

# Über Vererbungsgesetze beim Menschen.

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

## I. Allgemeiner Teil.

(Schluß.)

### **3. Wirkung verschiedener Vererbungsprinzipien auf Zusammensetzung, Durchschnittsmaße und Korrelationen der Verwandtschaft bei Panmixie.**

Es soll im folgenden zunächst untersucht werden, wie sich unter der Voraussetzung, daß die erblichen Typen keine zufälligen Abänderungen erfahren, die Zusammensetzung und das Durchschnittsmaß der Verwandten bei verschiedenen Vererbungsprinzipien und bei Panmixie gestaltet. Weiterhin wird dann untersucht werden, wie sich das so erhaltene Ergebnis unter dem Einfluß zufälliger individueller Veränderungen abändert, und in welcher Weise der Einfluß des Zufalls ausgeschaltet werden kann. Voraussetzung ist dabei stets, daß keine Unterschiede der Fruchtbarkeit und Vitalität das Resultat stören. Diesen Faktoren wird später besonders Rechnung getragen werden. Ebenso ist der Einfluß von Wanderungen ausgeschlossen.

#### **A. Vermischende Vererbung.**

Hier lassen sich die zu erwartenden Verhältnisse auf einfache Weise aus der Tatsache konstruieren, daß nur ein konstanter Bastard vorkommt. Es sind daher alle Individuen sich vollständig ähnlich, welche von denselben oder sich völlig ähnlichen Eltern abstammen. Es besteht daher vollständige Ähnlichkeit je zwischen den Ausgangsindividuen (T) und ihren Geschwistern  $C_1$ , zwischen den Eltern ( $P_1$ ) und Elterngeschwistern ( $P_2F_1$ ), zwischen den Großeltern ( $P_2$ ) und Großelterngeschwistern ( $P_3F_1$ ) der Ausgangsindividuen; ebenso aber zwischen Kindern ( $F_1$ ) und Neffen ( $C_1 F_1$ ) derselben Individuen, sofern die Paarung der Individuen und ihrer Geschwister mit demselben Durchschnitt der Bevölkerung denselben konstanten Typus ergibt. Ebenso besteht

absolute Ähnlichkeit zwischen Enkeln ( $F_2$ ) und Großneffen ( $C_1 F_1$ ) usw. In allen diesen Fällen ist die Korrelation = 1. Hingegen besteht nur teilweise Ähnlichkeit zwischen bestimmten Individuen und ihren Kindern, da diese auch von den Ehegatten der Ausgangsindividuen mit bestimmt werden. Je nach der Art der sich hieraus ergebenden Bastarde wird die Korrelation einen verschiedenen Wert haben müssen.

Sind die Bastarde streng intermediär, so bleibt bei Panmixie das Durchschnittsmaß aller aufeinander folgenden Generationen konstant.

In diesem Falle sind nicht nur die Geschwister bestimmter Individuen, sondern auch die Durchschnittsmaße der Eltern und somit Elterngeschwister, Großeltern und Großelternschwister identisch mit denen der Ausgangsindividuen, ihre Korrelation ist = 1. Aus diesem Grunde wird dann auch die Korrelation der Kinder, Neffen, Vettern, Großelternschwisterkinder je  $= \frac{1}{2}$  oder deren Maß gleich dem Mittel zwischen Ausgangsindividuum (T) und Gesamtheit (G), also  $= \frac{T + G}{2}$ .

Eine ebenso in ihrem Durchschnittsmaß identische und die Korrelation  $\frac{1}{4}$  aufweisende Reihe bilden Enkel, Neffenkinder, Vetternkinder, Großelternschwisterkinder. Diese Korrelation entsteht, indem z. B. die Neffen mit dem Maß  $\frac{T + G}{2}$  und deren Ehegatten mit dem Maße der Bevölkerung, g, Nachkommen mit dem Maß  $\frac{T + 3G}{4}$  haben.

In allen Fällen einfacher Vermischung besteht aber ein erheblicher Unterschied zwischen den Durchschnittsmaßen der Eltern und Kinder, Großeltern und Enkel, Elterngeschwister und Geschwisterkinder als bestimmter Individuen.

Daß bei einfacher Vermischung die Zusammensetzung der Generationen bei Panmixie nicht konstant bleibt, sondern eine zunehmende Anhäufung der Mitteltypen stattfindet, geht schon aus den Untersuchungen von Ammon hervor. Aber auch die Durchschnittsmaße aufeinanderfolgender Generationen sind im allgemeinen nicht identisch, sondern nur dann, wenn jede Kreuzung genau intermediäre Bastarde liefert.

Stellt ferner  $n_x$  die relative Häufigkeit eines Typus  $T_x$  in Generation G dar,  $C_x$ ,  $P_x$ ,  $F_x$  das Maß seiner Geschwister, Eltern, Kinder, und liegen die Maße der Typen zwischen  $T_1$  und  $T_s$ , so ist

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

hingegen

$$\sum_1^s n_x T_x F_x \gtrless \frac{1}{2} \sum_1^s n_x T_x C_x + \frac{1}{2} G^2$$

je nachdem das größere Maß über das kleinere dominiert, mit ihm gleichwertig oder rezessiv ist. Hierin liegt ein weiteres Charakteristikum der einfachen Vermischung der Anlagen.

Nach dem Ausgeführten kommt eine Regression nach dem Maß der Gesamtheit, deren mathematischer Ausdruck das Galtonsche Gesetz vom Ahnenerbe darstellt, nicht für die Aszendenz, sondern nur für die Deszendenz in Betracht.

### B. Alternative Vererbung.

Die Wirkung der alternativen Vererbung bei Panmixie kann nur mit Hilfe einer Reihe mathematischer Überlegungen vollständig untersucht werden. Dabei ist es aber möglich, mit den einfachen Hilfsmitteln der Algebra auszukommen, wie im Gegensatz zu den teilweise sehr umständlichen und mit Integral- und Differenzialrechnung arbeitenden Untersuchungen der englischen biometrischen Schule hervorgehoben werden muß. Meine ausführlichen Untersuchungen über diesen Gegenstand, welche das Problem erstmals in ganz allgemeiner Fassung behandeln, sind in Teil II dieser Arbeit niedergelegt und ich gebe hier nur die Hauptresultate wieder.

Ich gehe davon aus, daß jede allelomorphe Reihe aus einer Anzahl von Merkmalen  $A_1, A_2, A_3$  bis  $A_s, B_1, B_2, B_3$  bis  $B_s$  usw. besteht und die Typen durch ein (Monohybridismus) oder mehrere (Polyhybridismus) Anlagenpaare charakterisiert sind, die unabhängig voneinander aus Kombinationen von zwei Merkmalen je einer und derselben allelomorphen Reihe von Merkmalen entstehen.

Eine Generation monohybrider Typen besteht demnach z. B. aus  $m_{11} A_1 A_1 + m_{12} A_1 A_2 + m_{22} A_2 A_2 + m_{13} A_1 A_3 + m_{23} A_2 A_3 + m_{33} A_3 A_3$  usw.

Überlegt man nun, daß die Zusammensetzung einer Generation  $G_1$  aus Typen verschiedener Art lediglich davon abhängt, in welcher Weise die Summe der von Generation  $G_0$  gebildeten Gameten sich aus Gameten verschiedener Art zusammensetzt und daß sich die von Generation  $G_0$  gebildeten verschiedenen Gameten des einen Geschlechts mit denen des anderen Geschlechts bei Panmixie mit einer Häufigkeit zu Individuen und Typen verschiedener Art kombinieren, welche den Gesetzen des Zufalls entsprechend gleich dem Produkte der relativen Häufigkeit je zweier Gameten ist, so ergibt sich, daß Generation  $G_1$  unter allen Umständen ein Polynom zweiter Klasse darstellen muß.

