Решение одной математической проблемы, связанной с теорией наследственности.

С. Бернштейн.

I.

Предположим, что мы имеем N классов индивидов, обладающих свойством, что скрещивание каких-нибудь двух из рассматриваемых индивидов производит индивидов, принадлежащих к одному из упомянутых N классов. Рассматриваемую совокупность классов индивидов мы будем называть замкнутым биотипом. Мы оставляем совершенно в стороне вопрос о том, возможно ли непосредственно по внешнему виду определить, к какому классу относится каждый данный индивид; мы допускаем лишь, что при скрещивании индивида класса i с индивидом класса k, вероятность появления индивида класса l имеет вполне определенное значение $A^l_{i,k} = A^l_{k,i}$. Вероятности $A^l_{i,k}$, связанные соотношением $\sum_{l=1}^{l=N} A^l_{i,k} = 1$, мы будем называть коэффициентами наследственности данного биотипа. В таком случае, если $\alpha_1^0, \alpha_2^0, \ldots \alpha_N^0$ представляют собой произвольные вероятности принадлежности каждого индивида к одному из N классов, то в ближайшем следующем поколении соответствующие вероятности $\alpha_1^1, \alpha_2^1, \ldots \alpha^1_N$ определятся [1]) формулами:

$$\alpha_1^1 = \sum_{i,k} A^1_{i,k}\alpha^0_i\alpha^0_k\,, \quad \alpha_2^1 = \sum_{i,k} A^2_{i,k}\alpha^0_i\alpha^0_k\,, \ldots, \quad \alpha_N^1 = \sum_{i,k} A^N_{i,k}\alpha^0_i\alpha^0_k\,, \tag{1}$$

и точно также для следующего потомства:

$$\alpha_1'' = \sum_{i,k} A^1_{i,k}\alpha^1_i\alpha^1_k, \quad \alpha''_2 = \sum_{i,k} A^2_{i,k}\alpha^1_i\alpha^1_k, \ldots \alpha''_N = \sum A^N_{i,k}\alpha^1_i\alpha^1_k \tag{2}$$

и т. д.

Применяя те же итеративные формулы, мы можем получить распределение вероятностей для любого последующего поколения.

Задача, которую мы ставим, состоит в следующем:

---

[1]) Наши формулы, очевидно, предполагают полное отсутствие какого бы то ни было отбора: размножение биотипа происходит в условиях панмиксии. В следующей статье мною будут рассмотрены различные случаи отбора.

Каковы должны быть коэффициенты наследственности для того, чтобы при панмиксии распределение вероятностей, осуществленное в первом потомстве, передавалось неизменным во всех последующих поколениях?

Если коэффициенты наследования удовлетворяют поставленному условию, то мы говорим, что соответствующий им закон наследования удовлетворяет принципу стационарности.

2. В настоящей статье[1]) я не буду останавливаться на тех принципиальных соображениях, которые привели меня к убеждению, что при построении математической теории эволюции следует в основу положить законы наследования, подчиняющиеся принципу стационарности. Замечу только, что закон Менделя, которым определяется наследование большинства точно изученных элементарных признаков, подчиняется выше упомянутому принципу[2]). Закон Менделя касается трех классов индивидов, из которых первые два составляют 2 чистые расы, а третий — расу гибридов, возникающую всегда от скрещивания между собой двух индивидов, принадлежащих к противоположным чистым расам. Таким образом $A^1_{1,1} = A^2_{2,2} = 1$, $A^2_{1,1} = A^1_{2,2} = 0$, $A^3_{1,2} = 1$, $A^3_{1,1} = A^3_{2,2} = A^1_{1,2} = A^2_{1,2} = 0$. Остальные 9 коэффициентов, согласно экспериментам Менделя и его последователей имеют вполне определенное численное значение, а именно: $A^1_{3,3} = A^2_{3,3} = \frac{1}{4}$, $A^3_{3,3} = \frac{1}{2}$, $A^1_{1,3} = A^2_{2,3} = A^3_{1,3} = A^3_{2,3} = \frac{1}{2}$, $A^2_{1,3} = A^1_{2,3} = 0$.

Таким образом, формулы (1) получают вид

$$\alpha^1_1 = \left(\alpha^0_1 + \frac{1}{2}\alpha^0_3\right)^2, \quad \alpha^1_2 = \left(\alpha^0_2 + \frac{1}{2}\alpha^0_3\right)^2, \quad \alpha^1_3 = 2\left(\alpha^0_1 + \frac{1}{2}\alpha^0_3\right)\left(\alpha^0_2 + \frac{1}{2}\alpha^0_3\right), \tag{3}$$

из которых простой подстановкой получаем

$$\alpha''_1 = \left[\left(\alpha^0_1 + \frac{1}{2}\alpha^0_3\right)^2 + \left(\alpha^0_1 + \frac{1}{2}\alpha^0_3\right)\left(\alpha^0_2 + \frac{1}{2}\alpha^0_3\right)\right]^2 =$$

$$= \left(\alpha^0_1 + \frac{1}{2}\alpha^0_3\right)^2 \left[\alpha^0_1 + \alpha^0_2 + \alpha^0_3\right]^2 \tag{4}$$

т. е. $\alpha''_1 = \alpha^1_1$, т. к. $\alpha^0_1 + \alpha^0_2 + \alpha^0_3 = 1$.

