2$.

Faßt man nun alle diese Typen zu einem Sammeltypus R allen stärker dominierenden Typen D gegenüber zusammen, so erhält man als Eltern von R: $a_r R + a_d D$, wobei $a_r + a_d = 1$ und die Gesamthäufigkeit von R $= r^2$ ist; bei extremer Seltenheit von R findet man diesen Typus unter seinen Eltern und Kindern nur mit der Häufigkeit $r = 0$, d. h. unendlich selten wieder, und bei den Geschwistern von R erhält man aus $C = \frac{1}{4} T_{nn} + \frac{1}{2} P_{nn} + G$

R mit der Häufigkeit $\frac{1}{4} + \frac{1}{2} \cdot 0 + \frac{1}{4} \cdot 0 = \frac{1}{4} \quad \dots \dots \dots (102)$

also eine klassische MENDELSche Zahl.

Die klassischen MENDELSchen Zahlen lassen sich also bei Panmixie nur bei seltenen Typen nachweisen.

7. Die Wirkung der äußeren Umstände.

Unter dem Einfluß der äußeren Verhältnisse erreicht nicht jedes Individuum tatsächlich dasjenige Maß einer Eigenschaft, das es nach seinem erblichen Typus haben sollte, sondern die meisten Individuen weichen von ihrem erblichen Typus in negativer oder positiver Richtung ab; jeder Typus zerfällt in eine Reihe zufälliger Modifikationen. Es

können daher Individuen verschiedener Typen dasselbe Maß erreichen. Wenn man daher die Zusammensetzung und Durchschnittsmaße der Verwandtschaft aller Individuen eines und desselben bestimmten beobachteten Maßes untersucht, so muß man damit rechnen, daß diese ein Gemisch von verschieden starken Modifikationen verschiedener erblicher Typen darstellen. Es ist daher zu untersuchen, inwieweit die in den vorhergehenden Kapiteln gefundenen Beziehungen zwischen bestimmten Typen und ihren Verwandten auch auf Gemische verschiedener Typen Anwendung finden oder welche Abänderungen sich bei der Untersuchung der Verwandtschaft von Gemischen ergeben.

Man muß dabei davon ausgehen, daß nur der erbliche Typus und nicht seine auf äußeren Umständen beruhende „zufällige“ Modifikation vererbt wird. Für die verschiedensten Modifikationen der Individuen eines erblichen Typus T_x ergibt sich daher stets bei genügend großem statistischen Material, als Zusammensetzung und Durchschnittsmaß der Eltern P_x , der Kinder T_x und Geschwister C_x und es bleiben daher die Beziehungen zwischen diesen Verwandtschaftsgraden ebenfalls dieselben, wie sie oben bei Vernachlässigung des Einflusses der äußeren Umstände gefunden wurden.

Bestehen von den Individuen eines beobachteten Maßes, einer Modifikation M_y relativ y_x aus dem Typus T_x , so daß

$$T_y = \sum_{x=1}^{x=s} y_x T_x \quad (103)$$

ist, oder das Durchschnittsmaß der verschiedenen in M_y vereinigten erblichen Typen darstellt, so ergibt sich das Durchschnittsmaß der Eltern und Kinder von M_y

$$P_y = F_y = \sum_1^s y_x P_x = \sum_1^s y_x F_x \quad (104)$$

Bei einfacher Vermischung wird ferner das Maß der Geschwister (C_y) von M_y nicht $C_y = M_y$ sein, wohl aber müssen Eltern und Elterngeschwister von M_y dieselben Maße zeigen.

Bei alternativer Vererbung ergibt sich ferner

$$C_y = \sum_1^s y_x C_x \quad (105)$$

und da

$$C_x = \frac{1}{4} T_x + 2 P_x + G$$

$$C_y = \sum y_x T_x + 2 \sum y_x P_x + G \\ = T_y + 2 P_y + G \quad \dots \dots \dots (106)$$

Da ferner bei alternativer Vererbung und intermediären Bastarden

$$C_y = P_x,$$

so muß auch $C_y = P_y$ sein.

