Die Bestimmung der Variation von Merkmalen selektiv ausgemerzter Individuen.

Von *Georg Duncker.*

Bei der statistischen Untersuchung einzelner Merkmale an größeren Individuenmengen trifft man nicht selten auf Befunde, welche nur unter der Annahme von Selektion erklärlich werden. Dabei liegt dann in der Regel der Fall vor, daß sich aus der Untersuchung zwei Beobachtungsreihen ergeben, deren eine den Zustand des Merkmals vor, deren andere den Zustand desselben nach erfolgter Selektion darstellt. Es fehlt also die direkte Kenntnis des Merkmals bei den selektiv ausgemerzten Individuen oder, anders ausgedrückt, der Verteilung der letzteren auf die in den beiden Reihen beobachteten Varianten des Merkmals.

Im folgenden wird ein Weg gezeigt, die Frequenzverteilung der selektiv ausgemerzten Individuen bezüglich eines einzelnen Merkmals aus den erwähnten beiden Beobachtungsreihen abzuleiten und damit, sofern es sich um ein numerisches Merkmal handelt, seine Bestimmungswerte (das arithmetische Mittel, die Hauptabweichung, die Momentquotienten höherer Ordnung) zu ermitteln. Die angeführten Beispiele sollen nur den Gang der Rechnung veranschaulichen.

1.

Untersucht man eine gegebene Individuenmenge (n) auf die Variation eines individuellen Altersabänderungen nicht unterliegenden Merkmals zu zwei getrennten Zeitpunkten, so findet man

a) eine durch die allgemeine Sterblichkeit bedingte Abnahme der Individuenzahl,

b) entweder die gleiche oder eine abgeänderte Verteilung der relativen Variantenfrequenzen des Merkmals.

Im letzteren Fall liegt Selektion bezüglich irgendwelcher Varianten des Merkmals vor, die ihrerseits direkt oder, infolge korrelativer Variation des untersuchten zu anderen Merkmalen, indirekt sein kann. Durch die Veränderung der relativen Variantenfrequenzen findet bei numerischen Merkmalen, welche der Selektion unterliegen, eine Abänderung aller oder einiger ihrer Bestimmungswerte statt.

Die gesamte Todesrate der untersuchten Individuenmenge zwischen

dem ersten und dem zweiten Untersuchungszeitpunkt sei m_0. Dann beträgt die Zahl der überlebenden Individuen an letzterem

$$n' = n\ (1 - m_0),$$

oder es ist

$$m_0 = 1 - \frac{n'}{n}.$$

Die Gesamttodesrate ist das Mittel der Todesraten der Einzelvarianten des untersuchten Merkmals. Diese setzen sich aus zwei Summanden, der für die einzelnen Varianten verschiedenen selektiven (s_ν) und der für alle Varianten konstanten neutralen Rate (c) zusammen, so daß

$$\begin{aligned} m_0 &= \frac{1}{n} \Sigma\ (m_\nu) \\ &= c + \frac{1}{n} \Sigma\ (s_\nu) \\ &= c + s_0, \end{aligned}$$

wo s_0 die mittlere selektive Todesrate des Merkmals bedeutet. Die Todesrate einer Einzelvariante ist

$$m_\nu = c + s_\nu.$$

Die Werte m, c und s sind sämtlich notwendig positiv und liegen so lange zwischen den Grenzen Null und Eins, als Selektion an dem Merkmal zur Beobachtung gelangt. Ist $m_0 = 0$, so findet innerhalb der Individuenmenge zwischen den zwei Untersuchungszeitpunkten überhaupt kein Todesfall statt; es ist also auch $c = s_0 = 0$ und ebenso die einzelnen $s_\nu = 0$. Ist dagegen $m_0 = 1$, so ist die Gesamtheit der Individuen seit der ersten Untersuchung ausgestorben und daher entweder

$$c = 1,\ s_0 = 0$$

oder

$$c + s_0 = 1,$$

somit auch

$$0 < c < 1,\ 0 < s_0 < 1.$$

Demnach kann c sowohl den Grenzwert Null wie den Grenzwert Eins erreichen, s_0 dagegen zwar gleich oder größer als Null, aber nie gleich Eins werden. Die Grenzwerte der einzelnen s_ν sind natürlich Null und Eins.

