

Die Erfolgsaussichten von Auslesemaßnahmen im Kampf gegen die Erbkrankheiten¹⁾.

Von Otfried Mittmann in Berlin.

Bei der mathematischen Behandlung biologischer Fragen ist es nicht möglich, die lebendige Wirklichkeit mit photographischer Treue in Formeln zu kleiden. Man ist gezwungen, Einschränkungen gegenüber der Wirklichkeit zu machen und unter bestimmten Voraussetzungen zu rechnen. Es ist klar, daß die hierbei erhaltenen Ergebnisse von den gemachten Voraussetzungen abhängen und nicht ohne weiteres auf Fälle der Wirklichkeit übertragbar sind, denen andere Voraussetzungen zugrunde liegen. So gelangt man wahrscheinlich zu falschen Ergebnissen, wenn man aus einer Vielzahl praktisch auftretender Fälle einen extrem gelagerten Fall herausgreift und an Hand dieses Extremfalles eine Beurteilung des Allgemeinfalles durchführt, ohne zu untersuchen, ob der betreffende Extremfall wenigstens ungefähr ein Allgemeinbild der Wirklichkeit vermittelt. Noch fragwürdiger sind die Ergebnisse, wenn man Fälle heranzieht, die praktisch überhaupt nicht verwirklicht sind.

Man pflegt leider mit einem derartig unsauberen Verfahren zu arbeiten, wenn es sich darum handelt, ein Urteil über den Wert des deutschen Gesetzes zur Verhütung erbkranken Nachwuchses in die Welt zu setzen. Es soll im folgenden kurz gezeigt werden, wie die Dinge liegen und welche Extremfälle man sich auszusuchen pflegt, um ein möglichst ungünstiges Urteil über den Wert der deutschen Auslesemaßnahmen zu gewinnen.

Wir wollen die Erfolgsaussichten der augenblicklich durchgeführten Auslesemaßnahmen nur für die Erbgänge erörtern, die für Erbkrankheiten in erster Linie zu erwarten sind, nämlich für die Vererbung mittels eines mendelnden Anlagepaares A/a . Dabei möge die Erbkrankheit durch die Anlage A bedingt sein, während a die gesunde Anlage sein soll.

Ist die Anlage A völlig dominant über a , dann zeigen die Spalterbigen Aa dieselben Erscheinungsformen wie die Reinerbigen AA . Beide zusammen bilden die Gruppe der erscheinungsbildlich Kranken. Ist die Anlage A völlig rezessiv gegenüber a , dann gehören lediglich die Reinerbigen AA zu den Kranken, und die Spalterbigen Aa zeigen sämtlich die Erscheinungsform „gesund“, ebenso wie die Reinerbigen aa . Bei den zwischen vollständiger Dominanz und vollständiger Rezessivität liegenden Erbgängen gehören die Spalterbigen nur zum Teil zu den Kranken; wir reden dann von teilweiser Dominanz der Anlage A . Wir wollen im folgenden alle Erbgänge von der vollständigen Dominanz bis zur vollständigen Rezessivität in Betracht ziehen.

Die verschiedenen Möglichkeiten, die bei der Gattentwahl auftreten können, wollen wir unter Zugrundelegung des einfachen Zwiefalles betrachten, daß zwei verschiedene Klassen auftreten und zur Paarung kommen, nämlich die Klasse der Kranken und die Klasse der Ge-

¹⁾ Aus dem mathematischen Seminar der Universität Berlin.

sunden. Bei der Paarung zwischen diesen beiden Klassen sollen alle Möglichkeiten Berücksichtigung finden, die von der zufallsmäßigen Gattenwahl (Panmixie) angefangen bis zur stärksten gegenseitigen Bevorzugung gleichklassiger Einzelwesen vorkommen können. Gegenüber der Wirklichkeit bedeutet das natürlich eine Einschränkung. Denn in Wirklichkeit sind nicht nur zwei Erscheinungsformen vorhanden, sondern neben den schwersten Erscheinungsformen der Krankheit und den besten Erscheinungsformen der Gesundheit gibt es noch eine Vielzahl der verschiedensten Übergangsformen, die bei der Gattenwahl von Bedeutung sind. In Wirklichkeit ist also die Zahl der zur Paarung kommenden Klassen größer als zwei. — Die Zahl der zur Paarung kommenden Klassen wird weiter dadurch erhöht, daß auch die Verwandtschaft des Ehepartners einen Einfluß auf die Gattenwahl ausüben wird.

Bei der Auslese wollen wir genau so wie bei der Gattenwahl die Voraussetzung machen, daß nur zwei erscheinungsbildliche Klassen vorhanden sind. Wir rechnen mit einer Zweiklassen-Auslese. Alle Angehörigen einer Klasse sollen sich mit derselben Stärke fortpflanzen. Es sollen also nur zwei Fortpflanzungsstärken möglich sein, und das Einzelwesen hat je nach seiner Klassenzugehörigkeit die erste oder die zweite Fortpflanzungsstärke. Gegenüber der Wirklichkeit bedeutet das auch eine Einschränkung. Denn in Wirklichkeit sind die Auslesemaßnahmen besser der Erscheinungsform angepaßt. Es werden z. B. diejenigen Gesunden, die an der Grenze zwischen gesunder und kranker Erscheinungsform liegen, nicht in gleicher Weise zur Fortpflanzung der Bevölkerung herangezogen wie die übrigen Gesunden, und noch weniger werden diese Gesunden so bevorzugt behandelt werden wie die hochwertig Gesunden. In der Wirklichkeit sind also auch bei der Auslese mehr als zwei Klassen vorhanden, wobei die Auslesemaßnahmen der Erscheinungsform besser angepaßt sind als bei der groben Zweiklassen-Einteilung. — In der Wirklichkeit werden die Auslesemaßnahmen außerdem auch noch der erbmäßigen Beschaffenheit des Einzelwesens besser angepaßt, indem man die Verwandtschaft des Einzelwesens berücksichtigt und solche Gesunde bei der Fortpflanzung benachteiligt, deren nähere Verwandtschaft einen Krankheitsfall aufweist.

Wenn wir somit rechnerisch in mehreren Hinsichten Vereinfachungen gegenüber der Wirklichkeit vornehmen, so werden wir uns aber dennoch Klarheit darüber verschaffen, was diese Einschränkungen für die erhaltenen Ergebnisse bedeuten.

Wandlungen einer Bevölkerung bei auslesefreier Fortpflanzung.

Um den Erfolg von Auslesemaßnahmen festzustellen, müssen wir zunächst untersuchen, wie die Zusammensetzung einer Bevölkerung geartet ist, ehe die Auslesemaßnahmen einsetzen. Wir wollen daher zunächst verfolgen, welche Wandlungen eine Bevölkerung bei auslesefreier Fortpflanzung durchmacht.

Wird die betrachtete Erbkrankheit durch ein Anlagenpaar A/a bedingt, dann hat ein Mitglied der Bevölkerung entweder die Erbbeschaffenheit AA oder die Erbbeschaffenheit Aa oder die Erbbeschaffenheit aa .

Unter den Zygoten oder befruchteten Eizellen kommen die Reinerbigen AA mit der Wahrscheinlichkeit z_0 vor, die Spalterbigen Aa mit der Wahrscheinlichkeit z_1 und die Reinerbigen aa mit der Wahrscheinlichkeit z_2 . Für die aufgewachsenen Einzelwesen, die zur Fortpflanzung kommen, seien die Wahrscheinlichkeiten entsprechend Z_0 , Z_1 und Z_2 . Bei auslesefreier Fortpflanzung ist natürlich $z_0 = Z_0$, $z_1 = Z_1$ und $z_2 = Z_2$.

Die Wahrscheinlichkeit der Anlage A . Bezeichnen wir die Wahrscheinlichkeit der A -Anlage unter den Zygoten mit p , die Wahrscheinlichkeit der a -Anlage mit $q = 1 - p$, so drückt sich die Wahrscheinlichkeit der A -Anlage folgendermaßen durch die Zygotenwahrscheinlichkeiten aus:

$$p = z_e + \frac{1}{2} z_s.$$

Die Wahrscheinlichkeit einer A -Anlage unter den Zygoten der nächstfolgenden Generation ist gegeben durch die Wahrscheinlichkeit der A -Anlage unter denjenigen Anlagen, die von der Ausgangsgeneration an die nächstfolgende Generation weitergegeben werden. Es ist also die Wahrscheinlichkeit der A -Anlage unter den Zygoten der nächstfolgenden Generation

$$\bar{p} = Z_e + \frac{1}{2} Z_s.$$

Da bei auslesefreier Fortpflanzung $Z_e = z_e$, $Z_s = z_s$ und $Z_r = z_r$, so wird

$$\bar{p} = Z_e + \frac{1}{2} Z_s = z_e + \frac{1}{2} z_s = p.$$

Es gilt

Satz 1: Bei auslesefreier Fortpflanzung bleibt die Wahrscheinlichkeit der Erbanlage A gleich.

Die Zygotenwahrscheinlichkeiten aber bleiben trotz auslesefreier Fortpflanzung im allgemeinen nicht gleich. Um dies klarzustellen, suchen wir die Beziehungen auf, die zwischen den Zygotenwahrscheinlichkeiten z_e, z_s, z_r einer Generation und den Zygotenwahrscheinlichkeiten $\bar{z}_e, \bar{z}_s, \bar{z}_r$ der nächstfolgenden Generation bestehen. Da das Zustandekommen der Zygoten der neuen Generation davon abhängig ist, wie die Gattenwahl in der Ausgangsgeneration getätigt wird, und die Gattenwahl wiederum vom Erscheinungsbild abhängt, müssen wir vorerst betrachten, wie sich die erscheinungsbildliche Zusammensetzung einer Bevölkerung durch ihre erbmäßige Zusammensetzung ausdrückt.

Erscheinungsbildliche und erbmäßige Zusammensetzung der Bevölkerung. Die erbmäßige Zusammensetzung einer Bevölkerung ist gegeben durch die Verteilung der Zygoten AA , Aa und aa , also durch die Zygotenwahrscheinlichkeiten z_e, z_s und z_r . Folgt die betreffende Krankheit dem rezessiven Erbgang, so weist die Erbbeschaffenheit Aa dieselben Erscheinungsformen auf wie die Erbbeschaffenheit aa , und dann setzt sich die Klasse der Kranken nur aus den Einzelwesen mit der Erbbeschaffenheit AA zusammen (Abb. 1a). Es ist die Wahrscheinlichkeit der Kranken dann gegeben durch $z_1 = z_e$. Folgt die Krankheit dem dominanten Erbgang, so weist die Erbbeschaffenheit Aa dieselben Erscheinungsformen auf wie die Erbbeschaffenheit AA , und es setzt sich die Klasse der Kranken aus den Einzelwesen mit der Erbbeschaffenheit AA und den Einzelwesen mit der Erbbeschaffenheit Aa zusammen (Abb. 1c). Die Wahrscheinlichkeit der Kranken ist dann gegeben durch $z_1 = z_e + z_s$. Folgt die betreffende Krankheit einem teilweise dominanten Erbgang, so setzt sich die Klasse der Kranken aus allen Einzelwesen mit der Erbbeschaffenheit AA und aus dem Bruchteil λ der Einzelwesen mit der Erbbeschaffenheit Aa zusammen (Abb. 1b). Die Wahrscheinlichkeit der Kranken ist nun gegeben durch $z_1 = z_e + \lambda z_s$. Entsprechend ist die Wahrscheinlichkeit der Gesunden gegeben durch $z_2 = z_r + (1 - \lambda) z_s$. Wenn λ alle Werte von Null bis Eins durchläuft, dann erhalten wir für alle Erbgänge von der vollständigen Rezessivität bis zur vollständigen Dominanz die Beziehungen, die zwischen der erbmäßigen und der erscheinungsbildlichen Zusammensetzung der Bevölkerung möglich sind. Für einen beliebigen teilweise

dominanten Erbgang drückt sich also die erscheinungsbildliche Zusammensetzung der Bevölkerung (die Wahrscheinlichkeiten der beiden erscheinungsbildlichen Klassen) folgendermaßen durch die erbmäßige Zusammensetzung (die Wahrscheinlichkeiten der drei Zygoten) aus:

$$(1) \quad \begin{aligned} z_1 &= z_e + \lambda z_s, \\ z_2 &= z_r + (1 - \lambda) z_s, \end{aligned}$$

wobei $0 \leq \lambda \leq 1$, ferner $z_e + z_s + z_r = 1$ und $z_1 + z_2 = 1$. Es bedeutet $\lambda = 0$ das Vorliegen des rezessiven Erbgangs, $\lambda = 1$ das Vorliegen des dominanten Erbgangs, und $0 < \lambda < 1$ bedeutet das Vorliegen eines dazwischen einzureihenden teilweise-dominanten Erbgangs.