Bildet also Generation  $G_0$  Gameten vom Typus  $A_x B_x C_x \dots Z_x$  mit einer Häufigkeit =  $F(t_x)$ , so stellt die einfache Summation

$$\sum_{t(x=1)}^{t(x=s)2} \left[ F(t_x) (A_x B_x C_x \dots Z_x) \right]$$

die Zusammensetzung der neuen Generation dar. Besteht zum Beispiel Generation  $G_0$  aus

$p A_1 A_1 + 2q A_1 A_2 + r A_2 A_2 + 2s A_1 A_3 + 2t A_2 A_3 + u A_3 A_3$ , wobei  $p + 2q + r + 2s + 2t + u = 1$  sei, so sind, wenn jedes Individuum nur einen Gameten bildet, die Gameten von

$$\begin{aligned} p A_1 A_1 &= p A_1 \\ 2q A_1 A_2 &= q A_1 + q A_2 \\ r A_2 A_2 &= r A_2 \\ 2s A_1 A_3 &= s A_1 + s A_3 \\ 2t A_2 A_3 &= t A_2 + t A_3 \\ u A_3 A_3 &= u A_3 \end{aligned}$$

Man erhält also als Gameten von Generation  $G_0$

$$(p + q + s) A_1 + (q + r + t) A_2 + (s + t + u) A_3$$

und hieraus als Generation  $G_1$  die Kombinationen

$$\begin{aligned} (p + q + s)^2 A_1 A_1 + (p + q + s)(q + r + t) A_1 A_2 + &+ (p + q + s)(s + t + u) A_1 A_3 \\ + (q + r + t)(p + q + s) A_2 A_1 + &+ (s + t + u)(p + q + r) A_3 A_1 \\ + (q + r + t)(s + t + u) A_2 A_3 & \\ + (q + r + t)^2 A_2 A_2 + &+ (s + t + u)(q + r + t) A_3 A_2 \\ &+ (s + t + u)^2 A_3 A_3 \end{aligned}$$

oder insgesamt, wenn man auf die Abstammung der Merkmale keinen Wert legt,

$$\begin{aligned} (p + q + r)^2 A_1 A_1 + 2(p + q + r)(q + r + t) A_1 A_2 + 2(p + q + r)(s + t + u) A_1 A_3 \\ + (q + r + t)^2 A_2 A_2 + 2(q + r + t)(s + t + u) A_2 A_3 \\ + (s + t + u)^2 A_3 A_3 \end{aligned}$$

wofür sich symbolisch die Formel

$$\left[ (p + q + r) A_1 + (q + r + t) A_2 + (s + t + u) A_3 \right]^2$$

setzen läßt, die ein Polynom zweiter Klasse in bezug auf Gameten vom Charakter  $A_1, A_2, A_3$  darstellt.

Bei monohybriden Eigenschaften fällt der Begriff der Gameten mit dem der Merkmale zusammen und es ergibt sich hieraus, daß alle unter dem Einfluß der Panmixie stehenden Generationen dieselbe polynomiale Zusammensetzung aus Typen aufweisen müssen, welche durch die relative Häufigkeit der einzelnen Merkmale bei der Gesamtheit der Individuen von Generation  $G_0$  bedingt ist.

Bei Polyhybridismus stellt hingegen jede Generation in bezug auf ihre Entstehung aus Gameten ebenfalls ein Polynom zweiter Klasse dar, aber der Charakter dieses Polynoms wechselt unter dem Einfluß der Panmixie im allgemeinen, wenn auch in gesetzmäßiger Weise von Generation zu Generation, so daß eine stabile Zusammensetzung der Generationen aus verschiedenen Typen erst nach unendlich vielen Generationen vollständig erreicht wird.

Hingegen ist die relative Häufigkeit von Kombinationen je zweier Merkmale aus derselben allelomorphen Reihe zu Anlagenpaaren unter dem Einfluß der Panmixie stabil.

Es wird also die Summe aller Individuen mit dem Merkmalspaar  $A_1A_2$  in jeder Generation =  $m$ , die aller Individuen mit dem Merkmalspaar  $B_1B_2$  in jeder Generation =  $n$  sein, während ein dihybrider Typus  $A_1A_2B_1B_2$  in Generation  $G_1$  eine Häufigkeit =  $v$ , in Generation  $G_2$  eine solche =  $w$  besitzt usw.

Erst nach unendlich vielen Generationen entspricht die Häufigkeit von bestimmten Kombinationen der Anlagenpaare aus verschiedenen allelomorphen Reihen ebenfalls den Gesetzen des Zufalls.

Erst dann wird z. B. der Typus  $A_1A_2B_1B_2$  die Häufigkeit  $m$   $n$  haben, wenn  $m$  und  $n$  die Häufigkeit der Anlagenpaare  $A_1A_2$  und  $B_1B_2$  darstellen.

Dieser eigentümliche Unterschied zwischen der Zusammensetzung der Generationen aus Typen und aus Individuen mit gleichen Anlagenpaaren ist die Folge davon, daß einmalige Panmixie nicht imstande ist, bei Polyhybridismus die Kombinationen der Anlagen gleicher Abstammung in allen Fällen auseinander zu reißen und dem Spiel des Zufalls bei den Neukombinationen der Merkmale preiszugeben, daß nicht die einzelnen Merkmale, sondern Merkmalkombinationen der Gegenstand der Wirkung des Zufalls sind, oder daß die einmalige Spaltung im Sinne der Theorie der einen Gameten nur einen partiellen Erfolg hat.

Immerhin vollzieht sich die Wirkung der Panmixie so schnell, daß man praktisch, sofern die Zahl der eine Eigenschaft konstituierenden Anlagen nur gering ist, schon nach verhältnismäßig wenigen Generationen eine nahezu stabile Zusammensetzung der Generationen annehmen darf.

Was PEARSON also für einen bestimmten Spezialfall auch bei Polyhybridismus bereits für die ersten Generationen gefunden hat, gilt allgemein theoretisch zwar erst nach unendlich vielen, praktisch aber schon nach relativ wenigen Generationen unter dem Einfluß der Panmixie.

Aus dem Unterschied der Wirkung der Panmixie auf die Zusammensetzung der Generationen bei Monohybridismus und Polyhybridismus ergibt sich, daß man für die Zusammensetzung der Verwandtschaft bestimmter Typen bei Monohybridismus absolut konstante Formeln berechnen kann, während dies bei Polyhybridismus nur unter der Voraussetzung einer langen Dauer der Panmixie näherungsweise möglich ist.

Aus der Konstanz der Formeln für die Zusammensetzung der Verwandtschaft ergeben sich auch konstante Formeln für deren Durchschnittsmaße bei Monohybridismus.

Hingegen folgt bei Polyhybridismus aus der theoretischen Verschiedenheit der Zusammensetzung der Verwandtschaft der Individuen verschiedener Generationen nicht ohne weiteres auch eine Verschiedenheit der Durchschnittsmaße. Eine solche ergibt sich vielmehr nur in dem komplizierten Falle, daß sich die Anlagenpaare eines Individuums gegenseitig beeinflussen.