Soweit die Beziehungen zwischen den verschiedenen Verwandtschaftsgraden gleich bleiben, bleiben es auch die Korrelationen.

Es ist z. B. bei alternativer Vererbung die Korrelation der Eltern einer Modifikation M_y

$$= \frac{P_y - G}{M_y - G} \quad \dots \dots \dots (107)$$

und die der r ten Ahnen

$$\frac{P_y^r - G}{M_y - G} = \frac{1}{2^{r-1}} \frac{P_y - G}{M_y - G} \quad \dots \dots \dots (108)$$

Alteriert wird jedoch das Verhältnis zwischen der Korrelation der Eltern und Geschwister bei alternativer Vererbung. Es läßt sich nämlich nach der S. 303 angegebenen Methode die Korrelation der Eltern von M_y umformen in

$$\frac{1}{2} \left[1 - \frac{M_y - 2 P_y + G}{2 (M_y - G)} \right] \quad \dots \dots \dots (109)$$

hingegen erhält man aus der Korrelation der Geschwister

$$\frac{\frac{1}{4} (T_y + 2 P_y + G) - G}{M_y - G} \quad \text{den Wert} \\ \frac{1}{2} \left[1 - \frac{M_y - T_y}{M_y - G} - \frac{1}{2} \frac{M_y - 2 P_y + G}{2 (M_y - G)} \right] \quad \dots \dots \dots (110)$$

Die Korrelation der Geschwister ist also nicht genau halb so weit von deren Wert $\frac{1}{2}$ entfernt wie die der Eltern (vgl. Bd. I, S. 477), wenn ein modifizierender äußerer Einfluß wirksam ist.

Bestimmt man die Korrelation der gesamten Generation, so erhält man für die Eltern

$$r_p^2 = \frac{\left(\sum_0^t m_y M_y P_y - G^2 \right)^2}{\sum_0^t (m_y M_y^2 - G^2) \sum_0^t (m_y P_y^2 - G^2)} \quad \dots \dots \dots (III)$$

Wenn nun zeitliche Unterschiede keine Rolle spielen, so wird allerdings $\sum m_y P_y^2 = \sum m_y M_y^2$ sein und somit

$$r_p = \frac{\sum m_y M_y P_y - G^2}{\sum m_y M_y - G^2} \dots \dots \dots (112)$$

und $\sum m_y M_y P_y - G^2 = \sum n_x T_x P_x - G^2$

aber gleichzeitig $\sum m_y M_y^2 - G^2 > \sum_{i=1}^s n_x T_x^2 - G^2 \dots \dots \dots (113)$

und somit der nach der Formel 112 bestimmte Wert der Korrelation r_p unter allen Umständen, auch bei intermediären Bastarden, bei alternativer Vererbung $< \frac{1}{2}$ (vgl. Formel 63, S. 304).

Wenn keine zeitlichen Unterschiede in der Wirkung äußerer Umstände in Betracht kommen, läßt sich nun auch das Vorhandensein und die Richtung eines Praevalenzverhältnisses in demselben Umfang aus Durchschnittsmaßen bestimmen, wie bei Mangel eines Vorhandenseins äußerer Einflüsse.

Es lassen sich nämlich die Werte $\sum n_x T_x P_x$, $\sum n_x T_x C_x$ und $\sum n_x T_x^2$ aus den meßbaren Werten P_y , C_y und M_y bestimmen.

Haben nämlich die Individuen vom erblichen Typus T_x mit der relativen Häufigkeit x_y das Maß $M_y = T_x + d_{xy}$, so daß das Durchschnittsmaß des Typus $T_x = \sum_{y=0}^{y=t} x_y (T_x + d_{xy}) = T_x + \sum_{y=0}^t x_y d_{xy}$ (113)