Das für die z -Größen Gesagte gilt selbstverständlich genau so für die Z -Größen.

Die Gattenwahl. Bei der Gattenwahl sehen wir die genannte Zwei-Klassen-Einteilung des Erscheinungsbildes voraus. Klasse 1 sei die Klasse der erscheinungsbildlich Kranken, und Klasse 2 sei die Klasse der erscheinungsbildlich Gesunden. Wir wollen alle Möglichkeiten in Betracht ziehen, die von der zufällmässigen Gattenwahl angefangen bis zur stärksten Bevorzugung gleichklassiger Einzelwesen auftreten können. Bezeichnen wir die Wahrscheinlichkeit einer Ehe (1) \times (1) mit E_{11} , die Wahrscheinlichkeit einer Ehe (1) \times (2) mit E_{12} und die Wahrscheinlichkeit einer Ehe (2) \times (2) mit E_{22} , so ist bei zufällmässiger Gattenwahl

$$\begin{aligned} E_{11} &= Z_1^2, \\ E_{12} &= 2Z_1Z_2, \\ E_{22} &= Z_2^2. \end{aligned}$$

Bei stärkster gegenseitiger Bevorzugung gleichklassiger Einzelwesen kommen nur die Ehen (1) \times (1) und (2) \times (2) vor, während die Ehe (1) \times (2) nicht vorkommt. Es ist dann

$$\begin{aligned} E_{11} &= Z_1, \\ E_{12} &= 0, \\ E_{22} &= Z_2. \end{aligned}$$

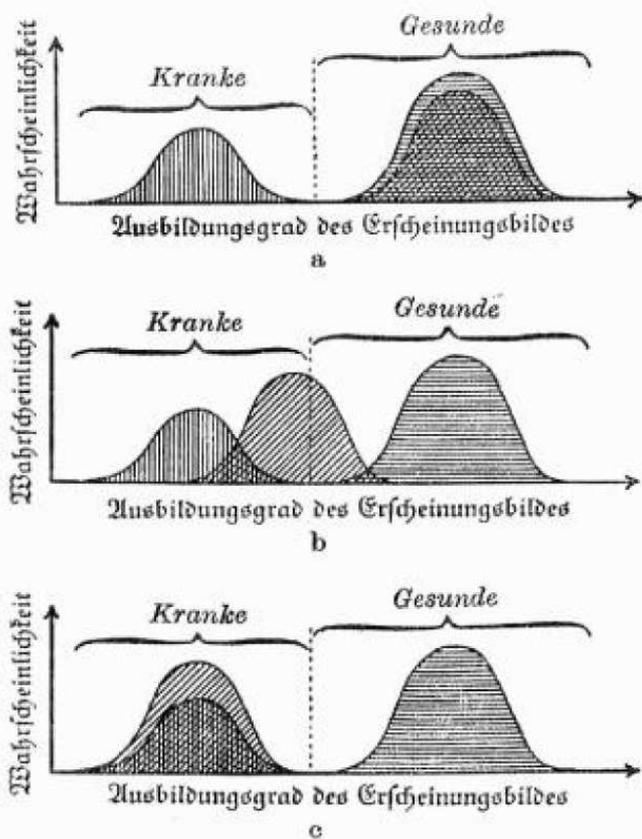


Abbildung 1.

Zerlegung der Wahrscheinlichkeitsverteilung einer einpaarig bedingten Erbkrankheit a) bei Rezessivität, b) bei teilweiser Dominanz, c) bei vollständiger Dominanz der Krankheitsanlage A.

Schraffierung:

Verteilung des Erscheinungsbildes von AA |||||,
Verteilung des Erscheinungsbildes von Aa //,/
Verteilung des Erscheinungsbildes von aa ≡≡≡.

Um alle dazwischen liegenden Möglichkeiten der Gattenwahl zu erfassen, führen wir die Größen β_{11} , β_{12} und β_{22} durch folgende Gleichsetzungen ein:

$$\begin{aligned} E_{11} &= Z_1^2 \left(1 + \beta_{11} \frac{1-Z_1}{Z_1} \right), \\ E_{12} &= 2 Z_1 Z_2 (1 - \beta_{12}), \\ E_{22} &= Z_2^2 \left(1 + \beta_{22} \frac{1-Z_2}{Z_2} \right). \end{aligned}$$

Sind alle β_{ij} gleich Null, dann herrscht zufallsmäßige Gattenwahl. Sind alle β_{ij} gleich Eins, dann haben wir den Fall stärkster Bevorzugung gleichklassiger Einzelwesen.

Da, wie man sofort einsehen kann, sein muß

$$\begin{aligned} Z_1 &= E_{11} + \frac{1}{2} E_{12}, \\ Z_2 &= E_{22} + \frac{1}{2} E_{12}, \end{aligned}$$

besteht Gleichheit zwischen den β_{ij} . Es ist $\beta_{11} = \beta_{12} = \beta_{22} = \beta$. Bei einer Zwei-Klassen-Gattenwahl lassen sich demnach alle Möglichkeiten der Gattenwahl durch Einführung einer Veränderlichen β erfassen:

$$(2) \quad \begin{aligned} E_{11} &= Z_1^2 \left(1 + \beta \frac{1-Z_1}{Z_1} \right), \\ E_{12} &= 2 Z_1 Z_2 (1 - \beta), \\ E_{22} &= Z_2^2 \left(1 + \beta \frac{1-Z_2}{Z_2} \right), \end{aligned}$$

wobei $0 \leq \beta \leq 1$, ferner $Z_1 + Z_2 = 1$ und $E_{11} + E_{12} + E_{22} = 1$.

$\beta = 0$ bedeutet zufallsmäßige Gattenwahl, $\beta = 1$ bedeutet stärkste Bevorzugung Gleichklassiger, und $0 < \beta < 1$ bedeutet eine dazwischen liegende Art der Gattenwahl.

Bei auslesefreier Fortpflanzung kommt hinzu, daß

$$(3) \quad \begin{aligned} Z_1 &= z_1, \\ Z_2 &= z_2. \end{aligned}$$

Die Entstehung der jungen Zygotengeneration. Wie in der Ausgangsgeneration, so kommen auch in der darauffolgenden jungen Zygotengeneration die drei Erbbeschaffheiten AA , Aa und aa vor. Eine AA -Zygote kann aus jeder der drei möglichen Ehen hervorgehen, sowohl aus der Ehe $(1) \times (1)$ wie aus der Ehe $(1) \times (2)$ wie aus der Ehe $(2) \times (2)$. Es ist nur notwendig, daß von jedem der beiden Eltern eine A -Anlage übermittelt wird. Die Wahrscheinlichkeit \bar{z}_e setzt sich daher aus der Summe der drei Ehwahrscheinlichkeiten E_{11} , E_{12} und E_{22} zusammen, deren jede noch mit der Wahrscheinlichkeit für die Entstehung einer AA -Zygote innerhalb der betreffenden Ehe multipliziert ist. Es wird, wenn wir mit p_1 die Wahrscheinlichkeit der A -Anlage innerhalb der Klasse 1 bezeichnen und mit p_2 die Wahrscheinlichkeit der A -Anlage innerhalb der Klasse 2, die Wahrscheinlichkeit einer AA -Zygote der jungen Generation

$$\bar{z}_e = E_{11} p_1^2 + E_{12} p_1 p_2 + E_{22} p_2^2.$$

Entsprechend wird die Wahrscheinlichkeit einer Aa -Zygote der jungen Generation

$$\bar{z}_e = E_{11} 2 p_1 q_1 + E_{12} (p_1 q_2 + p_2 q_1) + E_{22} 2 p_2 q_2,$$

und die Wahrscheinlichkeit einer aa -Zygote der jungen Generation wird

$$\bar{z}_r = E_{11} q_1^2 + E_{12} q_1 q_2 + E_{22} q_2^2.$$

Diese drei Zygotenwahrscheinlichkeiten formen wir um, indem wir E_{11} durch $Z_1 - \frac{1}{2} E_{12}$ ersetzen, ferner E_{22} durch $Z_2 - \frac{1}{2} E_{12}$ und schließlich auf Grund der Gleichungen (2) die Größe β einführen. Für die Zygotenwahrscheinlichkeiten der jungen Generation ergeben sich dann die Beziehungen

$$(4) \quad \begin{aligned} \bar{z}_e &= \bar{p}^2 + B, \\ \bar{z}_s &= 2 \bar{p} \bar{q} - 2 B, \\ \bar{z}_r &= \bar{q}^2 + B, \end{aligned}$$

wobei $\bar{p} = Z_e + \frac{1}{2} Z_s$ sowie $\bar{q} = Z_r + \frac{1}{2} Z_s$ und $B = \beta Z_1 Z_2 (p_1 - p_2)^2$. Für p_1 und p_2 gilt selbstverständlich, daß $p_1 > p_2$.

Bei auslesefreier Fortpflanzung ist hier außerdem hinzuzufügen, daß $Z_1 = z_1$ und $Z_2 = z_2$, ferner daß nach Satz 1 gilt $\bar{p} = p$ und $\bar{q} = q$.

Die Größe B ist gleich Null, wenn $\beta = 0$. Die Größe B ist positiv, wenn β positiv ist. Weiter sehen wir, daß B um so größer ist, je größer β ist. Wenn wir uns an die Bedeutung von β erinnern, so erhalten wir den

Satz 2: Bei zufällmässiger Gattenwahl ist die Wahrscheinlichkeit einer Zygote gleich dem Produkt aus den Wahrscheinlichkeiten der Anlagen, aus denen sich die betreffende Zygote zusammensetzt.

Ferner bekommen wir den

Satz 3: Je stärker die vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen bei der Gattenwahl ist, um so größer sind die Wahrscheinlichkeiten der reinerbigen Zygoten AA und aa und um so kleiner ist die Wahrscheinlichkeit der spalterbigen Zygote Aa . Hierbei ist die Zunahme für die AA -Zygoten dieselbe wie für die aa -Zygoten.

Die erbmäßige Wandlung der Bevölkerung im Laufe mehrerer Generationen. Aus Satz 2 folgt in Verbindung mit Satz 1 der

Satz 4: Bei zufällmässiger Gattenwahl und auslesefreier Fortpflanzung befinden sich die Zygotenwahrscheinlichkeiten von der jungen Generation ab in einem unveränderlichen Dauerzustand, wenn sie es nicht schon von der Ausgangsgeneration an sind.

Sie haben nämlich in der jungen Generation und in allen später kommenden Generationen die folgenden Werte:

$$(5) \quad \begin{aligned} \bar{z}_e &= p^2, \\ \bar{z}_s &= 2 p q, \\ \bar{z}_r &= q^2. \end{aligned}$$

In der Ausgangsgeneration können sie dieselben Werte haben. Sie können aber auch andere Werte haben. Es muß für sie nur gelten, daß $z_e + \frac{1}{2} z_s = p$ und $z_r + \frac{1}{2} z_s = q$. Es ist das der bekannte Hardy'sche Konstanzsatz für die Zygotenwahrscheinlichkeiten im Falle eines einpaarigen Erbgangs.

Findet bei der Gattenwahl eine vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen statt, dann erreichen die Zygotenwahrscheinlichkeiten keinen Dauerzustand, falls sich nicht schon die

Ausgangsgeneration im Dauerzustand befindet. Vielmehr streben die Zygotenwahrscheinlichkeiten erst im Verlaufe von unendlich vielen Generationen einsinnig einem Dauerzustand zu. — Dies gilt freilich nur theoretisch. Praktisch wird der Dauerzustand angenähert sehr schnell erreicht.