Beruhet hingegen das Maß einer Eigenschaft lediglich auf einer Addition der Wirkung der einzelnen Anlagenpaare im Individuum, so kommt für die Berechnung der Durchschnittsmaße der Verwandtschaft die Stabilität der Zusammensetzung der Generationen aus Individuen mit gleichen bestimmten einzelnen Anlagenpaaren in Betracht und es ergeben sich daher in diesem Falle des einfachen Polyhybridismus ebenso konstante Durchschnittsmaße wie bei Monohybridismus.

Bei genügend langer Dauer der Panmixie ergibt sich nun ganz allgemein eine Identität der Zusammensetzung und Durchschnittsmaße von Eltern und Kindern, von Großeltern und Enkeln und allgemein von Ahnen und Nachkommen gleichen Grades, ferner eine Identität der Zusammensetzung und Durchschnittsmaße von Geschwisterkindern und Elterngeschwistern unter sich und mit denen der Großeltern und Enkel der Geschwisterenkel, Großelternschwister und direkten Vettern mit derjenigen der Urgroßeltern und Urenkel usw.

Hingegen besteht allgemein ein Unterschied in der Zusammensetzung und den Durchschnittsmaßen der Eltern und Kinder einerseits und der Geschwister andererseits.

Bei der Berechnung der Zusammensetzung und Durchschnittsmaße der Geschwister habe ich dabei einen Weg eingeschlagen, der von dem PEARSONS grundsätzlich verschieden ist. PEARSON nimmt für die Beziehungen zwischen Geschwistern dieselben Verhältnisse als maßgebend an, wie für die von Blättern eines und desselben Baumes, er ist ferner bei der Berechnung der geschwisterlichen Korrelationen bei alternativer Vererbung von der unzutreffenden Voraussetzung ausgegangen, als sei die Wirkung der alternativen Vererbung auf die Zusammensetzung der Geschwister für jede einzelne Familie maßgebend, während dies tatsächlich nur für den Durchschnitt aller Familien gilt. Dadurch kam er zu Resultaten, welche von der Größe der Geschwisterzahl abhängig sind.

Ich bin meinerseits von der Erwägung ausgegangen, daß die Zusammensetzung der Geschwister lediglich von der Art und Häufigkeit der Kreuzungen bedingt wird, von denen ein bestimmter Typus abstammen kann, und daß die Geschwister eines Typus durchschnittlich dem Gesamt-

resultat dieser Kreuzungen entsprechen. Man gelangt auf diese Weise unabhängig von der Größe der Familie allgemein zu Ergebnissen, welche sich aus PEARSONS Formel in dem von ihm behandelten Spezialfall nur ergeben, wenn man die Zahl der Geschwister unendlich groß annimmt.

Stellt ferner

$P_1$  das Durchschnittsmaß der Eltern eines Typus T  
 $F_1$  „ „ „ Kinder eines Typus T,  
 $P_r$  „ „ „ rten Ahnen eines Typus T,  
 $F_r$  „ „ „ rten Nachkommen eines Typus T,  
 $C_1$  „ „ „ Geschwister eines Typus T,  
 $G$  „ „ „ Generationen dar,  
 so ist  $P_1 = F_1$

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

$$= \frac{1}{2} (P_{r-1} + G) = \frac{1}{2} (F_{r-1} + G)$$

und ferner 
$$C_1 = \frac{1}{2} \left[ \frac{T+G}{2} + P_1 \right] = \frac{1}{2} \left( \frac{T+G}{2} + F_1 \right)$$

woraus sich ferner

$$T = 4 C_1 - 2 P_1 - G = 4 C_1 - 2 F_1 - G \text{ ergibt.}$$

Es bestehen also bei alternativer Vererbung sehr einfache Beziehungen zwischen den Durchschnittsmaßen verschiedener Verwandtschaftsgrade, namentlich zwischen dem Maß der direkten Ahnen und Nachkommen und ferner zwischen Geschwistern einerseits und Eltern und Kindern eines Typus andererseits. Endlich läßt sich die Beschaffenheit eines Typus aus Geschwistern, Eltern und Generation bestimmen.

Der Abstand des Durchschnittsmaßes der Eltern und Kinder vom Mittel zwischen Typus und Generation ist:

$$= \frac{T+G}{2} - P_1 = \frac{T+G}{2} - F_1,$$

er wird = Null, wenn  $P_1 = F_1 = \frac{T+G}{2}$ , und das ist bei Panmixie allgemein der Fall, wenn alle Bastardtypen streng intermediär sind.

Der Abstand des Durchschnittsmaßes der Geschwister vom Mittel zwischen Typus und Generation ist

$$= \frac{T+G}{2} - \frac{1}{2} \left[ \frac{T+G}{2} + P_1 \right]$$

$$= \frac{1}{2} \left[ \frac{T+G}{2} - P_1 \right],$$

also stets halb so groß wie der des Durchschnittsmaßes der Eltern und Kinder, er wird daher auch unter denselben Bedingungen = Null wie derjenige der Eltern und Kinder oder bei intermediären Bastarden haben Eltern, Kinder und Geschwister identische Durchschnittsmaße.

Aus den Durchschnittsmaßen lassen sich auch die Korrelationen der Verwandtschaft berechnen. Dabei ergeben selbstverständlich Verwandtschaftsgrade mit gleichem Durchschnittsmaß auch gleiche Korrelationen.

Da die Abweichung eines Typus T vom Durchschnittsmaß der Generation = T-G, die seiner rten Ahnen

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

so ist die Korrelation der rten Ahnen

$$\begin{aligned} &= \frac{1}{2^{r-1}} \cdot \frac{P_1 - G}{T - G} \\ &= \frac{1}{2^r} \left[ 1 - \frac{T - 2P_1 + G}{T - G} \right], \end{aligned}$$

wofür

$$\frac{1}{2^r} [1 - k] \text{ gesetzt sei.}$$

Die Korrelationen der Ahnen und ebenso der Nachkommen stellen also eine geometrische Reihe nach Potenzen von  $\frac{1}{2}$  dar.

Ebenso ergibt sich die Abweichung der Geschwister von T

$$\begin{aligned} &= \frac{1}{2} \left[ \frac{T+G}{2} + P_1 \right] - G \\ &= \frac{1}{2} \left[ \frac{T-3G}{2} + P_1 \right] \end{aligned}$$

und somit die Korrelation der Geschwister

$$\begin{aligned} &= \frac{1}{2} \frac{T-3G+2P_1}{T-G} \\ &= \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{T-2P_1+G}{2(T-G)} \right] = \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{T-2P_1+G}{2(T-G)} \right] \\ &= \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{k}{2} \right]. \end{aligned}$$

Speziell die Korrelation der Eltern und Kinder ist =  $\frac{1}{2} [1 - k]$ . Es ist somit die Korrelation der Geschwister vom Werte  $\frac{1}{2}$  stets halb soweit entfernt, wie die der Eltern und Kinder. Die Korrelation sowohl der Geschwister wie auch der Eltern und

Kinder wird dabei identisch, wenn  $k = \frac{T-2P_1+G}{T-G} = 0$  ist oder wenn der Zähler dieses

Bruches = 0 ist. In diesen Fällen wird  $P_1 = F_1 = \frac{T+G}{2}$  oder es müssen die Eltern und Kinder eines Typus das Mittel zwischen Typus und Gesamtheit darstellen. Dies

ist allgemein der Fall, wenn alle Bastarde streng intermediär sind. Wenn dies der Fall ist, wird der Durchschnittswert der Geschwister aber auch  $C = \frac{1}{2} \left[ \frac{T+G}{2} + P_1 \right] = P_1 = F_1$ , d. h. bei allgemein streng intermediärem Bestande haben Eltern, Kinder und Geschwister dieselbe Korrelation vom Werte  $\frac{1}{2}$ .