$$\dots \dots \dots$$

ist, wobei $\sum_{y=0}^t x_y d_{xy} = 0 \dots \dots \dots (114)$

und $\sum_{y=0}^t x_y = 1$ ist, $\dots \dots \dots (115)$

und bezeichnet n_x die relative Häufigkeit von T_x , m_y die relative Häufigkeit des beobachteten Maßes M_y überhaupt, und ist unter den Individuen von Maß M_y der Typus T_x y_x mal vertreten, so muß

$$m_x \cdot x_y = m_y \cdot y_x \text{ sein. } \dots \dots \dots (116)$$

Es ist dann der $P_y = \sum_1^s y_x P_x$

$$M_y P_y = \sum_{x=1}^{x=s} y_x (T_x + d_{xy}) P_x$$

$$\text{und } \sum_{y=0}^{y=t} m_y M_y P_y = \sum_{y=0}^{y=t} \sum_{x=1}^{x=s} m_y \cdot y_x (T_x + d_{xy}) P_x$$

$$= \sum_{x=1}^{x=s} n_x \sum_{y=0}^{y=t} (T_x + d_{xy}) P_y$$

$$\sum_0^t M_y P_y = \sum_{x=1}^{x=s} n_x T_x P_x \sum_{y=0}^{y=t} x_y + \sum_{x=1}^{x=s} n_x P_x \sum_{x=0}^{y=t} x_y d_{xy}$$

Aus Formel 114 und 115 folgt

$$\sum_0^t m_y M_y P_y = \sum_1^s n_x T_x P_x \quad \dots \dots \dots (117)$$

In derselben Weise bestimmt man

$$\sum_0^t m_y M_y C_y = \sum_1^s n_x T_x C_x \quad \dots \dots \dots (118)$$

Da bei einfacher Vermischung

$$\sum_1^s n_x T_x C_x \geq \sum_1^s n_x T_x P_x$$

die Bedingung für das Dominieren der großen oder kleinen Maße darstellt, so stellt also auch

$$\sum_0^t m_y M_y C_y \geq \sum_0^t m_y M_y P_y \quad \dots \dots \dots (119)$$

diese Bedingung dar.

Da bei einfacher Vermischung $C_x = T_x$, so ist somit auch

$$\sum_0^t m_y T_y C_y = \sum_1^s n_x T_x C_x = \sum_1^s n_x T_x^2 \quad \dots \dots \dots (120)$$

und statt
$$\sum_1^s n_x T_x F_x \geq \frac{1}{2} \left(\sum_1^s n_x T_x^2 + G^2 \right)$$

stellt auch
$$\sum_0^t m_y M_y F_y \geq \frac{1}{2} \left(\sum_0^t n_y M_y C_y + G^2 \right) \dots \dots (121)$$

eine Bedingung für die Richtung der Praevalenz dar.

Ebenso ergibt bei alternativer Vererbung ebenso wie die Formel

$$\sum_1^s n_x T_x C_x > \sum_1^s n_x T_x P_x,$$

auch die Formel
$$\sum_0^t m_y M_y C_y > \sum_1^t m_y M_y P_y \dots \dots \dots (122)$$

das Vorhandensein eines Praevalenzverhältnisses.

8. Die Messung des Anteils erblicher und äußerer Ursachen an der Variabilität beobachteter Maße.

Unter Variabilität versteht man ein Maß der Gruppierung beobachteter Maße um ihren Durchschnittswert. Sie ist desto größer, je größer die Zahl starker Abweichungen von diesem Durchschnittswert ist.

Bezeichnet m_y die relative Häufigkeit eines beobachteten Maßes M_y , M_0 und M_t die Grenze der beobachteten Maße und

$G = \sum_0^t m_y M_y$ das Durchschnittsmaß der Generation, so mißt man

die Variabilität durch einen Wert V , wobei

$$\begin{aligned} V^2 &= \sum_0^t m_y [M_y - G]^2 \\ &= \sum_0^t m_y M_y^2 - 2 \sum_0^t m_y M_y G + G^2 \\ &= \sum_0^t m_y M_y^2 - G^2 \text{ ist } \dots \dots \dots (123) \end{aligned}$$

Diese Variabilität einer Generation setzt sich nun zusammen aus der Wirkung äußerer und innerer, erblicher, oder ektogener und endogener Ursachen.