Um das einsinnige Streben der Zygotenwahrscheinlichkeiten nach einem Dauerzustand hin zu beweisen, stellen wir zunächst mit Hilfe der Gleichungen (4) fest, daß die Zygotenwahrscheinlichkeiten bei gleichbleibendem p nur von B abhängen, also nur von einer Veränderlichen. Wir brauchen also nur die einsinnige Veränderung einer der drei Zygotenwahrscheinlichkeiten nachzuweisen und haben damit dann auch denselben Nachweis für die andern beiden Zygotenwahrscheinlichkeiten geliefert. Wir wollen die Zygotenwahrscheinlichkeit z_s untersuchen. Wir wollen zeigen, daß $\frac{d\bar{z}_s}{dz_s} > 0$ ist.

Auf Grund der Gleichungen (4) ist bei auslesefreier Fortpflanzung

$$\bar{z}_s = 2pq - 2\beta z_1 z_2 (p_1 - p_2)^2.$$

Hier müssen wir z_1, z_2, p_1 und p_2 nur durch z_s ausdrücken. Nach (1) können wir z_1 durch $z_0 + \lambda z_s$ ersetzen und z_2 durch $z_r + (1 - \lambda) z_s$. Ferner ist leicht einzusehen, daß sich p_1 und p_2 folgendermaßen durch z_0, z_s und z_r ausdrücken:

$$p_1 = \frac{z_0 + \frac{1}{2} \lambda z_s}{z_0 + \lambda z_s}; \quad p_2 = \frac{\frac{1}{2} (1 - \lambda) z_s}{z_r + (1 - \lambda) z_s}.$$

Damit sind z_1, z_2, p_1 und p_2 durch z_0, z_s und z_r ausgedrückt. Ersetzen wir nun noch z_0 durch $p - \frac{1}{2} z_s$ und z_r durch $q - \frac{1}{2} z_s$, dann erhalten wir

$$(6) \quad \bar{z}_s = 2pq - 2\beta \frac{\left\{ pq + z_s \left[p \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) - \frac{1}{2} (1 - \lambda) \right] \right\}^2}{pq + z_s \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) (p - q) - \left(\frac{1}{2} - \lambda \right)^2 z_s^2}.$$

Hieraus die gewünschte Ableitung

$$\frac{d\bar{z}_s}{dz_s} = -\frac{2\beta}{N^2} \left\{ -\frac{1}{2} p^2 q^2 + \left[-\frac{p}{2} \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) + \frac{(1 - \lambda)^2}{4} \right] 2pqz_s \right. \\ \left. + \left[p \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) + (q - p) \frac{1 - \lambda}{2} \right] \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) \left[p \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) - \frac{1 - \lambda}{2} \right] z_s^2 \right\}.$$

Die Ableitung von \bar{z}_s nach z_s ist ein Ausdruck dritten Grades in λ . Um sein Vorzeichen festzustellen, untersuchen wir das Vorzeichen der geschweiften Klammer, und zwar zunächst für die beiden Endwerte $\lambda = 0$ und $\lambda = 1$. Für $\lambda = 0$ wird

$$\left. \left\{ \right\} \right|_{\lambda=0} = -\frac{q^2}{2} z_0^2, \text{ was kleiner als Null ist.}$$

Für $\lambda = 1$ wird entsprechend

$$\left. \left\{ \right\} \right|_{\lambda=1} = -\frac{p^2}{2} z_r^2, \text{ was auch kleiner als Null ist.}$$

Um das Vorzeichen der geschweiften Klammer in den dazwischen liegenden Fällen $0 < \lambda < 1$ ausfindig zu machen, bilden wir die Ableitung der geschweiften Klammer nach λ und

stellen fest, welches Vorzeichen die Ableitung in den Punkten $\lambda = 0$ und $\lambda = 1$ hat. Wir erhalten

$$\frac{d\{\}}{d\lambda} = (\lambda - q) p q z_s - \left\{ \left[p \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) - \frac{1 - \lambda}{2} \right] \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) + (q - \lambda) \left(\frac{3}{4} - \lambda + 2 \lambda p - p \right) \right\} \frac{z_s^2}{2}.$$

An der Stelle $\lambda = 0$ wird

$$\frac{d\{\}}{d\lambda}_0 = -q \left(p z_r + \frac{1}{4} z_s \right) z_s, \text{ was kleiner als Null ist.}$$

An der Stelle $\lambda = 1$ wird

$$\frac{d\{\}}{d\lambda}_1 = p \left(p q - \frac{1}{4} z_s \right) z_s, \text{ was größer als Null ist.}$$

Wegen $z_s = 2 p q - 2 B$ ist nämlich $p \left(p q - \frac{1}{4} z_s \right) z_s = \frac{1}{2} p (p q + B) z_s$, und dies ist größer als Null, da $B > 0$.

Zusammenfassend ergibt sich: Der Ausdruck in der geschweiften Klammer ist für die beiden Endwerte $\lambda = 0$ und $\lambda = 1$ negativ. Die Ableitung des Ausdrucks ist im Punkte $\lambda = 0$ negativ und im Punkte $\lambda = 1$ positiv. Da die geschweifte Klammer in λ von drittem Grade ist, also höchstens zwei Extremstellen hat, kann sie zwischen $\lambda = 0$ und $\lambda = 1$ nicht positiv werden. Die geschweifte Klammer ist für alle Werte von $\lambda = 0$ bis $\lambda = 1$ stets negativ.

Das gesuchte Ergebnis lautet demnach

$$(7) \quad \frac{d\bar{z}_s}{dz_s} = -\frac{2\beta}{N^2} \{\} > 0.$$

Das heißt: Die Folge $z_s, \bar{z}_s, \bar{\bar{z}}_s, \dots, z_s^{(n)}$ ist entweder nur steigend oder nur fallend oder stets gleichbleibend. Wenn sich die Zygotenwahrscheinlichkeit z_s nicht schon in der Ausgangsgeneration im Dauerzustand befindet, dann strebt sie in einer unendlichen Generationsfolge einsinnig einem Dauerzustand zu. — Dasselbe gilt für die Zygotenwahrscheinlichkeiten z_r und z_p . Damit ist der Beweis geliefert für

Satz 5: Bei vorzugsweiser Paarung gleichklassiger Einzelwesen und auslesefreier Fortpflanzung streben die Zygotenwahrscheinlichkeiten im Laufe von unendlich vielen Generationen einsinnig einem Dauerzustand zu, falls sie diesen nicht schon in der Ausgangsgeneration innehaben.

Mit Hilfe der Beziehung (7) können wir noch einen weiteren Schluß ziehen. Die Ableitung von \bar{z}_s nach z_s ist positiv, bedeutet ja, daß \bar{z}_s um so größer ist, je größer z_s ist, und daß \bar{z}_s um so kleiner ist, je kleiner z_s ist. Denken wir uns ein kleineres z_s dadurch zustande gekommen, daß in der vorhergegangenen Generation eine stärkere Bevorzugung Gleichklassiger stattfand. Diese Gattenwahl bewirkt dann nicht nur ein Fallen von z_s , sondern nach (7) auch ein Fallen von \bar{z}_s , vorausgesetzt daß beim Übergang von der z -Generation zur \bar{z} -Generation die Größe β konstant gehalten wird. Erhöhen wir auch noch das β beim Übergang von der z -Generation zur \bar{z} -Generation, so besagt (7), daß $\frac{d\bar{z}_s}{dz_s}$ größer wird. Eine Änderung von z_s bewirkt dann also eine stärkere Änderung von \bar{z}_s . Die Wirkung, welche die verstärkte Paarung gleichklassiger Einzelwesen in einer Generation hat, wird durch eine verstärkte Paarung gleichklassiger Einzelwesen in der vorausgegangenen Generation noch erhöht.

Da dieser Schluß von Generation zu Generation gemacht werden kann, gilt er auch für eine beliebig lange Folge von Generationen. Was nach Satz 3 für die Wirkung der Gattenwahl während einer Generation gilt, das hat in um so stärkerem Maße Gültigkeit, je öfter

sich die betreffende Gattenwahl im Laufe der Generationen auswirkt. Je länger die Generationsfolge ist, in der eine verstärkte Paarung gleichklassiger Einzelwesen wirksam ist, um so stärker erfolgt in der Endgeneration eine Zunahme der Zygotemwahrscheinlichkeiten z_e und z_r und eine Abnahme der Zygotemwahrscheinlichkeit z_s .

Satz 6: Je stärker die vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen im Laufe der Generationen ist, um so stärker ist das Auftreten der reinerbigen Zygoten AA und aa in jeder einzelnen Generation, und um so stärker in noch höherem Grade ist das Auftreten der reinerbigen Zygoten im schließlich erreichten Dauerzustand. Dabei erfolgt die Zunahme der AA -Zygoten ebenso stark wie die Zunahme der aa -Zygoten.

Die Berechnung der Zygotemwahrscheinlichkeiten des Dauerzustandes geschieht mit Hilfe von Gleichung (6). Wir brauchen nur $\bar{z}_s = z_s$ zu setzen, um die Gleichung zu erhalten, die das z_s des Dauerzustandes liefert. Der Dauerzustand ist gegeben durch

$$(8) \quad z_s = 2pq - 2\beta \frac{\left\{ pq + z_s \left[p \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) - \frac{1}{2} (1 - \lambda) \right] \right\}^2}{pq + z_s \left(\frac{1}{2} - \lambda \right) (p - q) - \left(\frac{1}{2} - \lambda \right)^2 z_s^2}.$$

Die Werte, die z_e und z_r im Dauerzustand annehmen, sind dabei mitbestimmt. Denn es ist ja $z_e = p - \frac{1}{2} z_s$ und $z_r = q - \frac{1}{2} z_s$, wobei p eine unveränderliche Größe ist.

Für den Fall stärkster bevorzugter Paarung gleichklassiger Einzelwesen, d. h. für den Fall $\beta = 1$, läßt sich auch ohne Heranziehung der Gleichung (6) sehr leicht zeigen, was für Werte die Zygotemwahrscheinlichkeiten im Dauerzustand aufweisen. Da für $\beta = 1$ nur die beiden Ehe Typen $(1) \times (1)$ und $(2) \times (2)$ vorkommen, und zwar die Ehe $(1) \times (1)$ mit der Wahrscheinlichkeit Z_1 und die Ehe $(2) \times (2)$ mit der Wahrscheinlichkeit Z_2 , so ist hier

$$\bar{z}_s = 2Z_1 p_1 q_1 + 2Z_2 p_2 q_2$$

und bei auslesefreier Fortpflanzung

$$\bar{z}_s = 2z_1 p_1 q_1 + 2z_2 p_2 q_2.$$

Um nachzuweisen, daß $\bar{z}_s < z_s$ ist, zeigen wir, daß in jeder der beiden Ehen die Wahrscheinlichkeit eines spalterbigen Kindes kleiner ist als die Wahrscheinlichkeit eines spalterbigen Elters, daß ferner die Wahrscheinlichkeit eines spalterbigen Kindes und die Wahrscheinlichkeit eines spalterbigen Elters nur dann gleich sind, wenn überhaupt keine Spalterbigen mehr in der Bevölkerung vorkommen. Wir betrachten zu diesem Zwecke die Ehen $(1) \times (1)$ und die Ehen $(2) \times (2)$ gesondert voneinander.

Die Ehen $(1) \times (1)$ bestehen aus sämtlichen in der Bevölkerung vorhandenen Angehörigen der Klasse 1. Die Wahrscheinlichkeit einer bestimmten Erbbeschaffenheit innerhalb der Ehen $(1) \times (1)$ ist daher gleich derselben Wahrscheinlichkeit innerhalb der Klasse 1. Es ist ${}_{11}z_e = {}_1z_e$, ${}_{11}z_s = {}_1z_s$ und ${}_{11}z_r = {}_1z_r$, wobei der vordere Index jeweils entweder die Klassenzugehörigkeit der beiden Ehepartner oder die Klassenzugehörigkeit des Einzelwesens kennzeichnet. Zu bemerken ist noch, daß in der Klasse 1, also auch in den Ehen $(1) \times (1)$, nur Einzelwesen mit der Erbbeschaffenheit AA und mit der Erbbeschaffenheit Aa vorkommen. Es ist ${}_{1z_r} = 0$, ${}_{1z_e} + {}_{1z_s} = 1$.