Sowohl die Durchschnittsmaße wie die Korrelationen können also darüber Aufschluß geben, ob die Bastarde streng intermediär sind oder eine Praevalenz gewisser Merkmale besteht. Es ist ferner möglich, auf diese Weise festzustellen, ob absolute Praevalenz vorliegt und in welcher Richtung der dominierende oder rezessive Charakter zu suchen ist.

Stellt nämlich  $T_x$  das Maß eines beliebigen (reinen oder Bastard-) Typus,  $n_x$  dessen relative Häufigkeit in Generation  $G$ ,  $P_x, F_x, T_x$  das Maß seiner Eltern, Kinder, Geschwister,  $G$  das der Generation dar, und liegen die Maße aller Typen zwischen  $T_1$  und  $T_s$ , so ist stets

$$\sum_1^s n_x T_x P_x = \sum_1^s n_x T_x F_x \gtrless \frac{1}{2} \left\{ \sum_1^s n_x T_x^2 + G^2 \right\} \text{ oder } \gtrless \sum_1^s n_x T_x C_x$$

je nachdem das größere und geringere Maß einer Eigenschaft dominiert, bei genau intermediären Bastarden besteht Gleichheit beider Werte. Dies gilt auch bei polyhybriden Eigenschaften, wenn die Richtung die Praevalenz sich in jeder Merkmalsreihe im gleichen Sinne bewegt, Ebenso läßt sich die Richtung der Praevalenz auch bei Vorhandensein eines modifizierenden Einflusses der äußeren Umstände bestimmen, da

die Werte  $\sum_1^s n_x T_x P_x$  und  $\sum_1^s n_x T_x^2$  sich indirekt bestimmen lassen.

Hingegen ist es nicht möglich, mit Hilfe der Durchschnittsmaße auch festzustellen, ob absolute oder nur relative Praevalenz vorliegt.

PEARSON hat allerdings für einen Spezialfall bei absoluter Dominanz eines Merkmals über das andere stets die elterliche Korrelation =  $\frac{1}{3}$  gefunden, und zwar auch bei Polyhybridismus, wenn die verschiedenen allelomorphen Reihen dieselbe Bedeutung haben und nur aus zwei Merkmalen bestehen. Er glaubte damit die allgemeine Bedeutung der alternativen Vererbung widerlegen zu können, da er selbst elterliche Korrelationen fand, welche etwa 0,5 betragen. YULE hat nun gezeigt, daß man unter denselben Voraussetzungen, die PEARSON annahm, bei intermediärer Vererbung eine Korrelation =  $\frac{1}{2}$  findet und hielt die Werte zwischen 0,5 und  $\frac{1}{3}$  für charakteristisch für den Grad der Praevalenz. Wenn man aber auch bei der Annahme von nur zwei Merkmalen stehen bleibt und dem rezessiven Merkmal, statt wie PEARSON die relative Häufigkeit  $\frac{1}{2}$ , allgemein die Häufigkeit  $m$  zuschreibt, so erhält man auch als elterliche Korrelation bei absoluter Dominanz des einen Merkmals einen Wert  $\frac{m}{1+m}$ , der zwischen 0 und  $\frac{1}{2}$  schwankt, je nachdem  $m$  zwischen 0 und 1 variiert. Man erhält also für einen und denselben Grad der Praevalenz die verschiedensten

Korrelationswerte und dies trifft erst recht zu, wenn die Zahl der allelomorphen Merkmale einer Reihe mehr als zwei beträgt und den verschiedenen Anlagenpaaren, welche einen polyhybriden Typus darstellen, entsprechend der biologischen Tatsachen ein verschiedener numerischer Wert zukommt.

Aus der Tatsache, daß PEARSON mehrfach die elterliche Korrelation =  $\frac{1}{2}$  fand, kann aber ein Schluß auf das Bestehen intermediärer Bastarde, wie ihn YULE nahelegt, schon deshalb nicht gezogen werden, weil die von PEARSON gefundenen Werte nicht das Produkt reiner Panmixie darstellen, sondern von einer nicht unbeträchtlichen Auslese bei der Wahl der Ehegatten beeinflusst sind.

Es geht aus diesen Ausführungen wohl auch deutlich hervor, daß mit der Berechnung von Korrelationen nicht mehr erreicht wird wie mit dem direkten Vergleich der Durchschnittsmaße und daß daher die Korrelationen teilweise einen ziemlich unnötigen Ballast der Biometrik darstellen.

Die geometrische Reihe, welche die Korrelationen darstellen, entspricht nun allerdings dem GALTONSchen Gesetz von Ahnenerbe, sie ist aber nur ein anderer Ausdruck dafür, daß die Ahnen und Nachkommen eines Typus mit zunehmender Entfernung der Verwandtschaft sich immer mehr dem Maß der Gesamtheit nähern, was sich bereits aus den Formeln der Durchschnittsmaße ergibt.

Charakteristisch für alternative Vererbung ohne komplizierten Polyhybridismus sind also Ahnenkorrelationen, die eine geometrische Reihe nach Potenzen von  $\frac{1}{2}$  darstellen. Die Frage, wie sich bei einem Mittelding zwischen alternierender Vererbung und einfacher Vermischung die Reihe der Ahnenkorrelationen gestaltet, bedarf noch weiterer Untersuchung.

Das Gesetz vom Ahnenerbe steht also in keinem Widerspruch mit der alternativen Vererbung, sondern ist eine direkte Folge derselben. Der Streit der Biometriker und Mendelianer über diese Frage ist auch angesichts der Tatsache, daß schon GALTON sein Gesetz mit der Lehre von den latenten Elementen begründete, völlig gegenstandslos.

Da Monohybridismus und einfacher Polyhybridismus dieselben Beziehungen zwischen den verschiedenen Verwandtschaftsgraden aufweisen, so ist eine Unterscheidung beider oder gar eine Bestimmung der Zahl der einen Typus bestimmenden Anlagenpaare auf Grund von Durchschnittsmaßen nicht unmöglich.

Hingegen kann es unter Umständen möglich werden, aus den Störungen der einfachen Beziehungen der verschiedenen Verwandtschaftsgrade zueinander auf das Bestehen eines komplizierten Polyhybridismus zu schließen.

Kennt man Zahl und Verteilung der Typen in einer Generation, so läßt sich bei vollständiger Praevalenz aus der Zusammensetzung der Verwandtschaft einen Schluß ziehen, wo der dominierende Charakter zu suchen ist.

Stets müssen unter den Eltern und Kindern eines beliebigen Typus gleich oder stärker dominierende Typen zu mehr als der Hälfte vertreten sein.