Die Variantenfrequenzen des untersuchten Merkmals seien im ersten Zeitpunkt

$$f_1 + f_2 + \ldots + f_z = n,$$

im zweiten

$$f_1' + f_2' + \ldots + f_z' = n',$$

wo

$$n' = n\ (1 - m_0) = n\ (1 - c - s_0).$$

Dann beträgt die Zahl der abgestorbenen Individuen mit der Variante V_ν

$$f_\nu - f'_\nu = f_\nu (c + s_\nu)$$
$$= f_\nu m_\nu,$$

so daß

$$s_\nu = 1 - c - \frac{f'_\nu}{f_\nu}$$

und

$$m_\nu = 1 - \frac{f'_\nu}{f_\nu},$$

oder es ist, wenn

$$f_\nu : n = \varphi_\nu,\ f'_\nu : n' = \varphi'_\nu,$$

die relative Frequenz der Variante V_ν unter den überlebenden Individuen

$$\varphi'_\nu = \frac{\varphi_\nu (1 - c - s_\nu)}{1 - c - s_0},$$

so daß

$$s_\nu = 1 - c - \frac{\varphi'_\nu}{\varphi_\nu} (1 - c - s_0)$$

und

$$m_\nu = 1 - \frac{\varphi'_\nu}{\varphi_\nu} (1 - c - s_0).$$

Der kleinste für m_ν gefundene Wert m_x ist als die neutrale Todesrate c zu betrachten; daher ist

$$m_x = c$$
$$s_x = 0.$$

Beispiel 1.

67 junge 15—30 mm lange Elbbutt, unter denen sich 25 linksäugige befanden, wurden in demselben Gefäß gemeinschaftlich einem längeren Transport unterzogen; es kamen lebend an 14 links- und 31 rechtsäugige. Man findet also

$$m_0 = 1 - \frac{45}{67} = 0{,}3284$$
$$m_l = 1 - \frac{14}{25} = 0{,}4400$$
$$m_r = 1 - \frac{31}{42} = 0{,}2619 = c$$
$$s_0 = m_0 - c = 0{,}0665$$
$$s_l = m_l - c = 0{,}1781$$
$$s_r = 0.$$

	l	r	Σ
f	25	42	67
$f \cdot c$	6,55	11	17,55
$f \cdot s$	4,45	0	4,45
f'	14	31	45

Beispiel 2 (fingiert).

Von 382 jungen *Syngnathus typhle* L. aus Plymouth erreichten 302 die Geschlechtsreife. Ihre Rumpfringzahlen waren:

V	17	18	19	n
f	60	294	28	382
f'	22	252	28	302.

Hieraus ergibt sich:

$$m_0 = 1 - \frac{302}{382} = 0{,}2094$$

$$m_{17} = 1 - \frac{22}{60} = 0{,}6333$$

$$m_{18} = 1 - \frac{252}{294} = 0{,}1429$$

$$m_{19} = 1 - \frac{28}{28} = 0 = c$$

$$s_0 = 0{,}2094$$
$$s_{17} = 0{,}6333$$
$$s_{18} = 0{,}1429$$
$$s_{19} = 0.$$

sowie die Variationsreihe der ausgemerzten Individuen:

V	17	18	$n \cdot s_0$
$f \cdot s$	38	42	80.

folglich

	A	v
jugendlich	17,91885	0,47028
ausgemerzt	17,52500	0,49937
geschlechtsreif	18,01987	0,41113.

Die ausgemerzten Individuen hatten eine wesentlich niedrigere, aber viel variablere Rumpfringzahl als die überlebenden.

Im ersten Beispiel überwiegt die neutrale die selektive Todesrate, im zweiten ist jene gleich Null.

2.

In der Regel jedoch wird man nicht dieselbe Individuengruppe zu zwei getrennten Zeitpunkten untersuchen können, sondern zwei Gruppen

verschiedener Altersstufen miteinander vergleichen müssen. Die Variationsreihe der jugendlichen Gruppe mit den Frequenzen $\Sigma(f) = n$ sei als primäre, die der älteren Gruppe mit den Frequenzen $\Sigma(f') = n'$ als sekundäre bezeichnet. Dann bleibt die neutrale Todesrate c (abgesehen vom Menschen in Staaten mit verläßlicher Volkszählung) unbekannt. Trotzdem läßt sich aber wenigstens der Quotient der selektiven Todesrate mit dem Komplementwert der neutralen $\left(\frac{s}{1-c}\right)$ feststellen. Es muß nämlich mindestens eine Variante, V_x, existieren, für welche $s_x = 0$, d. h. für welche keine selektive Todesrate in Betracht kommt. Für diese wird