Wir vergleichen nun innerhalb der Ehen $(1) \times (1)$ die Wahrscheinlichkeit der spalterbigen Eltern ${}_{1z_s}$ mit der Wahrscheinlichkeit der entstehenden spalterbigen Kinder $2 p_1 q_1$. Offenbar ist

$${}_{1z_s} \geq {}_{1z_s} - \frac{1}{2} \cdot {}_{1z_s}^2 = 2 \left(1 - \frac{1}{2} \cdot {}_{1z_s} \right) \cdot \frac{1}{2} \cdot {}_{1z_s} = 2 p_1 q_1.$$

Unter den Eltern ist also die Wahrscheinlichkeit eines Spalterbigen stets größer als unter den Kindern, ausgenommen im Grenzfall $z_s = 0$, wo Gleichheit besteht.

Genau dasselbe ergibt sich für die Ehen $(2) \times (2)$. Hier ist

$$z_s \geq 2 p_2 q_2,$$

wobei das Gleichheitszeichen wieder nur gilt, falls $z_s = 0$.

Fassen wir diese beiden Ergebnisse zusammen und vergleichen die Wahrscheinlichkeit der spalterbigen Eltern in der Gesamtbevölkerung mit der Wahrscheinlichkeit der spalterbigen Kinder, dann erhalten wir

$$\bar{z}_s = 2 z_1 p_1 q_1 + 2 z_2 p_2 q_2 \leq z_1 \cdot z_s + z_2 \cdot z_s = z_s.$$

Die Wahrscheinlichkeit der Spalterbigen ist in der Kindergeneration stets kleiner als in der Elterngeneration, ausgenommen im Grenzfall $z_s = 0$, in dem Gleichheit besteht.

Das heißt: Wenn $\beta = 1$, fällt die Folge $z_s, \bar{z}_s, \bar{\bar{z}}_s, \dots, z_s^{(n)}$. Da sie keine negativen Werte annehmen kann und eine Gleichheit zweier aufeinanderfolgenden Glieder nur dann möglich ist, wenn die Glieder Null sind, so strebt die Folge gegen Null. Wir erhalten

Satz 7: Bei auslesefreier Fortpflanzung und ausschließlicher Paarung gleichklassiger Einzelwesen treten im Dauerzustand nur Reinerbige auf, und zwar die AA-Zygoten mit der Wahrscheinlichkeit p und die aa-Zygoten mit der Wahrscheinlichkeit q .

Bei andersgearteter Gattenwahl sind gemäß Satz 6 die Wahrscheinlichkeiten der reinerbigen Zygoten kleiner, und die Wahrscheinlichkeit der spalterbigen Zygote ist von Null verschieden.

Der Erfolg von Auslesemaßnahmen gegen Erbkrankhe.

Wenn wir den Erfolg von plötzlich einsetzenden Auslesemaßnahmen untersuchen wollen, so legen wir der Untersuchung eine Bevölkerung zugrunde, die bei vorheriger auslesefreier Fortpflanzung einen Dauerzustand erreicht hat. Der Dauerzustand hat sich praktisch sicherlich eingestellt, wenn die auslesefreie Fortpflanzung vorher nur genügend lange Zeit gedauert hat.

Die Auslese. Wie bei der Gattenwahl so rechnen wir auch bei der Auslese mit der Zweiklassen-Einteilung in Kranke und Gesunde. Wir wollen annehmen, daß die Kranken zu einem Bruchteil von der Fortpflanzung ausgeschaltet werden, daß hingegen alle Gesunden sich ebenso stark fortpflanzen wie ohne Auslese. Die Kranken sollen nach der Auslese $(1+T)$ -mal so häufig auftreten und die Gesunden genau so häufig wie vor der Auslese. Dabei ist $T < 0$.

Wir wollen wieder die Zygotenwahrscheinlichkeiten mit z_o, z_s und z_r bezeichnen und die entsprechenden Wahrscheinlichkeiten unter den zur Fortpflanzung kommenden Einzelwesen (nach erfolgter Auslese) mit Z_o, Z_s und Z_r . Dann drücken sich Z_o, Z_s und Z_r folgendermaßen durch z_o, z_s und z_r aus:

$$Z_o = \frac{z_o(1+T)}{z_1(1+T) + z_2}, \quad Z_s = \frac{z_s(1+T) + (1-\lambda)z_s}{z_1(1+T) + z_2}, \quad Z_r = \frac{z_r}{z_1(1+T) + z_2}.$$

Umgeformt ergeben sich die Beziehungen

$$(9) \quad Z_o = \frac{z_o(1+T)}{1+T(z_o + \lambda z_s)}, \quad Z_s = \frac{z_s(1+\lambda T)}{1+T(z_o + \lambda z_s)}, \quad Z_r = \frac{z_r}{1+T(z_o + \lambda z_s)}.$$

Dabei ist $-1 \leq T < 0$.

Das Verhalten von p bei Auslese. Die Wahrscheinlichkeit der Anlage A kann bei den jetzt angenommenen Auslesemaßnahmen nicht gleichbleiben, sondern sie muß kleiner werden. Das läßt sich unter Verwendung der Beziehungen (9) leicht zeigen. Die Wahrscheinlichkeit der Anlage A ist unter den zur Fortpflanzung gelangenden Einzelwesen

$$(10) \quad \bar{p} = Z_q + \frac{1}{2} Z_s = \frac{p + T \left(z_q + \frac{1}{2} \lambda z_s \right)}{1 + T(z_q + \lambda z_s)}.$$

Die Differenz zwischen dem p einer Generation und dem \bar{p} der nächstfolgenden Generation wird somit

$$\Delta p = \bar{p} - p = \frac{T \left[z_q + \frac{1}{2} \lambda z_s - p(z_q + \lambda z_s) \right]}{1 + T(z_q + \lambda z_s)}.$$

Hieraus ist ersichtlich, daß Δp für $T < 0$ negativ ist. Denn die eckige Klammer ist positiv, weil sie für $\lambda = 0$ den Wert $z_q q$ annimmt, weil sie für $\lambda = 1$ den Wert $z_s p$ annimmt und weil sie linear in λ ist. Es ergibt sich

Satz 8: Bei einer Auslese, die gegen die Kranken gerichtet ist, nimmt die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage ab.

Es läßt sich auch leicht zeigen, daß die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage entweder durch eine einmalige Auslesemaßnahme verschwindet oder doch wenigstens im Laufe der Generationen gegen Null geht.

Eine sofortige Austilgung der Krankheitsanlage findet nur für $T = -1$ statt, falls außerdem noch $\lambda = 1$ oder $\beta = 1$ ist. Denn die Bedingung $\bar{p} = 0$ ist gleichbedeutend mit der Bedingung

$$(11) \quad z_q + \frac{1}{2} \lambda z_s = -\frac{p}{T}.$$

Hier ist $p \geq z_q + \frac{1}{2} \lambda z_s$, wobei das Gleichheitszeichen nur für $\lambda = 1$ oder für $z_s = 0$ gilt. Ferner ist $-\frac{p}{T} \geq p$, wobei das Gleichheitszeichen nur für $T = -1$ gilt. Die Bedingung (11) ist also nur erfüllt, wenn $T = -1$ und dabei gleichzeitig entweder $\lambda = 1$ oder $\beta = 1$ ist. Wir bekommen

Satz 9: Durch eine einmalige Auslesemaßnahme gegen Erbkrankte wird die Krankheitsanlage nur dann restlos ausgetilgt, falls sämtliche Kranke von der Fortpflanzung ausgeschaltet werden und entweder die Krankheit dem vollständig dominanten Erbgang folgt oder in den vorhergehenden Generationen eine ausschließliche Paarung gleichklassiger Einzelwesen stattfand.

Der Erfolg der Auslesemaßnahmen gegen Erbkrankte in Abhängigkeit von der Gattenwahl. Der Rückgang der krankheitsbedingenden Anlage A , der nach Satz 8 eintritt, ist stärker oder schwächer, je nachdem wie viele A -Anlagen und wie viele a -Anlagen durch die Auslesemaßnahmen betroffen werden. Da wir nur mit Auslesemaßnahmen gegen die Kranken rechnen, ist der Erfolg also davon abhängig, wie sich die beiden Erbanlagen A und a auf die beiden Klassen der Kranken und Gesunden verteilen. Die Verteilung der Erbanlagen A und a auf die beiden Klassen der Kranken und Gesunden erfolgt nun aber über die Einzelwesen; d. h. der Erfolg ist zunächst einmal davon abhängig, wie viele Einzelwesen die Erbbeschaffenheit AA haben, wie viele die Erbbeschaffenheit Aa haben und wie viele die Erbbeschaffenheit aa haben. Und die Verteilung der drei Erbbeschaffenheiten in der

Bevölkerung hängt nach Satz 3 und nach Satz 6 davon ab, wie die Gattenwahl in den vorausgegangenen Generationen getätigt wurde. Der Erfolg der Auslesemaßnahmen ist ferner davon abhängig, ob die Krankheit einem mehr dominanten oder einem mehr rezessiven Erbgang folgt.

Wir wollen zunächst den Einfluß der Gattenwahl betrachten und dabei einen bestimmten Erbgang festhalten. Zu diesem Zwecke ziehen wir Gleichung (10) heran. Wir denken uns auf Grund der Gleichungen (4) das z_0 von Gleichung (10) durch $p^2 + B$ ersetzt und das z_r durch $2pq - 2B$. Dann differenzieren wir \bar{p} nach B und erhalten

$$\frac{d\bar{p}}{dB} = \frac{T}{()^2} \left\{ [1 + T(z_0 + \lambda z_r)] (1 - \lambda) - \left[p + T \left(z_0 + \frac{\lambda}{2} z_r \right) \right] (1 - 2\lambda) \right\}.$$

Wir stellen fest, daß die geschweifte Klammer linear in λ ist, da das in λ quadratische Glied gleich Null ist. Ferner zeigt eine Einsetzung der beiden Endwerte für λ , daß die geschweifte Klammer an der Stelle $\lambda = 0$ den Wert q annimmt und an der Stelle $\lambda = 1$ den Wert $p(1 + T)$. Daraus folgt, daß die geschweifte Klammer stets größer als Null ist, ausgenommen für $(\lambda = 1, T = -1)$, wo sie den Wert Null annimmt. Für $T < 0$ gilt also

$$\frac{d\bar{p}}{dB} < 0,$$

ausgenommen der Fall $\lambda = 1, T = -1$, in dem $\frac{d\bar{p}}{dB} = 0$. Es folgt

Satz 10: Je stärker die vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen ist, um so größer ist der Erfolg von Auslesemaßnahmen gegen Erbkrankte. Unabhängigkeit von der Gattenwahl besteht lediglich im Falle des dominanten Erbgangs bei Ausschaltung sämtlicher Kranken von der Fortpflanzung.

Der Erfolg der Auslesemaßnahmen gegen Erbkrankte in Abhängigkeit vom Erbgang. Nun soll auch noch der Einfluß des Erbgangs auf den Erfolg der Auslesemaßnahmen untersucht werden. Zu diesem Zwecke ziehen wir wieder Gleichung (10) heran, differenzieren jetzt aber nach λ . Es wird

$$\frac{d\bar{p}}{d\lambda} = \frac{2Tz_0}{()^2} (1 - 2p - Tz_0).$$

Man erkennt, daß der Erbgang im allgemeinen nicht denselben Einfluß ausübt wie die Gattenwahl. Man kann nicht sagen, daß ein zunehmendes λ stets den Erfolg der Auslesemaßnahmen erhöht oder ihn stets erniedrigt. Denn der Ausdruck $1 - 2p - Tz_0$ braucht durchaus nicht immer positiv bzw. durchaus nicht immer negativ zu sein. Wählen wir z. B. $p = \frac{1}{4}$, so ist der Ausdruck für negatives T bestimmt größer als $\frac{1}{2}$. Wählen wir z. B. $p = \frac{3}{4}$, so sehen wir, daß der Ausdruck sehr wohl negativ sein kann, wenn T negativ ist und genügend nahe an Null liegt. Nur wenn T seinen tiefsten Wert $T = -1$ annimmt, dann ergibt sich stets, daß der Erfolg der Auslese mit steigendem λ zunimmt. Für $T = -1$ ist nämlich

$$1 - 2p - Tz_0 = 1 - 2p - (p^2 + B) = q^2 + B = z_r > 0.$$

Also wird für $T = -1$

$$\frac{d\bar{p}}{d\lambda} = -\frac{2z_0 z_r}{()^2} < 0.$$

Ausgenommen ist nur der Fall $z_0 = 0$, in welchem $\frac{d\bar{p}}{d\lambda} = 0$ ist.