Bezeichnet  $D$  die mit einem beliebigen Typus  $T_{nm}$  gleich stark oder stärker dominierenden,  $R$  die stärker rezessiven Typen, so sind die Eltern von  $T_{nm} = \frac{1+\sqrt{p}}{2} D + \frac{1-\sqrt{p}}{2} R$ , wenn  $p$  die relative Häufigkeit aller stärker rezessiven Typen bezeichnet, ebenso die Geschwister von  $T_{nm} = \frac{4-p-\sqrt{p}}{4} D + \frac{p+\sqrt{p}}{4} R$ , beide Werte werden bei relativ großer Seltenheit der  $D$ -Typen, wobei  $p$  nahezu  $= 1$  wird, annähernd

$$= \frac{1}{2}D + \frac{1}{2}R.$$

Stellt hingegen  $R$  die Summe aller mit  $T_{nm}$  gleich oder stärker rezessiven,  $D$  hingegen die stärker dominierenden Typen dar und ist die Häufigkeit der ersteren Gruppe wieder  $= p$ , so sind die Eltern von  $T_{nm}$

$$= \sqrt{p} R + 1 - \sqrt{p} D$$

die Geschwister  $= \frac{(1+\sqrt{p})^2}{4} R + \frac{(1-\sqrt{p})(3+\sqrt{p})}{4} D$

bei unendlich großer Seltenheit der rezessiven Gruppe werden die Eltern  $= 0R + 1D$ , d. h.  $R$  unendlich selten,

die Geschwister  $= \frac{1}{4}R + \frac{3}{4}D$ .

Bei der Verwandtschaft von Trägern seltener Eigenschaften gelangt man also zu den einfachen Zahlenverhältnissen des MENDELSchen Experimentes, wie sie BATESON bei Albinismus usw. nachwies und es ist dann verhältnismäßig leicht, den rezessiven oder dominierenden Charakter zu bestimmen. Handelt es sich hingegen um nicht extrem seltene Eigenschaften, wie etwa die Anlage zu Tuberkulose und Geisteskrankheit, so darf man die klassischen Zahlen MENDELS nicht erwarten, auch wenn alternative Vererbung tatsächlich vorliegt. Dies ist gegenüber den Versuchen von HERON und PEARSON, die Annahme einer alternativer Vererbung bei Geisteskrankheiten und Tuberkulose durch den Nachweis eines Mangels der klassischen MENDELSchen Verhältniszahlen ad absurdum zu führen, mit allem Nachdrucke hervorzuheben.

### C. Vergleich der Wirkung vermischender und alternativer Vererbung.

Aus der Untersuchung der Wirkung vermischender und alternativer Vererbung ergibt sich allgemein ein erheblicher Unterschied. Während bei vermischender Vererbung im allgemeinen die Durchschnittsmaße nur bei Verwandtschaftsgraden gleich sind, die von denselben Eltern stammen, also einer Generation angehören, liegen die in bezug auf Zusammensetzung und Durchschnittsmaß identischen Verwandtschaftsgrade durchweg in genealogisch verschiedenen Generationen, und zwar zeigen jeweils diejenigen Verwandtschaftsgrade dieselben Maße, welche zu einer durch die Zeitgenossen des Individuums, also Geschwister, Vettern 1. 2. usw. Grades gezogenen Linie symmetrisch liegen. Dies wird durch die Diagramme 1. und 2. veranschaulicht, in welchen die verschiedenen Verwandtschaftsgrade, soweit sie identische Maße aufweisen, durch verstärkte kontinuierliche Linien verbunden sind, T bedeutet dabei das Ausgangsindividuum,  $P_1$ ,  $P_2$  und  $P_3$  dessen Vorfahren,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  die Nachkommen 1. bis 3. Grades,  $C_1$ ,  $C_2$ ,  $C_3$  die Geschwister und Vettern,  $C_1F_1$ ,  $C_1F_2$ ,  $C_2F_1$ ,  $C_2F_2$  deren Kinder und Enkel,  $P_1C_1$ ,  $P_2C_1$  die Kollateralen der Eltern,  $P_2C_1$ ,  $P_2C_2$  die Kollateralen der Großeltern.

Die Verbindungslinien der Verwandtschaftsgrade mit identischer Zusammensetzung und identischen Durchschnittsmaßen verlaufen also bei vermischender Vererbung im allgemeinen parallel zur genealogischen Symmetrielinie  $TC_1C_2C_3$ , bei alternativer Vererbung aber in Ordinaten auf dieselbe.

Sind nun die Bastarde streng intermediär, so ergibt sich bei einfacher Vermischung eine große Reihe weiterer absoluter Ähnlichkeiten, während bei alternativer Vererbung nur die Geschwister den Eltern und Kindern ähnlich werden. Dies ist durch Diagramm 3 und 4 versinnbildlicht, wobei alle Verwandtschaftsgrade identische Maße aufweisen, welche durch ein und denselben verstärkten Linienzug direkt oder indirekt verbunden sind. Hier erscheint die Wirkung der Vermischung erst recht asymmetrisch, die der alternativen Vererbung bleibt symmetrisch.

Von besonderer Bedeutung ist, daß bei einfacher Vermischung niemals eine Identität zwischen Eltern und Kindern bestimmter Individuen oder zwischen deren Elterngeschwistern und Geschwisterkindern eintreten kann, während sie bei rein alternativer Vererbung vorhanden ist. Hierin liegt eine Möglichkeit der Untersuchung der Frage, inwieweit der alternierenden Vererbung bestimmter Eigenschaft ein Anflug von Vermischung anhaftet.