Hätten alle Individuen eines und desselben erblichen Typus T_x , dessen relative Häufigkeit $= n_x$ sei, ein und dasselbe Maß T_x , wobei

$$\sum_1^s n_x T_x = G, \text{ so wäre die Variabilität der Generation}$$

$$= \sum_1^s (T_x - G)^2 = \sum_1^s (n_x T_x^2 - G)^2 \dots \dots \dots (124)$$

Tatsächlich zeigen aber die Individuen eines und desselben erblichen Typus Abweichungen von dessen Durchschnittswert T_x , wobei

$$\sum_0^t x_y d_{xy} = 0 \text{ ist, wenn } x_y \text{ die relative Häufigkeit einer Abweichung eines Individuums von seinem Typus } T_x \text{ nach dem Maße } M_y = T_x + d_{xy} \text{ darstellt} \dots \dots \dots (125)$$

Diese auf äußeren Ursachen beruhende Variabilität eines Typus wird nun dargestellt durch z_x , wobei

$$z_x^2 = \sum_{y=0}^{y=t} x_y d_{xy}^2 = \sum_0^t x_y (M_y - T_x)^2 \text{ ist} \dots \dots \dots (126)$$

Summiert man die Quadrate aller Werte von z_x bei den verschiedenen erblichen Typen T_x einer Generation, so ergibt

$$Z^2 = \sum_0^s n_x z_x^2 = \sum_1^s n_x \sum_0^t x_y d_{xy}^2 \dots \dots \dots (127)$$

das Maß Z der durchschnittlichen Variabilität der Typen auf Grund äußerer Ursachen.

Da M_y mit der Häufigkeit $y_x = T_x + d_{xy}$ ist, so ist

$$V^2 = \sum_0^t m_y M_y^2 = \sum_{y=0}^{y=t} \sum_{x=1}^{x=s} m_y y_x (T_x + d_{xy} - G)^2 \dots \dots (128)$$

und da $m_y y_x = n_x x_y$, so ist $V^2 =$

$$\sum_1^s (n_x T_x^2 \cdot \sum_0^t x_y) + \sum_1^s n_x \sum_1^t x_y d_{xy}^2 + G^2 - 2 \sum_1^s n_x T_x G \sum_0^t x_y + \left(\sum_1^s n_x T_x - G \right) \sum_0^t x_y$$

$$\text{da } \sum_1^s n_x T_x = G, \sum_0^s x_y = 1, \sum_0^t x_y d_{xy} = 0, \sum x_y d_{xy}^2 = z_x^2, \sum n_x z_x^2 = Z^2$$

so ist
$$V^2 = \sum_1^S n_x T_x^2 - G^2 + Z^2 \dots \dots \dots (129)$$

und der Wert $\sum_1^S n_x T_x^2 - G^2 = E^2$, welcher das Quadrat der Variabilität

der erblichen Typen darstellt, ergänzt sich nun mit dem Quadrat der durchschnittlichen äußerlichen Variabilität der einzelnen erblichen Typen zu dem Quadrat der Gesamtvariabilität der beobachteten Maße, oder es ist

$$V^2 = E^2 + Z^2 \text{ und somit } \sum_1^S n_x T_x^2 - G^2 < \sum m_y M_y^2 - G^2 \quad (130, 131)$$

Da nun V^2 empirisch bestimmbar ist, so muß es auch die eine der beiden Komponenten von V sein, wenn die andere bestimmbar ist.

Dies ist nun bei Panmixie und einfacher Vermischung sowie bei Panmixie und Monohybridismus bei alternativer Vererbung möglich,

da sich hier der Wert $\sum_1^S n_x T_x^2$ bestimmen läßt, wie im vorigen Kapitel

gezeigt wurde (Seite 322 u. 323).

Es ist also hier möglich, den endogenen Faktor der Variabilität E direkt und mit Hilfe von V auch den ektogenen Faktor Z zu bestimmen aus $Z^2 = V^2 - E^2$.