Satz 11: Werden sämtliche Kranken von der Fortpflanzung ausgeschaltet, dann ist der Erfolg der Auslesemaßnahmen um so größer, je dominanter der Erbgang der Krankheit ist. Unabhängigkeit vom Erbgang besteht nur bei voraufgegangener ausschließlicher Paarung Gleichklassiger.

Werden nicht alle Kranken von der Fortpflanzung ausgeschaltet, dann können wir durch Wahl eines genügend hohen p -Wertes erreichen, daß der Ausdruck $1 - 2p - Tz_e$ negativ wird, während wir durch Wahl eines genügend kleinen p -Wertes stets erreichen können, daß der Ausdruck $1 - 2p - Tz_e$ positiv wird. Für $p \leq \frac{1}{2}$ läßt sich zeigen, daß der Ausdruck stets positiv ist. Ist nämlich $p \leq \frac{1}{2}$, dann ist $1 - 2p - Tz_e \geq -Tz_e$, was für $T < 0$ positiv ist. Also wird für $p \leq \frac{1}{2}$

$$\frac{d\bar{p}}{d\lambda} < 0.$$

Da wir im Falle von Erbkrankheiten immer annehmen können, daß die Wahrscheinlichkeit der krankheitsbedingenden Anlage kleiner als $\frac{1}{2}$ ist, so gilt demnach für die praktisch vorkommenden Erbkrankheiten, daß der Erfolg der Auslesemaßnahmen um so größer ist, je dominanter die krankheitsbedingende Anlage ist. Ausgenommen ist wieder nur der Fall $z_e = 0$. Es ergibt sich für die praktisch vorkommenden Erbkrankheiten

Satz 12: Die Auslesemaßnahmen gegen einen Teil der Erbkranken sind in den praktisch vorkommenden Fällen um so erfolgreicher, je dominanter der Erbgang ist. Unabhängigkeit vom Erbgang besteht nur bei voraufgegangener ausschließlicher Paarung Gleichklassiger.

Der Erfolg der Krankenausschaltung in Abhängigkeit von Gattenwahl und Erbgang. Nach Satz 10 ergab sich eine einsinnige Zunahme des Ausleseerfolges durch zunehmende Paarung gleichklassiger Einzelwesen, während sich nach Satz 11 und 12 eine einsinnige Zunahme des Ausleseerfolges bei zunehmender Dominanz der Krankheitsanlage einstellte. Der Erfolg der Ausschaltung von Kranken ist also sowohl eine einsinnig steigende Funktion von β wie auch eine einsinnig steigende Funktion von λ . Die besten Erfolgsaussichten sind demnach vorhanden, wenn β und λ ihre größten Werte annehmen, also für $(\beta = 1, \lambda = 1)$. Nach Satz 9 verursacht in diesem günstigsten Falle die Ausschaltung sämtlicher Kranken eine restlose Austilgung der Erbkrankheit. Dieser 100%ige Erfolg tritt nicht nur für $(\beta = 1, \lambda = 1)$ ein, sondern sogar auch für $(\beta = 1, \lambda \text{ beliebig})$ und für $(\beta \text{ beliebig}, \lambda = 1)$. Andererseits sind die schlechtesten Erfolgsaussichten vorhanden, wenn die Größen β und λ ihre kleinsten Werte annehmen, nämlich für $(\beta = 0, \lambda = 0)$. Diesen Fall pflegt man heranzuziehen, wenn man beweisen will, daß Auslesemaßnahmen gegen Kranke nur sehr unbedeutende Erfolgsaussichten haben. Wir bekommen

Satz 13: Unter allen Arten der Gattenwahl, die von der zufällsmäßigen Gattenwahl bis zur stärksten Paarung gleichklassiger Einzelwesen denkbar sind, und unter allen Erbgängen vom rezessiven bis zum vollständig dominanten Erbgang liefert die gleichzeitige Wahl der zufällsmäßigen Gattenwahl und des rezessiven Erbgangs die schlechtesten Erfolgsaussichten für Auslesemaßnahmen gegen Erbkranken.

Zwischen den Erfolgsaussichten der beiden Fälle $(\beta = 1, \lambda = 1)$ und $(\beta = 0, \lambda = 0)$ liegen die Erfolgsaussichten aller übrigen Fälle einer mehr oder weniger starken Paarung gleichklassiger Einzelwesen und eines mehr oder weniger dominanten Erbgangs.

Um dies an einem Beispiel zu veranschaulichen, sind in Tab. 1 einige Zahlen zusammengestellt, aus denen die Erfolgsaussichten für verschiedene β - und λ -Werte hervorgehen. Für die Wahrscheinlichkeit der krankheitsbedingenden Anlage ist der Wert $p = 0,03$ angenommen. Die Zahlen der Tabelle geben den Prozentsatz von p an, der nach einmaliger Ausschaltung sämtlicher Kranken übrigbleibt. — Eine bildliche Veranschaulichung dieser Zahlen wird durch Abb. 2 vor Augen geführt.

Man findet durch die Tabelle die vorher ausgesprochenen Sätze bestätigt. In der Zeile $\beta = 1$ und ebenso in der Spalte $\lambda = 1$ ist der Ausleseerfolg hundertprozentig. Je mehr wir uns der Ecke ($\beta = 0, \lambda = 0$) nähern, um so mehr Krankheitsanlagen entgehen der Erfassung durch die angenommene Auslese. Im Falle ($\beta = 0, \lambda = 0$) sind die Erfolgsaussichten nur unbedeutend.

Nehmen wir an, daß praktisch alle Erbgänge vom rezessiven bis zum vollständig dominanten Erbgang gleichwahrscheinlich sind, dann sind die Erfolgsaussichten in dem Fall $\beta = 0$ durchschnittlich gar nicht unerfreulich. Es bleiben im Durchschnitt noch nicht einmal 50% der Krankheitsanlagen übrig. Ist $\beta = 0,50$, dann bleiben durchschnittlich etwa 40% der Krankheitsanlagen übrig. Liegt β näher an Eins als an Null, dann sind die durchschnittlichen Erfolgsaussichten schon sehr erfreulich zu nennen.

Welche Fälle kommen nun praktisch in Frage? Unter den angenommenen Erbgängen können praktisch alle vorkommen, angefangen von $\lambda = 0$ bis $\lambda = 1$. Die Erbgänge, die den beiden äußersten Fällen $\lambda = 0$ und $\lambda = 1$ näherstehen, werden dabei weniger wahrscheinlich sein als die Erbgänge in der Nähe des halbdominanten Erbgangs. Unter den angenommenen Möglichkeiten der Gattenwahl sind hingegen praktisch nicht alle Fälle verwirklicht, sondern nur die Fälle größerer β -Werte. Eine zufällige Gattenwahl würde ja bedeuten, daß es jedem Gesunden völlig gleichgültig ist, ob sein Ehepartner ein Gesunder oder ein Kranker ist. Eine solche „Gleichheit“

$\beta \backslash \lambda$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$	1
0,00	97	74	50	25	00
0,50	94	67	41	20	00
0,75	90	59	33	15	00
0,90	80	47	24	10	00
0,95	70	38	18	07	00
0,98	54	28	13	05	00
0,99	43	21	09	03	00
1,00	00	00	00	00	00

Tabelle 1.

Prozentsätze der übrigbleibenden Krankheitsanlagen nach einmaliger Ausschaltung sämtlicher Kranken. Vor der Krankenauswahl beträgt die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage $p = 0,03$.

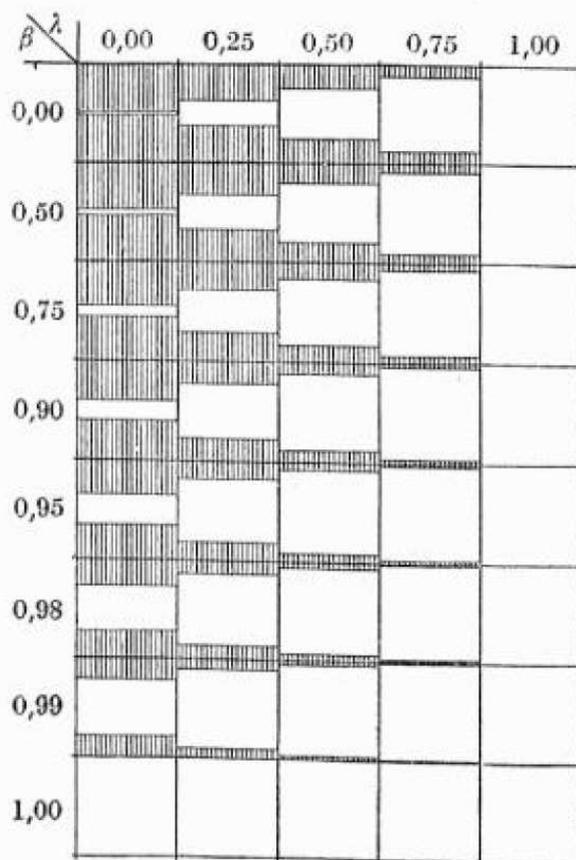


Abbildung 2.

Bildliche Veranschaulichung der Tabelle 1. Die schraffierte Fläche eines jeden Teilquadrates stellt für das dazugehörige Wertepaar (β, λ) den Prozentsatz an Krankheitsanlagen dar, der nach einmaliger Ausschaltung aller Kranken übrigbleibt. Vor der Ausschaltung der Kranken ist die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage $p = 0,03$.

bei der Gattenwahl aber dürfte eine Annahme sein, die für vernunftbegabte Wesen nicht zutrifft. Im allgemeinen werden sich zwei Gesunde stets stärker zueinander hingezogen fühlen als ein Gesunder zu einem Kranken. Ebenso haben Personen mit gleichem Leiden eine besondere Vorliebe füreinander.

Will man allerdings nachweisen, daß die Durchführung von Auslesemaßnahmen gegen die Kranken nur eine verschwindend geringe Bedeutung für die Ausrottung der Krankheitsanlage hat, dann hat man die Augen vor der Wirklichkeit zu verschließen und solche Annahmen zu wählen, die möglichst ungünstige Erfolgsaussichten bieten. Man nimmt dann zweckmäßigerweise nicht bloß eine Art der Gattenwahl zur Hilfe, die praktisch gar nicht vorkommt, sondern man sucht sich auch noch einen Erbgang aus, der die schließlich errechneten Erfolgsaussichten in einem möglichst ungünstigen Lichte erscheinen läßt. Man zieht sich in die Ecke ($\beta = 0$, $\lambda = 0$) zurück und tut so, als ob es etwas anderes überhaupt nicht gäbe. Mit Leichtigkeit gelingt es dann, zu beweisen, wie finster es in der aufgesuchten Ecke aussieht²⁾. — Die Wirklichkeit sieht erstreulicherweise doch wesentlich günstiger aus.

Da in der Wirklichkeit alle Erbgänge vom rezessiven bis zum vollständig dominanten vorkommen, ist für die Gesamtbeurteilung der Erfolgsaussichten ein Mittelwert der Werte zu

$\lambda \backslash \beta$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$	1
0,00	98	81	63	45	26
0,50	96	75	56	40	26
0,75	93	70	50	36	26
0,90	85	61	43	33	26
0,95	78	54	39	31	26
0,98	66	46	35	29	26
0,99	57	41	33	28	26
1,00	26	26	26	26	26

Tabelle 2.

Prozentsätze der übrigbleibenden Krankheitsanlagen nach einmaliger Ausschaltung von 75% der Kranken. (Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage vor der Ausschaltung: $p = 0,03$.)

Im Falle des hier gebrachten Beispiels erkennt man aus Tab. 1, daß der Prozentsatz der übrigbleibenden Krankheitsanlagen im allgemeinen beträchtlich unter dem Prozentsatz liegt, der im Falle ($\beta = 0$, $\lambda = 0$) übrigbleibt. Wir bekommen

Satz 14: Bei Annahme einer vorzugsweisen Paarung gleichklassiger Einzelwesen und bei Berücksichtigung aller Erbgänge zwischen dem rezessiven und dem vollständig dominanten Erbgang bewirkt im allgemeinen schon eine einmalige Ausschaltung der Kranken einen beträchtlichen Rückgang der Krankheitsanlage in der Bevölkerung.