Wirkung der Vererbung

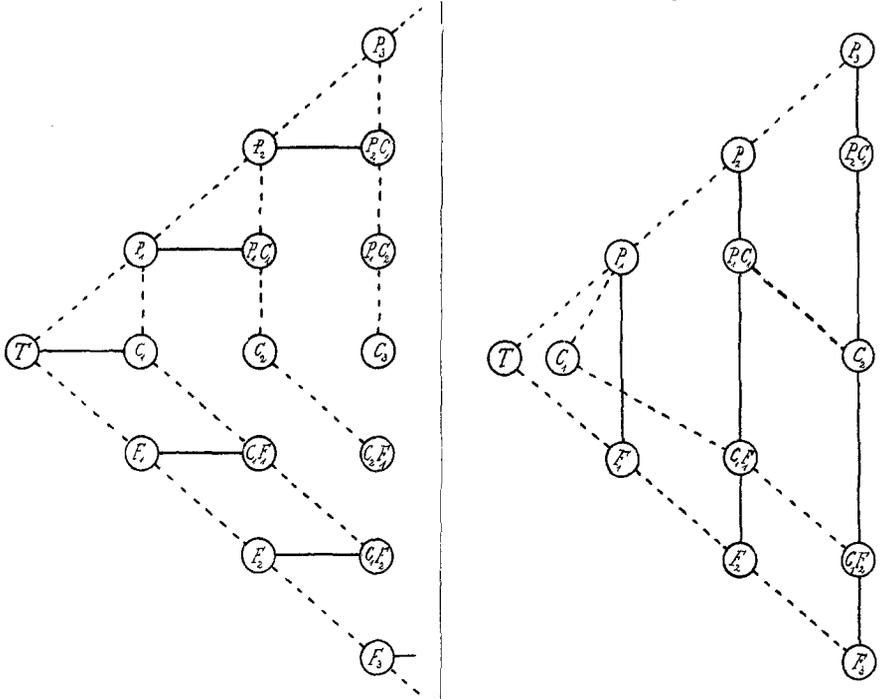
vermischenden

alternativen

Diagramm I

a) überhaupt

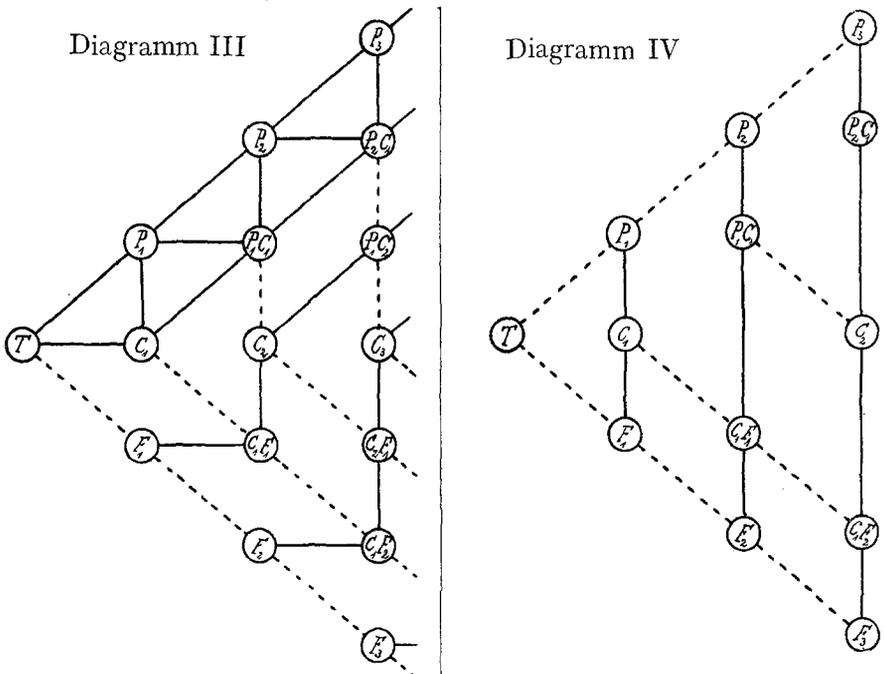
Diagramm II



b) bei intermediären Bastarden

Diagramm III

Diagramm IV

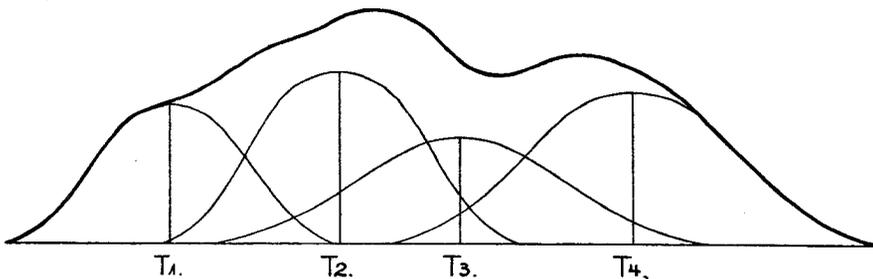


Von Wichtigkeit für die Ermittlung von Vererbungsgesetzen erscheint nach allem nicht das Maß der einzelnen Korrelationen, sondern der Vergleich der Maße verschiedener Verwandtschaftsgrade.

Wie nun bereits eingangs erwähnt, ist die Spaltung der Merkmale meist keine vollkommene, sondern es findet stets ein wenn auch geringer Grad von Vermischung statt. Dies muß dazu führen, daß bei den einzelnen Eigenschaften die genealogische Verteilung der Individuen und die Durchschnittsmaße eine Mischung der Wirkung beider Vererbungsprinzipien darstellen. Man kann daher keine absolute Identität bestimmter Verwandtschaftsgrade in bezug auf Zusammensetzung und Maß erwarten, sondern nur eine näherungsweise, wenn die Beimischung des einen Vererbungsprinzips zum andern nur in geringen Dosen erfolgt. Man kann daher nur den Nachweis der Vorherrschaft bestimmter Vererbungsprinzipien erwarten und darf sich nicht wundern, wenn der Nachweis eines bestimmten Prinzips auf Schwierigkeiten stößt, die mit dem Zufall nichts zu tun haben.

#### 4. Der Einfluß der äußeren Umstände auf die Wirkung von Vererbungsgesetzen.

Während bis jetzt die Wirkung verschiedener Vererbungsprinzipien ohne Rücksicht auf die Möglichkeit einer Modifikation der Typen durch äußere Umstände behandelt wurde, erhebt sich nunmehr die Frage, ob und inwieweit die charakteristischen Wirkungen verschiedener Vererbungsprinzipien durch den Einfluß äußerer Umstände verschleiert



werden können. Infolge dieses Einflusses können die Angehörigen eines und desselben Typus verschieden starke Abweichungen von dem normalen Maß dieses Typus aufweisen. Denkt man sich die Abweichungen verschiedener Typen durch eine Anzahl nebeneinander stehender Fehlerkurven veranschaulicht (Fig. 5), deren Gipfelpunkte jeweils

eine dem normalen Maße jedes Typus  $T_1, T_2, T_3, T_4$  entsprechende Abscisse haben, so würden diese Fehlerkurven übereinander greifen und man muß damit rechnen, daß eine Gruppe von Individuen mit ein und demselben beobachteten Maß sich aus Angehörigen verschiedener Typen zusammensetzt, welche verschieden starke Modifikationen ihrer erblichen Anlage darstellen. Es fragt sich nun, ob die Untersuchung der Verwandtschaft solcher Gemische verschiedener Typen die charakteristischen Erscheinungen der Vererbungsprinzipien ebenso ergibt wie die Untersuchung bestimmter einzelner Typen.

Diese Frage ist zu bejahen. Für die Beschaffenheit der Verwandtschaft eines einzelnen Individuums kommt nicht das Maß seiner fälligen Modifikation, sondern lediglich seine erbliche Anlage in Betracht, verschieden starke Modifikationen desselben Typus müssen daher, sofern nur das statistische Material ausreichend groß ist, dieselbe Beschaffenheit ihrer Verwandtschaft aufweisen. Die im vorigen Kapitel geschilderten charakteristischen Unterschiede zwischen der einfachen Vermischung und alternativen Vererbung bleiben also für verschiedene Modifikationen eines Typus bestehen und auch eine Summation von verschiedenen Individuen, die verschiedene Typen angehören, kann diese Unterschiede nicht verwischen.

Liegt also einfache Vermischung vor, und ist das Maß sowohl der Eltern wie der Elterngeschwister eines Typus  $T_1 = E_1$ , das der entsprechenden Verwandten eines Typus  $T_2 = E_2$  usw., so würde eine aus  $x$  Angehörigen des Typus  $T_1$  und  $y$  Angehörigen des Typus  $T_2$  bestehende Gruppe als Eltern  $x E_1 + y E_2$ , als Elterngeschwister ebenfalls  $x E_1 + y E_2$  ergeben, die charakteristischen Beziehungen zwischen Eltern und Elterngeschwistern bei einfacher Voraussetzung werden also durch Zusammenfassung der verschiedenen Typen nicht gestört.

Sind ebenso bei alternierender Vererbung Eltern und Kinder eines Typus  $T_m P_m = F_m$ , eines Typus  $T_n P_n = F_n$ , so haben  $x$ -Individuen von Typus  $T_m$  und  $y$ -Individuen von Typus  $T_n$  zusammen als Eltern  $x P_m + y P_n$  und als Kinder  $x F_m + y F_n$  und es ergibt sich ohne weiteres, daß

$$x P_m + y P_n = x F_m + y F_n$$

sein muß, wenn  $P_m = F_m$  und  $P_n = F_n$ .

Man erhält also dieselben Beziehungen zwischen den Durchschnittsmaßen verschiedener Verwandtschaftsgrade, gleichgültig, ob ein Einfluß äußerer Umstände vorliegt oder nicht, und gleichgültig, ob Individuen eines und desselben Maßes einem oder mehreren Typen angehören.