Bei einfacher Vermischung ist nun

$$\begin{aligned} \sum_1^S n_x T_x^2 &= \sum_1^S n_x T_x C_x = \sum_1^t m_y M_y C_y \\ E^2 \sum_1^S n_x T_x^2 - G^2 &= \sum_0^t m_y M_y C_y - G^2 \end{aligned}$$

und somit

$$\begin{aligned} Z^2 &= \sum_0^t m_y M_y^2 - G^2 - \left[\sum_0^t m_y M_y C_y - G^2 \right] \\ &= \sum_0^t m_y M_y^2 - \sum_0^t m_y M_y C_y \dots \dots \dots (132) \end{aligned}$$

Bei alternativer Vererbung hingegen ergibt sich aus Formel 45, 117, 118

$$\sum_0^s n_x T_x^2 = 4 \sum_0^t m_y M_y C_y - 2 \sum_0^t m_y M_y P_y - G^2,$$

$$E^2 = 4 \sum_0^t m_y M_y C_y - 2 \sum_0^t m_y M_y P_y - 2 G^2 \dots (133)$$

$$\text{und } Z^2 = \sum_0^t m_y M_y^2 - G^2 - \left[4 \sum_0^t m_y M_y C_y - 2 \sum_0^t m_y M_y P_y - 2 G^2 \right]$$

$$= \sum_0^t m_y M_y^2 + 2 \sum_0^t m_y M_y P_y + G^2 - \sum_0^t m_y M_y C_y \dots (134)$$

Es läßt sich nun zeigen, daß bei einfacher Vermischung E den geringsten Wert besitzt. Hier sind nämlich die Geschwister konstant und wenn eine Generation aus Geschwistergruppen besteht, von welchen die mit dem konstanten Maß S_x die Häufigkeit n_x hat, so ist

$$E^2 = \sum_1^s n_x S_x^2 - G^2 \dots \dots \dots (135)$$

Bei allen Fällen von alternativer Vererbung sind mindestens einige Geschwistergruppen auch erblich variabel. Bezeichnet man h_{xp} eine erbliche Abweichung vom Durchschnittsmaß der Geschwistergruppe

S_x und ist deren Häufigkeit x_p , so stellt $E^2 = \sum_1^s \sum_0^t (S_x + h_{xp} - G)^2$ die

erbliche Variabilität der Generation dar und dieser Wert ist

$$E^2 = \sum_1^s n_x S_x^2 + \sum_1^s n_x \sum_{p=0}^{p=t} x_p h_{xp}^2 - G^2, \text{ da } \sum_{p=0}^{p=t} x_p = 1, \sum_{p=0}^{p=t} x_p h_{xp} = 0 \text{ ist.} \quad (136)$$

Dieser Wert ist um den Betrag $\sum_1^s n_x \sum_{p=0}^{p=t} x_p h_{xp}^2$ größer als $\sum_1^s n_x S_x^2 - G^2$,

die erbliche Variabilität bei einfacher Vermischung. Diese Maße gelten auch für einfachen Polyhybridismus.

Bei kompliziertem Polyhybridismus lassen sich unter der Voraussetzung, daß hier eine Multiplikation der Wirkung der einzelnen Merkmalspaare stattfindet, Grenzwerte für den Wert von E feststellen, und zwar mit Hilfe der Formeln 45, 92, 92.

Ist E_I und E_{II} der Wert der endogenen Variabilität unter der Voraussetzung des Monohybridismus und Dihybridismus, so ergibt sich

$$E_{II}^2 > E_I^2 - 2 \left(\sum n_x T_x P_x - G^2 \right) \quad \dots \quad (I38)$$

$$E_{II}^2 < 4 (E_I^2 - G^2) \quad \dots \quad (I39)$$

Sowohl in diesem wie im vorigen Kapitel gelten die Ausführungen nur unter Voraussetzung, daß keine Milieuwirkung der Familie in Betracht kommt. Wo dies der Fall ist, wird der Wert der endogenen Variabilität geringer als nach den Formeln für E. Dies soll bei späterer Gelegenheit weiter ausgeführt werden.