Hervorgehoben sei dabei, daß dieses Urteil sich auf Zahlen stützt, die nur eine erste grobe Annäherung an die Wirklichkeit darstellen. Wir haben ja nur Auslesemaßnahmen gegen die Kranken in Rechnung gestellt und sowohl bei der Auslese wie auch bei der Gattenwahl eine Zwei-Klassen-Einteilung angenommen. Wie noch im letzten Teil der Arbeit gezeigt wird,

²⁾ Vgl. J. Bauer, Zur Beurteilung der durch Sterilisierung erzielbaren eugenischen Resultate. Wien. med. Wschr. (86) 33 (1936), S. 881—883.

liefert diese erste grobe Annäherung ein ungünstigeres Urteil als eine feinere Anpassung an die Wirklichkeit.

Um auch vor Augen zu führen, wie die Dinge liegen, wenn nicht sämtliche Kranken von der Fortpflanzung ausgeschaltet werden, sind in Tab. 2 noch die entsprechenden Zahlen zusammengestellt, aus denen die Erfolgsaussichten bei nur 75%iger Ausschaltung der Kranken hervorgehen. Vor der Krankenauswahl beträgt die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage wieder $p = 0,03$, und die Tabellenzahlen geben für verschiedene β - und λ -Werte die Prozentsätze der nach der Auslese übrigbleibenden Krankheitsanlagen. Selbstverständlich sind diese Zahlen nicht so günstig, wie wenn sämtliche Kranken von der Fortpflanzung ausgeschaltet werden. Die Erfolgsaussichten sind aber noch als durchaus zufriedenstellend zu bezeichnen, wenn wir einen größeren β -Wert betrachten und dabei alle Erbgänge von $\lambda = 0$ bis $\lambda = 1$ ins Auge fassen.

Die Erfolgsaussichten bei genauerer Berücksichtigung der Wirklichkeit.

Die Maßnahmen gegen belastete Gesunde. Um die Erfolgsaussichten von Auslesemaßnahmen in erster Annäherung zu beurteilen, haben wir uns auf die Annahme beschränkt, daß nur Kranke von der Fortpflanzung ausgeschaltet werden. Ganz außer acht gelassen haben wir die zusätzlichen Maßnahmen gegen Erbbelastete. In der Wirklichkeit wird ja durch eine Reihe von Maßnahmen auch die Fortpflanzungsstärke derjenigen Gesunden gesenkt, die einen Kranken in der näheren Verwandtschaft aufweisen. Wird die Fortpflanzungsstärke von Bevölkerungsmitgliedern gesenkt, die die Krankheitsanlage mit einer größeren Wahrscheinlichkeit besitzen als ein Durchschnittsmitglied der Bevölkerung, dann geht die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage in der Bevölkerung natürlich zurück. Denn bezeichnen wir mit p_z die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage innerhalb einer Klasse, die in der Bevölkerung mit der Wahrscheinlichkeit z vorkommt, so ist

$$p > \frac{p + \tau z p_z}{1 + \tau z},$$

wenn

$$0 > \tau z (p_z - p),$$

d. h. wenn $p_z > p$ bei negativem τ .

Es folgt

Satz 15: Wird die Fortpflanzungsstärke einer Bevölkerungsklasse gesenkt, in der die Krankheitsanlage mit einer größeren Wahrscheinlichkeit vorkommt als in der Gesamtbevölkerung, so geht die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage insgesamt zurück³⁾.

Sollen die Maßnahmen gegen die belasteten Gesunden noch einen zusätzlichen Erfolg gegenüber dem Erfolg bringen, der durch die Krankenauswahl erzielt wird, so braucht die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage innerhalb der belasteten Gesunden nur größer zu sein als die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage, die nach der Krankenauswahl in der Bevölkerung vorhanden ist. Es muß sein

$$p_{21} > \frac{p + T z_1 p_1}{1 + T z_1},$$

³⁾ Dieser Satz stellt eine Verallgemeinerung von Satz 8 dar.

wobei p_1 die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage innerhalb der Kranken ist, während p_{21} die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage innerhalb der belasteten Gesunden sein soll, gegen welche die zusätzlichen Maßnahmen ergriffen werden. Diese Bedingung für den zusätzlichen Erfolg lautet in etwas anderer Gestalt

$$(12) \quad p_{21} - p > T z_1 (p_1 - p_{21}).$$

Dafür, daß diese Bedingung erfüllt ist, ist offenbar hinreichend, daß $p_{21} \geq p$ und $p_1 > p_{21}$. Ein zusätzlicher Erfolg ist also verbürgt, wenn die Krankheitsanlage innerhalb der belasteten Gesunden mindestens mit einer ebenso hohen Wahrscheinlichkeit auftritt wie in der Gesamtbevölkerung vor Ausschaltung von Kranken. Es ergibt sich

Satz 16: Eine Senkung der Fortpflanzungsstärke von belasteten Gesunden bringt gegenüber dem Erfolg, den die Krankenausschaltung bewirkt, stets einen zusätzlichen Rückgang der Krankheitsanlage, wenn die Krankheitsanlage innerhalb der belasteten Gesunden mindestens mit der gleichen Wahrscheinlichkeit vorkommt wie in der Bevölkerung vor der Ausschaltung von Kranken.

Dabei ist die Bedingung $p_{21} \geq p$ hinreichend für einen zusätzlichen Erfolg. Notwendig ist sie keineswegs. Man erkennt, daß die Ungleichung (12) auch für $p_{21} < p$ erfüllt sein kann, wenn nur T einen genügend tiefen Wert unter Null annimmt. Für $T = -1$ z. B. ist die Ungleichung (12) immer erfüllt. Das sehen wir leicht, wenn wir die Ungleichung in folgende Gestalt bringen:

$$z_{22} (p_{21} - p_{22}) > (1 + T) z_1 (p_1 - p_{21}),$$

wobei p_{22} die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage innerhalb der unbelasteten Gesunden ist und z_{22} die Wahrscheinlichkeit der unbelasteten Gesunden. Da selbstverständlich $p_1 > p_{21} > p_{22}$, so ist die Ungleichung demnach bestimmt erfüllt, wenn T nur genügend nahe an -1 liegt. Wir erhalten

Satz 17: Eine Senkung der Fortpflanzungsstärke der belasteten Gesunden bringt gegenüber dem Erfolg, der durch die Krankenausschaltung bedingt ist, stets einen zusätzlichen Rückgang der Krankheitsanlagen, wenn nur genügend viele Kranke ausgeschaltet werden.

Die Wirkung einer feineren Klasseneinteilung des Erscheinungsbildes bei der Gattenwahl. Eine weitere von der Wirklichkeit abweichende Voraussetzung ist die Annahme der Zwei-Klassen-Einteilung bei der Gattenwahl. Denn an Stelle der hier angenommenen Zwei-Klassen-Einteilung des Erscheinungsbildes tritt infolge der fließenden Abwandelbarkeit des Erscheinungsbildes praktisch eine sehr feine Viel-Klassen-Einteilung. In der Wirklichkeit wird die Gattenwahl durch viel feinere Abstufungen beeinflusst als durch die grobe Einteilung in Kranke und Gesunde. Um zu untersuchen, wie sich der Ausleseerfolg ändert, wenn nicht nur zwischen Kranken und Gesunden eine vorzugsweise Paarung Gleichklassiger stattfindet, sondern auch zwischen verschiedenen schweren Graden der Krankheitsausbildung und desgleichen zwischen verschiedenen Ausbildungsgraden der Gesundheit, wollen wir zunächst den Fall betrachten, daß in der Wirklichkeit eine Paarung zwischen drei erscheinungsbildlichen Klassen stattfindet, dagegen in der Rechnung zwei dieser Klassen zu einer einzigen zusammengefaßt werden und wir also rechnerisch eine Zwei-Klassen-Einteilung voraussetzen.

Es seien die drei erscheinungsbildlichen Klassen 1, 2 und 3 vorhanden. Die Reihenfolge 1, 2, 3 richte sich nach dem Ausbildungsgrad des Erscheinungsbildes; Klasse 1 umfasse die fränksten und Klasse 3 die gesündesten Erscheinungsformen. Die drei Klassen sollen während

der Gattenwahl mit den Wahrscheinlichkeiten Z_1 , bzw. Z_2 , bzw. Z_3 vorkommen. Die Anzahl der nunmehr möglichen verschiedenen Ehen beträgt sechs. Es können die Ehen $(1) \times (1)$, $(1) \times (2)$, $(1) \times (3)$, $(2) \times (2)$, $(2) \times (3)$ und $(3) \times (3)$ auftreten. Ihre Wahrscheinlichkeiten nennen wir entsprechend E_{11} , E_{12} , E_{13} , E_{22} , E_{23} und E_{33} . Wie bei der Zwei-Klassen-Gattenwahl so können wir auch hier die Größen β_{ij} einführen durch die Gleichsetzungen

$$\begin{aligned} E_{11} &= Z_1^2 \left(1 + \beta_{11} \frac{1-Z_1}{Z_1} \right); & E_{12} &= 2 Z_1 Z_2 (1 - \beta_{12}); \\ E_{13} &= 2 Z_1 Z_3 (1 - \beta_{13}); & E_{22} &= Z_2^2 \left(1 + \beta_{22} \frac{1-Z_2}{Z_2} \right); \\ E_{23} &= 2 Z_2 Z_3 (1 - \beta_{23}); & E_{33} &= Z_3^2 \left(1 + \beta_{33} \frac{1-Z_3}{Z_3} \right). \end{aligned}$$

Sind alle β_{ij} gleich Null, dann herrscht zufällsmäßige Gattenwahl zwischen den drei Klassen. Sind alle β_{ij} gleich Eins, dann herrscht ausschließliche Paarung gleichklassiger Einzelwesen.

Die Zygotenwahrscheinlichkeiten der jungen Generation erhalten wir auf demselben Wege wie bei der Zwei-Klassen-Gattenwahl. Wir müssen nur beachten, daß die Zygoten jetzt aus sechs verschiedenen Ehen entstehen können. Es wird

$$(13) \quad \begin{aligned} \bar{z}_e &= \bar{p}^2 + \bar{B}, \\ \bar{z}_s &= 2 \bar{p} \bar{q} - 2 \bar{B}, \\ \bar{z}_r &= \bar{q}^2 + \bar{B}, \end{aligned}$$

wobei jetzt

$$\bar{p} = \sum_{i=1}^3 Z_i p_i, \quad \bar{q} = \sum_{i=1}^3 Z_i q_i, \quad \bar{B} = \sum_{i,j=1}^3 \beta_{ij} Z_i Z_j (p_i - p_j)^2.$$

Die Größen p_1 , p_2 , p_3 sind entsprechend der vorher gebrauchten Bezeichnungsweise die Wahrscheinlichkeiten der Krankheitsanlage in der erscheinungsbildlichen Klasse 1, bzw. 2, bzw. 3, während q_1 , q_2 , q_3 die Wahrscheinlichkeiten der Gesundheitsanlage innerhalb der entsprechenden Klassen sind. Wegen der Klassenanordnung nach dem Erscheinungsbild gilt $p_1 > p_2 > p_3$ und entsprechend $q_1 < q_2 < q_3$ ⁴⁾.

Haben wir an Stelle der Drei-Klassen-Gattenwahl eine K -Klassen-Gattenwahl, dann laufen die Indizes i und j nicht von 1 bis 3, sondern von 1 bis K .

Man erkennt, daß in der Größe \bar{B} nicht nur die Art der Gattenwahl zwischen einer fest vorgegebenen Klassenanzahl zum Ausdruck kommt, sondern daß dieses \bar{B} auch durch eine Vermehrung der Klassenanzahl beeinflusst wird. Daß die Größe \bar{B} bei einer fest vorgegebenen Klasseneinteilung zunimmt, wenn die vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen verstärkt wird, ist ohne weiteres ersichtlich. Die Frage nach dem Einfluß der Klassenvermehrung soll im folgenden untersucht werden, und zwar soll die Fragestellung so lauten: In welcher Richtung verändert erhalten wir ein errechnetes \bar{B} , wenn in der Wirklichkeit eine Drei-Klassen-Gattenwahl herrscht, wenn wir aber zwei dieser Klassen vereinigen und nur mit einer Zwei-Klassen-Gattenwahl rechnen?