Alteriert werden jedoch die Korrelationen. Stellt nämlich das Durchschnittsmaß der in einer Gruppe von gleichem Maße  $M$  vereinigten Modifikationen von verschiedenen Typen den Wert  $T$ , also  $M-T$  die durchschnittliche Abweichung der Individuen,  $P$  das Durchschnittsmaß eines beliebigen Verwandtschaftsgrades,  $G$  das Maß der Generation dar, so erhält man als Abweichung des Maßes  $M$ :

$$\text{Abweichung der Verwandten:} \quad \begin{array}{r} M-G \\ P-G \end{array}$$

und  $\frac{P-G}{M-G}$  stellt die Korrelation aller Individuen des gleichen beobachteten Maßes  $M$  dar und da dieser Ausdruck den Wert  $M$  enthält, so werden die Korrelationen abhängig von dem Werte der durchschnittlichen Abweichung der Individuen gleichen Maßes von ihrer erblichen Norm, während die Durchschnittsmaße der Verwandtschaft nicht davon abhängig werden.

Sind nun z. B. bei alternativer Vererbung und allgemein intermediären Bastarden die Eltern und Kindern der Individuen vom Maße  $M$

$$P = \frac{T+G}{2}, \text{ so erhält man als Korrelation den Wert } \frac{\frac{T+G}{2} - G}{M-G} \text{ oder}$$

$$\text{nach Umformung} = \frac{1}{2} \cdot \frac{T-G}{M-G}$$

und diese Korrelation ist, da  $M$  von  $T$  verschieden, nicht  $= \frac{1}{2}$ , wie es die reine Theorie der alternativen Vererbung erfordern würde. Ebenso ergibt sich auch für die Geschwister bei alternierender Vererbung und intermediären Bastarden das Maß  $C_1 = P_1 = \frac{T+G}{2}$  und somit die

$$\text{Korrelation der Geschwister ebenfalls} = \frac{1}{2} \cdot \frac{T-G}{M-G}.$$

Ebenso wird die Korrelation der  $r$ ten Ahnen allgemein  $= \frac{1}{2^{r-1}} \cdot \frac{P-G}{M-G}$  und bei allgemein intermediären Bastarden somit nicht, wie der Theorie entspräche  $= \frac{1}{2^{r-1}}$ .

Es stellen aber auch unter der Wirkung der äußeren Umstände die Korrelationen der Ahnen eine geometrische Reihe dar.

Die Beziehungen zwischen den Korrelationen verschiedener Verwandtschaftsgrade werden also ebenso wenig verändert wie die Durchschnittsmaße der Verwandtschaft selbst, wohl aber wird der absolute Wert der Korrelationen durch den Einfluß der äußeren Umstände alteriert, und hieraus geht ohne weiteres hervor, daß der absolute Wert

einer einzelnen Korrelation weder über das Vorhandensein eines bestimmten Vererbungsprinzips, noch speziell bei alternativer Vererbung über den Grad der Praevalenz bestimmter Merkmale über andere entscheiden kann.

Es spricht also der Umstand z. B., daß GALTON die Korrelation der Eltern wie die der Kinder in bezug auf die Körpergröße je  $= \frac{1}{3}$  fand, entschieden für Bestehen der alternativen Vererbung bei der Körpergröße, es läßt sich hingegen aus der starken Abweichung dieses Mittels vom Wert  $\frac{1}{2}$  nicht der Schluß ziehen, daß etwa große Typen der Körpergröße über kleine völlig dominieren, und ebenso wenig spricht die Tatsache, daß PEARSON später die Korrelation  $= \frac{1}{2}$  fand, für intermediäre Bastarde bei der Körpergröße. Wohl aber scheint der Unterschied zwischen der Korrelation der Eltern und Geschwister, den GALTON und PEARSON fand, zunächst dafür zu sprechen, daß tatsächlich ein Dominieren bestimmter Anlagen der Körpergröße stattfindet.

Die Modifikation der erblichen Anlagen durch die äußeren Umstände ist also nicht ohne weiteres imstande, die Wirkung bestimmter Vererbungsprinzipien zu verschleiern.

Es ergibt sich nun weiterhin die Möglichkeit, aus dem Vergleich der Beschaffenheit der Eltern und Kinder einerseits, der Geschwister andererseits den wahren Durchschnittstypus der in einem Maße vereinigten Individuen und damit den Grad ihrer Abweichung festzustellen.

Es sind nämlich bei alternativer Vererbung die Geschwister  $C_1 = \frac{1}{4}(T + G + 2 P_1)$ , und somit ist  $T = 4 C_1 - 2 P_1 - G$  und da  $M, P_1, C_1$  und  $G$  bekannte Größen sind, so gibt sich diese durchschnittliche Abweichung der Individuen vom Maße  $M$  vom Durchschnittstypus  $T = M - 4 C_1 + G + 2 P_1$ .

Mit der Möglichkeit des Maßes von  $T$  bei jeder einzelnen beobachteten Modifikation  $M$  ist nun die weitere Möglichkeit gegeben, festzustellen, inwieweit die Variabilität einer Eigenschaft durch den Einfluß der äußeren Umstände erhöht wird. Hierin liegt also auch ein Mittel zur indirekten Feststellung der direkt nicht ermittelbaren erblichen Variabilität einer Eigenschaft. Dieser Gegenstand ist im zweiten Teil meiner Arbeit eingehend behandelt.

Das Hauptergebnis ist folgendes:

Stellt  $C_y$  die Geschwister,  $P_y$  die Eltern (oder Kinder) einer Modifikation  $M_y$  dar, deren relative Häufigkeit  $= m_y$  sei, und  $T_x$  einen

erblichen Einzeltypus von der Häufigkeit  $n_x$ , so ist die direkt beobachtete Gesamtvariabilität der Modifikationen  $M_0$  bis  $M_t$

$$V = \sqrt{\left\{ \sum_0^t (m_y M_y^2) - G^2 \right\}}$$

ihr auf der Verteilung der erblichen Typen beruhende Anteil

$$E = \sqrt{\sum_1^s n_x T_x^2 - G^2} = \sqrt{\left\{ 4 \sum_0^t m_y M_y C_y + 2 \sum_0^t m_y M_y P_y - 2 G^2 \right\}}$$

und ihr auf der Wirkung äußerer Umstände beruhende Anteil

$$Z = \sqrt{\left\{ \sum_0^t m_y M_y (M_y - 4 C_y + 2 P_y) + G^2 \right\}}$$

wobei  $V^2 = E^2 + Z^2$ .

Die in diesen Formeln vorkommenden Werte lassen sich alle (mit

Ausnahme von  $\sqrt{\sum_1^s n_x T_x^2}$  direkt beobachten.

Der Vergleich von  $E$  und  $Z$  läßt erkennen, welcher Faktor die beobachtete Variabilität der Modifikationen stärker beeinflußt, der endogene (erbliche) oder der exogene, auf der Wirkung äußerer Umstände beruhende.

Bei vermischender Vererbung erhält man noch einfachere Formeln, hier ist  $T_x = C_x$  und hieraus ergibt sich

$$E = \sqrt{\sum_0^t m_y M_y C_y - G^2}$$

$$Z = \sqrt{\sum_0^t m_x M_y (M_y - C_y)}$$

Wo auch eine Erbschaft der äußeren Umstände stattfindet, wie bei sozialen Eigenschaften, ergibt die Formel für  $E$  ein Maximum, die für  $Z$  ein Minimum.