III. Nachtrag zum allgemeinen Teil.

1. Zum Kapitel der Praevalenz.

Nach Berichtigung eines untergelaufenen Fehlers, der sich S. 448 und 458 von Bd. I geltend machte, entsprechend den Ausführungen von Teil II Kapitel 9 und (s. Formeln 92—95, 121) ergibt sich, daß mit Durchschnittswerten bei alternativer Vererbung nur das Bestehen, nicht aber die Richtung eines Praevalenzverhältnisses nachgewiesen werden kann. In der Zusammenfassung der Ergebnisse ist dies bereits ausgesprochen. Der Unterschied zwischen Praevalenz bei alternativer Vererbung und bei einfacher Vermischung ergibt sich durch folgende Zusammenstellung der Formeln

einfache Vermischung	alternative Vererbung
$\left\{ \begin{array}{l} \sum n_x T_x P_x \leq \sum n_x T_x C_x \\ \sum m_y M_y P_y \leq \sum m_y M_y C_y \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \sum n_x T_x C_x \geq \sum n_x T_x P_x \\ \sum m_y M_y C_y \geq \sum m_y M_y P_y \end{array} \right.$
und gleichzeitig	und gleichzeitig
$\left\{ \begin{array}{l} \sum n_x T_x F_x \geq \frac{1}{2} \sum n_x T_x C_x + \frac{1}{2} G^2 \\ \sum m_y M_y F_y \geq \frac{1}{2} \sum m_y M_y C_y + \frac{1}{2} G^2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \sum n_x T_x C_x \geq \sum n_x T_x F_x \\ \sum m_y M_y C_y \geq \sum m_y M_y F_y \end{array} \right.$
je nachdem das größere Maß dominiert, gleichwertig oder rezessiv ist.	je nachdem ein Praevalenzverhältnis besteht oder nicht.

Auf die Bedingung, unter welcher die Formel für alternative Vererbung auch bei Polyhybridismus gilt, macht erst der spezielle Teil S. 317 aufmerksam.

2. Zum Begriff der Korrelation und Repression.

Der allgemeine Teil meiner Arbeit nimmt auf die BRAVAIS'sche Formel zur Berechnung der Korrelation noch keine Rücksicht; mit dieser wurde ich erst durch JOHANNSEN's neues Werk genügend bekannt

Im speziellen Teil ist ihr wenigstens in den Kapiteln über alternativer Vererbung bereits Rechnung getragen. Um aber jedes Mißverständnis möglichst auszuschalten, dürfte es sich empfehlen, künftig von dem Wort Korrelation nur dann Gebrauch zu machen, wenn es sich um die Messung der durchschnittlichen Ähnlichkeit zwischen Verwandten auf Grund der Erfahrungen der ganzen Generation handelt, das Maß der Ähnlichkeit eines einzelnen Typus (T_x) mit seiner Verwandtschaft (R_x) hingegen als Regression im Sinne GALTON's (vgl. auch S. 388 Bd. I d. Zeitschrift) zu bezeichnen.

Es wäre demnach zu bezeichnen als	
Deviation (absolute Abweichung)	der Wert $R_x - G$ bzw. $y - g$ der S. 388 und „ „ $T_x - G$ bzw. $y - g$ der S. 388
Regression (relative Abweichung)	„ „ $\frac{R_x - G}{T_x - G}$ bzw. $\frac{y - g}{x - g}$ der S. 388
Korrelation (Maß der Ähnlichkeit)	„ „ $\frac{\sum n_x T_x R_x - G^2}{\sum n_x T_x^2 - G^2}$ bzw. $\frac{\sum xy - g^2}{\sum x^2 - g^2}$

Dies würde dann auch für den speziellen Teil gelten.

Bei alternativer Vererbung und absoluter Dominanz eines von zwei allelomorphen Merkmalen fallen allerdings, entsprechend dem von PEARSON behandelten Spezialfall, dessen Lektüre ich meine Nomenklatur entnahm, die Werte von Regression und Korrelation zusammen.