Wir wollen annehmen, daß mit den beiden Klassen (1) und (2 + 3) gerechnet wird. In der Wirklichkeit seien also die sechs Ehwahrscheinlichkeiten E_{11} , E_{12} , E_{13} , E_{22} , E_{23} und E_{33}

⁴⁾ Im Falle des rezessiven Erbgangs und im Falle des vollständig dominanten Erbgangs können an Stelle der Ungleichheitszeichen auch Gleichheitszeichen treten, allerdings nicht zwischen allen p_i und entsprechend nicht zwischen allen q_i . Diese Möglichkeit des Auftretens von Gleichheitszeichen ist aber ohne Bedeutung für das Ergebnis, das in den Sätzen 18 und 19 ausgesprochen wird.

von Bedeutung, während wir in der Rechnung nur die drei Wahrscheinlichkeiten E_{11} , $E_{12} + E_{13}$ und $E_{22} + E_{23} + E_{33}$ annehmen. Die willkürliche Zusammenlegung der Klassen 2 und 3 bedeutet, daß die Mitglieder der Klasse 2 genau dieselbe Gattenwahl ausüben wie die Mitglieder der Klasse 3. D. h. wir rechnen so, wie wenn zwischen den Klassen 2 und 3 zufallsmäßige Gattenwahl herrschte und wie wenn die Mitglieder der Klasse 2 sich in genau der gleichen Weise mit den Mitgliedern der Klasse 1 paarten wie die Mitglieder der Klasse 3. Wir tun rechnerisch so, als ob

$$E_{23} = (Z_2 + Z_3) 2 \frac{Z_2}{Z_2 + Z_3} \frac{Z_3}{Z_2 + Z_3}$$

und als ob

$$\frac{E_{12}}{E_{13}} = \frac{Z_2}{Z_3}$$

wäre. Wenn hingegen zwischen allen drei Klassen eine vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen herrscht, dann gilt in Wirklichkeit

$$E_{23} < (Z_2 + Z_3) 2 \frac{Z_2}{Z_2 + Z_3} \frac{Z_3}{Z_2 + Z_3}$$

und

$$\frac{E_{12}}{E_{13}} > \frac{Z_2}{Z_3}.$$

Denn bei vorzugsweiser Paarung gleichklassiger Einzelwesen ist die Wahrscheinlichkeit einer gemischtklassigen Ehe kleiner als bei zufallsmäßiger Gattenwahl, und das Kleinerwerden (die Abstoßung zwischen verschiedenen Klassen) wirkt sich natürlich um so stärker aus, je stärker sich die Klassen im Erscheinungsbild voneinander unterscheiden.

Was die Größe E_{23} anbetrifft, so rechnen wir, wie ohne weiteres daraus erkenntlich ist, mit einem zu großen E_{23} . Was die Größen E_{12} und E_{13} angeht, so bedenken wir, daß wir bei der Rechnung ja genau denselben Wert der Summe $E_{12} + E_{13}$ verwenden, wie er bei der wirklichen Drei-Klassen-Einteilung vorhanden ist. Da wir mit der Gleichheit $\frac{E_{12}}{E_{13}} = \frac{Z_2}{Z_3}$ rechnen und in Wirklichkeit $\frac{E_{12}}{E_{13}} > \frac{Z_2}{Z_3}$ gilt, so rechnen wir also bei einem fest vorgegebenen Wert der Summe $E_{12} + E_{13}$ mit einem zu kleinen E_{12} und einem zu großen E_{13} .

Um zu erkennen, wie B durch Verkleinerung von E_{12} , durch Vergrößerung von E_{13} und durch Vergrößerung von E_{23} beeinflusst wird, benutzen wir die Formeln für die Zygotenwahrscheinlichkeiten \bar{z}_o , \bar{z}_s und \bar{z}_r , allerdings nicht in der Gestalt (13), sondern in einer ursprünglicheren Gestalt, in welcher die Wahrscheinlichkeiten E_{ij} an Stelle der Größen β_{ij} verwendet sind. Die eine Gestalt ist leicht in die andere überzuführen unter Zuhilfenahme der Beziehungen $E_{ij} = 2 Z_i Z_j (1 - \beta_{ij})$ für $i \neq j$. In der Schreibweise mit den E_{ij} -Größen lauten die Zygotenwahrscheinlichkeiten der jungen Generation

$$(14) \quad \begin{aligned} \bar{z}_o &= \sum_{i=1}^3 Z_i p_i^2 - \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^3 E_{ij} (p_i - p_j)^2, \\ \bar{z}_s &= \sum_{i=1}^3 Z_i p_i q_i + \sum_{i,j=1}^3 E_{ij} (p_i - p_j)^2, \\ \bar{z}_r &= \sum_{i=1}^3 Z_i q_i^2 - \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^3 E_{ij} (p_i - p_j)^2. \end{aligned}$$

Von der Gattenwahl abhängig ist, wie man sieht, nur der Ausdruck $\sum_{i,j=1}^3 E_{ij} (p_i - p_j)^2$. Es fragt sich also, wie dieser Ausdruck beeinflusst wird, wenn wir an Stelle der wirklichen

Drei-Klassen-Einteilung mit der willkürlich geschaffenen Zwei-Klassen-Einteilung rechnen, und d. h. auf Grund des kurz vorher Ausgeführten, wenn wir ein kleineres E_{12} , ein um den gleichen Betrag größeres E_{13} und ein größeres E_{23} wählen. In dem Ausdruck

$$E_{12}(p_1 - p_2)^2 + E_{13}(p_1 - p_3)^2 + E_{23}(p_2 - p_3)^2$$

bewirkt eine Verkleinerung von E_{12} und eine ebenso starke Vergrößerung von E_{13} , daß die ersten beiden Glieder zusammen genommen größer werden; denn es ist $(p_1 - p_2)^2 < (p_1 - p_3)^2$. Eine Vergrößerung von E_{23} bewirkt natürlich auch eine Vergrößerung. Ein Größerwerden des Ausdrucks $\sum E_{ij}(p_i - p_j)^2$ ist nun aber gleichbedeutend mit einem gleichstarken Kleinerwerden von B . Vereinigen wir also die Klassen 2 und 3 rechnerisch miteinander, so erhalten wir einen B -Wert, der gegenüber dem wirklichen zu klein ist.

Auf demselben Wege läßt sich zeigen, daß B zu klein ausfällt, wenn wir an Stelle einer wirklichen K -Klassen-Gattenwahl nur mit einer $(K - 1)$ -Klassen-Gattenwahl rechnen, bei welcher die eine Klasse durch Zusammenlegung zweier benachbarter Klassen der K -Klassen-Einteilung zustande gekommen ist. Man muß beim Beweis nur beachten, daß eine stärkere Paarung gleichklassiger Einzelwesen ja eine schwächere Paarung verschiedenklassiger Einzelwesen bedeutet und diese schwächere Paarung um so mehr zur Auswirkung kommt, je mehr sich die Klassen in ihrem Erscheinungsbild unterscheiden. Ferner ist zu beachten, daß $(p_i - p_j)^2$ um so größer ist, je mehr sich die Erscheinungsbilder der i -ten und der j -ten Klasse voneinander unterscheiden. Wir bekommen allgemein

Satz 18: Eine rechnerische Zusammenlegung erscheinungsbildlicher Klassen, zwischen denen eine vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen besteht, hat zur Folge, daß die Rechnung zu wenige AA -Zygoten liefert und in demselben Betrag zu wenige aa -Zygoten.

Nach dem vorstehenden Satz 18 ist das wirkliche B größer als das durch die Rechnung erhaltene. Ein größeres B aber bewirkt nach Satz 10 einen größeren Erfolg der Ausschaltung von Kranken, ausgenommen im Sonderfall ($\lambda = 1$, $T = -1$). Damit ergibt sich

Satz 19: Eine rechnerische Zusammenlegung erscheinungsbildlicher Klassen, zwischen denen eine vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen besteht, ergibt für die Ausschaltung von Kranken zu ungünstige Erfolgsansichten. Nur in einem Sonderfall werden die Erfolgsansichten richtig berechnet.

Die Wirkung belasteter Verwandtschaftsmitglieder auf die Gattenwahl. In der Einleitung wurde bereits darauf hingewiesen, daß die bei der Gattenwahl wirksame Klassenanzahl nicht nur durch eine feinere Abstufung des Erscheinungsbildes erhöht wird, sondern auch dadurch eine Steigerung erfährt, daß die Belastung durch kranke Verwandtschaftsmitglieder einen Einfluß ausübt. Die so zustande kommende Erhöhung der Klassenanzahl hat aber, wie man sofort sieht, genau dieselbe Wirkung auf die Größe B wie die feinere Einteilung des Erscheinungsbildes, die wir im vorigen Unterabschnitt für die ausgelesenen Einzelwesen in Erwägung gezogen haben. Denn ist ein Gesunder durch ein krankes Verwandtschaftsmitglied seiner näheren Verwandtschaft belastet, so hat er auch die Krankheitsanlage mit größerer Wahrscheinlichkeit als ein Gesunder, der durch einen Kranken in seiner entfernteren Verwandtschaft belastet ist. Und die schwächere Paarung verschiedenklassiger Einzelwesen wirkt sich um so stärker aus, je verschiedener die Schwere der Belastung beschaffen ist. — Hierbei ist unter Verwandtschaft selbstverständlich stets die Blutsverwandtschaft zu verstehen. —

Es gilt

Satz 20: Eine rechnerische Zusammenlegung von verschiedenen verwandtschaftlichen Belastungsklassen, zwischen denen eine vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen herrscht, ergibt zu geringe Erfolgsaussichten für die Ausschaltung von Kranken. Nur in einem Sonderfall werden die Erfolgsaussichten richtig berechnet.

Die Wirkung einer feineren Anpassung der Auslesemaßnahmen an das Erscheinungsbild. Eine weitere in dieser Arbeit gemachte Voraussetzung, die gegenüber der Wirklichkeit eine Einschränkung bedeutet, ist die Annahme der Zwei-Klassen-Auslese. Wir haben vorausgesetzt, daß Kranke von der Fortpflanzung ausgeschaltet werden und daß dabei zwischen den einzelnen Kranken keine Unterschiede gemacht werden. Wir haben ferner vorausgesetzt, daß die Gesunden sich ebenso stark fortpflanzen wie ohne Auslese und dabei zwischen den einzelnen Gesunden keine Unterschiede bestehen. Demgegenüber treten in der Wirklichkeit die verschiedensten Ausbildungsgrade der Krankheit und die verschiedensten Ausbildungsgrade der Gesundheit auf, wobei die leichtesten Krankheitsfälle schon Übergangsfälle zu den schlechtesten Gesundheitsfällen darstellen. Was für Erfolgsaussichten liefert nun die Rechnung, wenn für die zusammengelegten Klassen die durchschnittliche Fortpflanzungsstärke der Einzelklassen angenommen wird?

Rechnen wir bei der Auslese nur mit der Zwei-Klassen-Einteilung in Kranke und Gesunde, dann kommen die Kranken mit der Wahrscheinlichkeit Z_1 zur Fortpflanzung, die Gesunden mit der Wahrscheinlichkeit Z_2 . In der Wirklichkeit soll sich die Klasse der Kranken aus m_1 Unterklassen zusammensetzen, die mit den Wahrscheinlichkeiten $Z'_1, \dots, Z_1^{(m_1)}$ auftreten. Innerhalb der einzelnen Klassen seien die Wahrscheinlichkeiten der Krankheitsanlage entsprechend $p'_1, p''_1, \dots, p_1^{(m_1)}$, wobei $p'_1 > p''_1 > \dots > p_1^{(m_1)}$; nur im Falle des vollständig dominanten Erbgangs besteht Gleichheit zwischen den $p_1^{(i)}$. Für die Wahrscheinlichkeiten Z_1, p_1 und für deren Teilwahrscheinlichkeiten bestehen die Beziehungen

$$Z_1 = Z'_1 + Z''_1 + \dots + Z_1^{(m_1)},$$

$$p_1 = Z'_1 p'_1 + Z''_1 p''_1 + \dots + Z_1^{(m_1)} p_1^{(m_1)}.$$

Setzen wir in der Rechnung nun für die Klasse 1 die durchschnittliche Fortpflanzungsstärke der m_1 Unterklassen an (wobei die Klassengrößen natürlich durch Gewichte berücksichtigt werden), so rechnen wir mit einem bestimmten Z_1 und nehmen an, daß sich dieses Z_1 aus Teilwahrscheinlichkeiten $Z'_1, Z''_1, \dots, Z_1^{(m_1)}$ zusammensetzt, die bei gleicher Fortpflanzungsstärke aller Kranken gelten. Ist in der Wirklichkeit aber die Fortpflanzungsstärke der schwereren Krankheitsgrade kleiner und die Fortpflanzungsstärke der leichteren Krankheitsgrade größer, so setzen wir rechnerisch demnach für die schwereren Krankheitsgrade große Wahrscheinlichkeiten $Z_1^{(i)}$ an und für die leichteren Krankheitsgrade zu kleine Wahrscheinlichkeiten $Z_1^{(i)}$.