Bei kompliziertem Polybybridismus treffen die Formeln für  $E$  und  $Z$  nicht genau zu, es läßt sich jedoch das Maximum ihres Fehlers bestimmen.

Die Richtung der Praevalenz läßt sich auch trotz des Einflusses der äußeren Umstände bestimmen. Es ist nämlich bei einfacher Vermischung

$$\text{gleichzeitig} \quad \sum_0^t m_y M_y P_x \lesseqgtr \sum_0^t m_y M_y C_y \text{ und}$$

$$\sum_0^t m_y M_y F_y \gtrless \frac{1}{2} \sum_0^t m_y M_y C_y + \frac{1}{2} G^2$$

hingegen bei alternativer Vererbung

$$\sum_0^t m_y M_y P_y \text{ und } \sum_0^t m_y M_y F_y \gtrless \sum_0^t m_y M_y C_y$$

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

### 5. Fehlerquellen.

Während der Einfluß der äußeren Umstände von verhältnismäßig untergeordneter Bedeutung ist, können eine Reihe von nicht zufälligen Faktoren die einfachen Wirkungen bestimmter Vererbungsprinzipien erheblich stören.

Hierher gehören einmal zeitliche Veränderungen in der Beschaffenheit der Generationen, die namentlich die Identität von Ahnen und Nachkommen bei alternativer Vererbung stören können. Das Vorhandensein solcher Störungen ist leicht festzustellen.

Weiterhin ist es ein Unterschied, ob sich die Panmixie auf die Gesamtheit aller Geborenen oder lediglich auf die überhaupt zur Zeugung gelangenden Erwachsenen bezieht. Ferner kommt eine Reihe von Erscheinungen in bestimmten Altersklassen häufiger vor als in anderen, in solchen Fällen kann der Vergleich der Eltern mit den Kindern bestimmter Typen keine identische Zahlen ergeben. Hier wird sich die Untersuchung auf solche Verwandtschaftsgrade erstrecken müssen, welche Individuen aller Altersklassen umfassen, wie z. B. Elterngeschwister und Geschwisterkinder, oder sie muß auf ein bestimmtes Alter beschränkt werden.

Endlich können Unterschiede in der Geburtnzahl oder in der Lebensfähigkeit der Nachkommen verschiedener Typen, ebenso auch Unterschiede in der Häufigkeit der Wanderungen erhebliche Störungen verursachen. Eine exakte Untersuchung der Vererbung beim Menschen wird nachweisen müssen, daß diese Einflüsse keine erhebliche Rolle spielen, oder die Größe der Wirkung solcher Einflüsse berechnen müssen.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

Es hat sich ergeben, daß Panmixie zu charakteristischen Ergebnissen bezüglich der Wirkung bestimmter Vererbungsprinzipien führt, und zwar sowohl bezüglich der Zusammensetzung ganzer Generationen, wie der Zusammensetzung, Durchschnittsmaße und Korrelationen der Verwandtschaft bestimmter Typen und Gruppen. Für die Feststellung des wesentlich wirksamen Prinzips sind Beziehungen zwischen verschiedenen Verwandtschaftsgraden charakteristisch. Für die alternative Vererbung ist die identische Beschaffenheit der Verwandtschaftsgrade gleichen Abstands in Deszendenz und Aszendenz charakteristisch, für intermediäre Bastarde bei alternativer Vererbung eine Identität der Durchschnittsmaße von Eltern, Kindern und Geschwistern. Abweichungen der Durchschnittsmaße der Eltern und Kinder einerseits von denen der Geschwister andererseits weisen auf Bestehen eines Praevalenzverhältnisses hin. Die Untersuchung der Geschwister ist also von wesentlicher Bedeutung. Jedoch kann der dominierende Charakter nur durch Untersuchung der relativen Häufigkeit und Wiederkehr bestimmter Formen in ihrer eigenen Verwandtschaft bestimmt werden.

Zwischen Monohybridismus und einfachem Polyhybridismus ergibt die Untersuchung von Durchschnittsmaßen allein keinerlei Kriterium, wohl aber für komplizierten Polyhybridismus.

Der Berechnung der Korrelationen kommt keine besondere Bedeutung zu, insbesondere ist keine bestimmte Ziffer der Korrelationen für irgend einen Grad der Praevalenz charakteristisch.

Der modifizierende Einfluß der äußeren Umstände allein kann die charakteristische Wirkung bestimmter Vererbungsprinzipien nicht verschleiern. Dies ist vielmehr nur der Fall, wenn auch eine Erbschaft der äußeren Lebensbedingungen stattfindet. Dies ist namentlich für soziale Erscheinungen wie die Tuberkulose von Bedeutung.

Der Anteil erblicher und äußerer Faktoren an der Variabilität der beobachteten Modifikationen ist meßbar.

Andere Fehlerquellen sind auszuschließen oder auf ihre Wirkung zu prüfen.

Die Beziehungen zwischen den Durchschnittsmaßen der Eltern, Kinder und Geschwister ermöglichen bei einfachem Polyhybridismus und Monohybridismus die Feststellung des Einflusses der äußeren Umstände auf die Variabilität einer Eigenschaft und die Bestimmung ihrer erblichen Variabilität.

Damit ist die Hauptfrage, welche die Untersuchung sich gestellt hat, in bejahendem Sinne zu beantworten. Es ist möglich, mit Hilfe

statistischer Untersuchung auch beim Menschen das Bestehen bestimmter Vererbungsprinzipien festzustellen, sofern sich die Untersuchung auf eine genügende Anzahl von Generationen und Verwandtschaftsgraden erstreckt. Es darf aber von der Untersuchung rein meristischer Eigenschaften nicht mehr erwartet werden, als die Feststellung des Vererbungsprinzips im allgemeinen und die Feststellung eines Bestehens und der Richtung eines Praevalenzverhältnisses. Hingegen läßt sich im allgemeinen ohne weitere Voraussetzungen weder der Grad eines bestehenden Praevalenzverhältnisses, noch die Zahl der in Betracht kommenden Typen und Merkmalsreihen auf Grund von Durchschnittswerten allein feststellen, zu ersterem ist vielmehr die ungefähre Kenntnis der Verteilung der Typen nötig. Im ganzen sind also den Erfolgen der statistischen Forschung beim Menschen engere Grenzen gezogen als denen der experimentellen Biologie. Die Beschaffung des Materials für den Nachweis von Vererbungsgesetzen beim Menschen wird wesentlich Sache der Zukunft sein, da es bis jetzt fast nirgends möglich ist, ganze Generationen und namentlich mehrere Generationen zu untersuchen.

Im Übrigen sei auf eine in kurzer Zeit erscheinende Arbeit über die alternative Vererbung bei den Mehrlingsgeburten des Menschen verwiesen. (Archiv für Rassen und Gesellschaft Biologie 1909.)

Eine wesentliche Förderung kann jedoch auch die statistische Erforschung der Vererbung beim Menschen erfahren, wenn es ermöglicht wird, bestimmte Eigenschaften und Anlagen in ihre Faktoren zu zerlegen und diese durch bestimmte leicht erfaßbare Stigmata zu charakterisieren.

Immerhin lehren bereits die bisherigen statistischen Untersuchungen, daß der alternativen Vererbung beim Menschen eine weitgehende Bedeutung zukommt, und dieser Erfolg darf zu weiterer Inangriffnahme des schwierigen Gebietes veranlassen. Notwendig ist dazu vor allem aber eine exakte Fragestellung.

---