$$f'_x = f_x(1-c)$$

und der Quotient

$$\frac{\varphi_x}{\varphi'_x} = \frac{1-c-s_0}{1-c}$$

ein Minimum, da der entsprechende Quotient für alle Varianten, welche der Selektion unterliegen,

$$\frac{\varphi_\nu}{\varphi'_\nu} = \frac{1-c-s_0}{1-c-s_\nu}$$

größer sein muß, denn es ist hier $s_\nu > 0$. Dann aber ist

$$\frac{\varphi_x \varphi'_\nu}{\varphi'_x \varphi_\nu} = 1 - \frac{s_\nu}{1-c},$$

mithin

$$\frac{s_\nu}{1-c} = 1 - \frac{\varphi_x \varphi'_\nu}{\varphi'_x \varphi_\nu}$$

$$= 1 - \frac{f_x f'_\nu}{f'_x f_\nu}$$

und

$$\frac{s_0}{1-c} = 1 - \frac{\varphi_x}{\varphi'_x}.$$

Man erhält also statt der selektiven Todesraten s_ν die vergrößerten Werte $\frac{s_\nu}{1-c}$, die zueinander in demselben Verhältnis stehen wie jene. Mit diesen aber sind die relativen Frequenzen der selektiv ausgemerzten Individuen ($[\varphi_\nu]$) ohne weiteres aus der primären Variationsreihe zu berechnen, denn es ist

$$[\varphi_\nu] = \frac{f_\nu \frac{s_\nu}{1-c}}{n \frac{s_0}{1-c}} = \varphi_\nu \frac{s_\nu}{s_0}.$$

Die relativen Frequenzen der der neutralen Todesrate verfallenen Individuen sind notwendig identisch mit denen der primären Variationsreihe, da

$$\frac{f_\nu \cdot c}{n \cdot c} = \varphi_\nu.$$

Für numerische Merkmale sind daher auch die Bestimmungswerte der der neutralen Todesrate verfallenen Individuen identisch mit denen der primären Variationsreihe; diejenigen der selektiv ausgemerzten sind aus ihrer durch die relativen Frequenzen $[\varphi_\nu]$ gegebenen Variationsreihe zu ermitteln. Die Reihe der sämtlichen (neutral und selektiv) abgestorbenen Individuen würde, wenn bekannt, einen Mittelwert ergeben, welcher zwischen denen dieser beiden Untergruppen liegt und sich dem der primären Variationsreihe um so mehr nähert, je größer c im Verhältnis zu s_0.

Die Beschaffenheit der selektiv ausgemerzten Individuen hinsichtlich des untersuchten Merkmals läßt sich also aus den Unterschieden seiner primären und seiner sekundären Variationsreihe auch dann feststellen, wenn die neutrale und damit die gesamte Todesrate des Materials unbekannt bleibt.

Ist die Gesamttodesrate m_0 irgendwie abschätzbar, z. B. gleich β, so ist, wenn $\frac{s_0}{1-c} = \alpha$,

$$m_0 = c + s_0 = \beta$$

$$c = \frac{\beta - \alpha}{1 - \alpha}$$

$$1 - c = \frac{1 - \beta}{1 - \alpha}$$

$$s_0 = \alpha \frac{1 - \beta}{1 - \alpha}.$$

Beispiel 1.

Verschiedene Zählungen junger, unter 10 cm langer Flundern von den holsteinischen Küsten ergaben 36 % linksäugige, solche größerer, über 20 cm langer dagegen nur 25 % linksäugiger Exemplare:

%	L	R
φ	36	64
φ'	25	75.

Es ist daher

$$\frac{s_0}{1-c} = 1 - \frac{64}{75} = 0{,}1467$$

$$\frac{s_r}{1-c} = 0$$

$$\frac{s_l}{1-c} = 1 - \frac{64 \cdot 25}{75 \cdot 36} = 0{,}4074.$$

Ferner wäre

bei $m_0 = 0{,}8$	bei $m_0 = 0{,}6$
$s_0 = 0{,}0344$	$s_0 = 0{,}06875$
$s_l = 0{,}0955$	$s_l = 0{,}19097$
$c = 0{,}7656$	$c = 0{,}53125.$

Beispiel 2.