Meine Kritik der vermeintlichen Bedeutung der Korrelation für die Erkennung von Vererbungsgesetzen wird hierdurch nicht berührt, ebensowenig meine Ausführungen über das GALTON'sche Gesetz vom Ahnenerbe.

Literatur.

- Bateson. An adress on Mendelian heredity and its application to man. British medical journal 1906. II.
 Davenport G. C. and B. C. Heredity of eye colour in man. Science Bd. 26. N. 670. 1907.
 Galton, Francis. Hereditary Genius London 1869.
 — Natural inheritance 1889.
 — The average contribution of each several ancestor to the total heritage of the offspring. Proc. Royal Society London 61 1897.
 Hardy, G. H. Mendelian proportions in a mixed population. Science 1908, No. 706.
 Heron, David. A first study of the statistics of insanity and the inheritance of insane diathesis. Eugenic Laboratory memoirs. London 1907.
 Hurst, C. C. On the inheritance of eye colour in man. Proc. Royal Soc. London 80 1908.
 Johannsen, W. Über Erbllichkeit in Populationen und reinen Linien. Jena 1903.

- Johannsen, W. Does hybridisation increase fluctuating variability. Report of the third international Conference 1906 on Genetics. London 1907.
- Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena 1909.
- Lock, Robert H. Recent progress in the study of variation, heredity and evolution. London 1907.
- Pearson, Karl. The grammar of science. II. Aufl. London 1900.
- Mathematical contributions to the theory of evolution:
- Regression, Heredity and Panmixia. Philosophical transactions of the Royal Society of London 187 A. 1896.
- Genetic Selection. Ebenda 192 A. 1899.
- On the inheritance of characters not capable of exact inconstancy. Ebenda 195 A. 1899.
- On the principle of homotypy and its relations to heredity, to the variability of the individual and that of the race. Ebenda 197 A. 1900.
- On the influence of natural selection on the variability and correlations of agens. Ebenda 200 A. 1902.
- On a generalised theory of alternative inheritance with special reference to Mendels laws. Ebenda 203. 1904.
- On the law of an ancestral heredity. Proc. Royal Society of London 62. 1898.
- On the law of reversion. Ebenda 66. 1900.
- On the law of inheritance in man. Biometrika 2. 1903.
- A first study of the statistics of pulmonary tuberculosis. London 1907.
- On a criticism which may serve to test various theories of inheritance. Zeitschr. f. Anthropol. und f. Morphol. 7 1904. S. 524.
- Punnett, R. C. Mendelism in relation to disease. Proceedings of the royal Society of Medicine I. 5. 3. 1908.
- Thomson, Arthur. Heredity. London 1908.
- Weinberg, Wilhelm. Pathologische Vererbung und genealogische Statistik. Deutsches Archiv f. klin. Medizin 78. 1903.
- Die familiäre Belastung der Tuberkulösen usw. Beiträge zur Klinik der Tuberkulose VII. 1907.
- Aufgabe und Methode der Familienstatistik bei medizinisch-biologischen Problemen. Zeitschrift für sociale Medizin I. 1907.
- Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 1908.
- Die Anlage zur Mehrlingsgeburt beim Menschen und ihre Vererbung. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie VI. 1909. Heft 3—5.
- Yule, G. Udny. On the theory of correlation. Journal of the Royal Statistical Society of London 60. 1897.
- Mendels laws and their probable relations to interracial heredity. The new phytologist 2. 1902.
- On the theory of quantitative compound characters on the basis of Mendel laws. Report of the 3. international conference 1906 on genetics. London 1907.

Corrigenda zum allgemeinen Teil, Bd. I dieser Zeitschrift.

- Seite 450 Zeile 10 und 12 von oben lies statt Tnm : D.
- „ 19 „ „ „ „ Tnm : R.
- Seite 457 „ 2 „ unten fällt weg : genau.
- Seite 458 „ 2 „ oben schalte ein nach Umstände: innerhalb der angegebenen Grenzen.