Erhöhen wir ein $Z_1^{(k)}$ und vermindern ein $Z_1^{(k+b)}$ um den gleichen Betrag, dann erhöhen wir p_1 , da $p_1^{(k)} > p_1^{(k+b)}$. Wir rechnen also mit einem zu großen p_1 .

Auf dieselbe Weise findet man, daß wegen $p'_2 > p''_2 > \dots > p_2^{(m_2)}$ das errechnete p_2 zu groß ausfällt. Nur im Falle des rezessiven Erbgangs besteht Gleichheit.

Da $\bar{p} = Z_1 p_1 + Z_2 p_2$, so errechnen wir also bei Klassenzusammenlegungen stets ein zu großes \bar{p} , wenn sich die wirkliche Auslese sowohl bei Kranken wie bei Gesunden besser dem

Erscheinungsbild anpaßt. Die Rechnung liefert zu ungünstige Erfolgsaussichten. Die Rechnung liefert nur in zwei Sonderfällen den wirklichen Ausleseerfolg:

erstens im Falle des vollständig dominanten Erbgangs, wenn eine bessere Anpassung der wirklichen Auslesemaßnahmen nur für das Erscheinungsbild der Gesunden zutrifft, zweitens im Falle des rezessiven Erbgangs, wenn eine bessere Anpassung der wirklichen Auslesemaßnahmen nur für das Erscheinungsbild der Kranken gegeben ist.

Wir bekommen

Satz 21: Die rechnerische Zusammenlegung von erscheinungsbildlichen Klassen, die einer dem Erscheinungsbild angepaßten Auslese unterliegen, liefert im Ergebnis zu ungünstige Erfolgsaussichten der Auslesemaßnahmen. Nur in zwei Sonderfällen werden die Erfolgsaussichten richtig errechnet.

Die gemeinsame Wirkung einer feineren Klasseneinteilung bei der Gattenswahl und einer feineren Anpassung der Auslesemaßnahmen an das Erscheinungsbild. Durch Satz 19 und 20 wurde gezeigt, daß der Ausleseerfolg stets vermindert wird (ein Sonderfall ausgenommen, in welchem er gleichbleibt), wenn wir bei der Gattenswahl eine rechnerische Zusammenfassung von Klassen vornehmen und die anschließenden Auslesemaßnahmen gegen die Klasse der Kranken ergriffen werden. Nach Satz 21 wurde gezeigt, daß der Ausleseerfolg vermindert wird (mit Ausnahme von zwei Sonderfällen, in denen er gleichbleibt), wenn wir bei der Auslese eine rechnerische Zusammenfassung von Klassen vornehmen, die in der Wirklichkeit dem Erscheinungsbild angepaßt sind. Reihen wir diese beiden Ergebnisse aneinander, so erhalten wir

Satz 22: Die rechnerische Zusammenlegung von Klassen, zwischen denen eine vorzugsweise Paarung gleichklassiger Einzelwesen besteht und bei denen eine dem Erscheinungsbild angepaßte Auslese statthat, bewirkt im Ergebnis zu geringe Erfolgsaussichten für die wirklich durchgeführten Auslesemaßnahmen. Nur in einem Sonderfall liefert die Rechnung die richtigen Erfolgsaussichten.

Die Wirkung der positiven Auslesemaßnahmen. Bei den bislang erörterten Auslesemaßnahmen haben wir immer nur von Maßnahmen zur Austilgung der Krankheitsanlage gesprochen. In der Wirklichkeit spielen aber auch noch die Maßnahmen eine ganz hervorragende Rolle, die direkt auf die Vermehrung der gesunden Anlagen gerichtet sind. Es wird ja nicht nur die Fortpflanzungsstärke Kranker und belasteter Gesunder gesenkt, sondern es wird auch die Fortpflanzungsstärke des erbgesunden Bevölkerungsteils erhöht. Daß dadurch eine weitere Abnahme der Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage zustande kommt, leuchtet ohne weiteres ein und ist mathematisch leicht zu zeigen.

Bezeichnen wir die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage innerhalb einer Klasse, die in der Bevölkerung mit der Wahrscheinlichkeit z vorkommt, mit p_z , so ist

$$p > \frac{p + \tau z p_z}{1 + \tau z},$$

falls

$$0 > \tau z (p_z - p),$$

d. h. wenn $p_z < p$ bei positivem τ .

Es folgt

Satz 23: Wird die Fortpflanzungsstärke einer Bevölkerungsklasse erhöht, in der die Krankheitsanlage mit einer kleineren Wahrscheinlichkeit vorkommt als in der Gesamt-

bevölkerung, so geht die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage in der Bevölkerung zurück.

Da die Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage innerhalb der Gesunden größer ist als innerhalb der Kranken, so folgt

Satz 24: Werden nicht alle Kranken von der Fortpflanzung ausgeschaltet, dann bewirkt eine erhöhte Fortpflanzungsstärke aller Gesunden eine erhöhte Abnahme der Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage.

In Verbindung mit Satz 21 gilt für eine durchschnittlich erhöhte Fortpflanzungsstärke der Gesunden, daß der Ausleseerfolg größer ist bei Anpassung der Auslesemaßnahmen an das Erscheinungsbild als bei einer für alle Gesunden gleichstarken Fortpflanzungsstärke.

Aus Satz 23 folgt genau so, wenn wir die Gesunden in Gesündere und weniger Gesunde einteilen,

Satz 25: Werden alle Kranken von der Fortpflanzung ausgeschaltet, dann bewirkt eine erhöhte Fortpflanzungsstärke aller erscheinungsbildlich gesünderen Gesunden eine erhöhte Abnahme der Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage.

Unabhängig davon, ob alle oder nur ein Teil der Kranken der Ausschaltung anheimfallen, ergibt sich

Satz 26: Eine erhöhte Fortpflanzungsstärke der gesünderen Gesunden bewirkt eine verkleinerte Wahrscheinlichkeit der Krankheitsanlage.

Zur Erörterung mehrpaariger Erbgänge.

Die Erörterung mehrpaariger (polymerer) Erbgänge ist so lange als unnütz anzusehen, wie es nicht gelungen ist, einen solchen Erbgang tatsächlich für Erbkrankheiten nachzuweisen. Die bloße Annahme ist noch kein Beweis. Und die Annahme wird nicht dadurch gerechtfertigt, daß es für diese oder jene Erbkrankheit nicht gelungen ist, die Gültigkeit des vollständig dominanten oder des rezessiven Erbgangs nachzuweisen. Wenn aus einer Vielzahl von Möglichkeiten nur zwei extreme Sonderfälle untersucht werden und sich keiner von beiden nachweisen läßt, so ist damit keineswegs gesagt, daß die überaus zahlreichen dazwischen möglichen Fälle auch nicht vorliegen können. Ehe nicht erwiesen ist, daß die teilweise dominanten Erbgänge keine Erklärung des Erbgangs einer Erbkrankheit erlauben, ist nicht einzusehen, warum unbedingt die höheren Erbgänge angenommen werden müssen, zumal ja besonders bei den Erbkrankheiten vieles für einen einfachen Erbgang spricht.

Die Erfolgsaussichten von Auslesemaßnahmen werden bei den höheren Erbgängen im allgemeinen natürlich ungünstiger sein als bei einer einfachen Vererbung. Wenn man sich einen genügend hohen mehrfach-rezessiven Erbgang aussucht, kann man sogar zeigen, daß Auslesemaßnahmen selbst in Tausenden von Generationen keine wesentliche Umwandlung einer Bevölkerung herbeiführen können. Es besteht dann eben eine zu kleine Wahrscheinlichkeit dafür, daß eine Krankheitsanlage im Erscheinungsbild erkenntlich wird und somit durch die Auslese erfaßt werden kann.

Die Erörterung eines Erbgangs, in dem eine Krankheitsanlage nur mit einer sehr kleinen Wahrscheinlichkeit in Erscheinung tritt, kommt auf dasselbe heraus, wie wenn man im Falle eines einpaarigen Erbgangs annimmt, daß die Erbbeschaffenheit AA nur sehr selten das

Erscheinungsbild „krank“ hervorruft. Wenn man ein genügend seltenes In-Erscheinung-treten annimmt, dann kann man auch hier zeigen, daß Auslesemaßnahmen selbst nach Tausenden von Generationen keine wesentliche Austilgung der betreffenden Krankheit herbeiführen können. Es kann dann aber auch keine Rede mehr davon sein, daß die betreffende Krankheit vererbbar ist. Je seltener die Erbbeschaffenheit AA das Erscheinungsbild „krank“ hervorruft, um so mehr sind die Umwelteinflüsse, die bei der Entwicklung der Anlagen wirksam sind, für das Zustandekommen des Erscheinungsbildes „krank“ verantwortlich zu machen. Der statistische Nachweis einer Vererbung ist hier wie auch im Falle eines hohen mehrpaarigen Erbgangs überhaupt nicht möglich.

Vergleich der Funkortungsmethoden nach Wedemeyer und Bahlen¹⁾.

Von A. Klose in Berlin.

Für die Funkortung, also für die Bestimmung des geographischen Ortes eines Schiffes, Luftschiffes oder Flugzeuges aus Funkpeilungen fester Landstationen, werden im wesentlichen zwei Verfahren angewandt. Werden die Peilungen von der Bordstation ausgeführt, so spricht man von „Eigenpeilungen“. Gemessen werden die Azimute, unter denen die Landstationen von Bord aus erscheinen. Jede Peilung liefert eine Standlinie der Bordstation, die in der Nautik als Azimutgleiche bezeichnet wird. Der Schnitt zweier nicht zusammenfallender Azimutgleichender liefert den geographischen Ort der Bordstation. Werden die Peilungen von festen Landstationen (bzw. von einer Gruppe von mindestens zwei Landstationen) ausgeführt, so spricht man von „Fremdpeilungen“. Die Standlinien der Bordstation sind jetzt Großkreise. Der Schnitt zweier von verschiedenen Landstationen aus gepeilten Großkreise liefert wieder den Ort der Bordstation. Die von den Landstationen gepeilten Azimute werden gegenwärtig²⁾ auf volle Grade abgerundet mitgeteilt. Die unter günstigen Bedingungen erreichbare Meßgenauigkeit wird mit 2° – 5° angegeben. Bei Eigenpeilungen liegen die Verhältnisse günstiger. Überhaupt ist damit zu rechnen, daß die technischen Schwierigkeiten in Kürze überwunden sind. Eine Methode der Ortsbestimmung aus Funkpeilungen, die sich den fortschreitenden Ansprüchen ohne weiteres anpaßt, scheint mir daher außerordentlich wünschenswert zu sein.

Bei den Verfahren, die gegenwärtig²⁾ zur Auswertung der Funkpeilungen benutzt werden, treten ganz erhebliche Schwierigkeiten auf, sobald die Längendifferenz zwischen Bord- und Landstation nicht mehr als klein angesehen werden kann (wenn etwa die Längendifferenz 6° übersteigt). Die gebräuchlichen Seekarten sind bekanntlich nach dem Merkatorwurf hergestellt, in dem lediglich die Logodromen oder Kursgleichenden geradlinig abgebildet werden.

¹⁾ Aus dem Institut für angewandte Mathematik der Universität Berlin.

²⁾ Nautischer Funkdienst 1935, S. 32.