Von 1120 Flundern aus Plymouth waren

	♂		♀		% L	
	L	R	L	R	♂	♀
unter 20 cm.....	22	287	11	251	7,14	4,20
über 20 „	18	276	9	247	6,12	3,52.

Hieraus ergibt sich:

♂	♀
$\frac{s_0}{1-c} = 0{,}0106$	$\frac{s_0}{1-c} = 0{,}0071$
$\frac{s_l}{1-c} = 0{,}1492$	$\frac{s_l}{1-c} = 0{,}1681,$

d. h. die an sich schon selteneren linksäugigen Weibchen werden mit zunehmender Totallänge durch Selektion nach Augenstellung stärker ausgerottet als die linksäugigen Männchen.

Beispiel 3 (vgl. Beispiel 2 des vorigen Abschnitts).

Nicht geschlechtsreife (iuv.) und geschlechtsreife (ad.) *Syngnathus typhle* L. ergaben die individuell unveränderlichen Rumpfringzahlen:

Fundort		V: 16	17	18	19	20	n	(Mittl. Totallg. cm)
Ostsee ..	iuv. ..	10	128	16	—	—	154	(9,85)
	ad.	9	105	33	—	—	147	(19,11)
Plymouth	iuv. ..	—	60	294	28	—	382	(15,625)
	ad.	—	22	252	28	—	302	(23,22)
Neapel ..	iuv. ..	—	—	5	79	21	105	(16,25)
	ad.	—	—	21	155	47	223	(22,97).

Somit beträgt $\frac{s_v}{1-c}$ für die einzelnen Varianten und Lokalformen:

V	Ostsee	Plymouth	Neapel
16	0,5636	—	—
17	0,6023	0,6333	—
18	0,0000	0,1429	0,0000
19	—	0,0000	0,5384
20	—	—	0,4671
$\frac{s_0}{1-c}$ ..	0,5372	0,2094	0,4943.

Hier ist die Ungleichheit der Selektionsrichtung bei den verschiedenen Lokalformen beachtenswert.

Für das Plymouth-Material findet man folgende Verteilung seiner relativen Variantenfrequenzen:

V	φ	$[\varphi]$	φ'
17.....	15,7	47,5	7,3
18.....	77,0	52,5	83,4
19.....	7,3	—	9,3

und die Bestimmungswerte:

	iuv.	ausgemerzte	ad.
A.....	17,91885	17,52500	18,01987
v.....	0,47028	0,49937	0,41113
β_3	—0,26538	—0,10013	0,14082
β_4	4,32922	1,01003	5,75367.

Nimmt man jetzt willkürlich eine neutrale Todesrate $c = 0{,}3$ für dasselbe Material an, so ist

V	s_ν	m_ν	f	$f \cdot s_\nu$	$f \cdot c$	$f \cdot m_\nu$	f'
17 ...	0,4433	0,7433	60	26,6	18,0	44,6	15,4
18 ...	0,1000	0,4000	294	29,4	88,2	117,6	176,4
19 ...	0,0000	0,3000	28	0,0	8,4	8,4	19,6
	0,1466	0,4466	382	56,0	114,6	170,6	211,4
	$= s_0$	$= m_0$	$= n$	$= n \cdot s_0$	$= n\,c$	$= n \cdot m_0$	$= n'$

	f	$f \cdot s_\nu$	$f \cdot c$	$f \cdot m_\nu$	f'
A.....	17,91885	17,52500	17,91885	17,78781	18,01987
v.....	0,47028	0,49937	0,47028	0,51540	0,41113.

Die relative Frequenzverteilung und damit die Bestimmungswerte bei den selektiv ausgemerzten ($f \cdot s_\nu$) und bei den überlebenden Individuen (f') bleiben also trotz der neuen Annahme unverändert; diejenigen der auf Grund der neutralen Todesrate abgestorbenen Individuen ($f \cdot c$) stimmen selbstverständlich mit denen der primären Variationsreihe (f) überein. Dagegen sind die relativen Frequenzen und die Bestimmungswerte der Gesamtheit der abgestorbenen Individuen ($f \cdot m_\nu$) je nach dem für c angenommenen Wert verschieden; so erhielte man z. B. für $c = 0{,}45$: $m_0 = 0{,}5652$, $A = 17{,}83650$, $v = 0{,}45516$.

Eingegangen am 1. Mai 1917.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Duncker Georg

Artikel/Article: Die Bestimmung der Variation von Merkmalen selektiv ausgemerzter Individuen. 23-30