Таким же образом убеждаемся что $\alpha''_2 = \alpha^1_2$, $\alpha''_3 = \alpha^1_3$. Следовательно, закон Менделя действительно подчиняется принципу стационарности.

---

[1]) См. мою статью „О приложении математики к биологии" в „Науке на Украине" 1922, I.

[2]) Johannsen. Elemente der exacten Erblichkeitslehre 3-e Aufl. (стр. 486).

3. Первый весьма важный результат, который мы хотим теперь получить, состоит в следующем:

Теорема. Если три класса индивидов составляют замкнутый биотип, подчиняющийся принципу стационарности, причем скрещивание индивидов 1-го и 2-го класса всегда приводит к индивидам 3-го класса, то 1-й и 2-й класс представляют собой чистые расы, подчиняющиеся при скрещивании закону Менделя.

Для упрощения письма, мы изменим обозначения формул (1), пользуясь тем, что у нас всего три различных класса, и будем обозначать через α, β, γ вероятности индивиду родительского поколения принадлежать соответственно к 1-му, 2-му и 3-му классам. Тогда, обозначая через α_1, β_1, γ_1 соответствующие вероятности для сыновнего поколения, можем формулы (1) написать в виде

$$\begin{aligned} \alpha_1 &= A_{11}\alpha^2 + 2A_{12}\alpha\beta + A_{22}\beta^2 + 2A_{13}\alpha\gamma + 2A_{23}\beta\gamma + A_{33}\gamma^2 = f(\alpha, \beta, \gamma) \\ \beta_1 &= B_{11}\alpha^2 + 2B_{12}\alpha\beta + B_{22}\beta^2 + 2B_{13}\alpha\gamma + 2B_{23}\beta\gamma + B_{33}\gamma^2 = f_1(\alpha, \beta, \gamma) \\ \gamma_1 &= C_{11}\alpha^2 + 2C_{12}\alpha\beta + C_{22}\beta^2 + 2C_{13}\alpha\gamma + 2C_{23}\beta\gamma + C_{33}\gamma^2 = \varphi(\alpha, \beta, \gamma) \end{aligned} \tag{5}$$

Вообще $A_{ik} + B_{ik} + C_{ik} = 1$. Поэтому, согласно условию теоремы, из того, что $C_{12} = 1$, заключаем, что $B_{12} = A_{12} = 0$, так как очевидно ни один из коэффициентов не отрицателен.

Математическая задача, стоящая перед нами, заключается в определении квадратичных форм с не-отрицательными коэффициентами f, f_1, φ, обладающих свойством, что $f + f_1 + \varphi = (\alpha + \beta + \gamma)^2$, по условию, что

$$\begin{aligned} f(\alpha_1, \beta_1, \gamma_1) &= f(\alpha, \beta, \gamma) = \alpha_1 \\ f_1(\alpha_1, \beta_1, \gamma_1) &= f_1(\alpha, \beta, \gamma) = \beta_1 \\ \varphi(\alpha_1, \beta_1, \gamma_1) &= \varphi(\alpha, \beta, \gamma) = \gamma_1 \end{aligned} \tag{6}$$

(причем последнее равенство является следствием из первых двух), коль скоро $\alpha + \beta + \gamma = 1$.

Очевидно, что уравнения (6) не могут обладать только конечным числом решений, т. к. в этом случае α_1, β_1, γ_1 были бы функциями $\alpha + \beta + \gamma$, и, следовательно, мы имели бы $\alpha_1 = p(\alpha + \beta + \gamma)^2$, что невозможно, т. к. коэффициент при $\alpha\beta$ должен быть равен 0, поэтому уравнения (6) можно переписать в виде

$$\begin{aligned} \alpha_1 &= \alpha(\alpha + \beta + \gamma) + k\,F(\alpha, \beta, \gamma) \\ \beta_1 &= \beta(\alpha + \beta + \gamma) + k_1 F(\alpha, \beta, \gamma) \\ \gamma_1 &= \gamma(\alpha + \beta + \gamma) - (k + k_1) F(\alpha, \beta, \gamma) \end{aligned} \tag{7}$$

где $F(\alpha, \beta, \gamma)$ есть однородная форма, характеризующаяся тем, что $F(\alpha_1, \beta_1, \gamma_1) = 0$, каковы бы ни были начальные значения α, β, γ.

Легко видеть, что $F(\alpha, \beta, \gamma)$ должно быть квадратичной, а не линейной формой, т. к. между $\alpha_1, \beta_1, \gamma_1$ не может быть линейного соотношения вида $l\alpha_1 + m\beta_1 + n\gamma_1 = lf(\alpha, \beta, \gamma) + mf(\alpha, \beta, \gamma) + n\varphi(\alpha, \beta, \gamma) = 0$ с $n \gtrless 0$, вследствие того, что f и f_1 лишены члена $\alpha\beta$, который имеется в φ. Предположение же, что $n = 0$, также невозможно, потому что оно влечет за собой $lm < 0$, так что можно положить $l = 1$, $m = -p$, где $p > 0$; поэтому последнее уравнение (7) получило бы форму

$$\gamma_1 = \gamma(\alpha + \beta + \gamma) + (A\alpha + B\beta + C\gamma)(\alpha - p\beta)$$

и, т. к. коэффициенты при α^2 и β^2 не отрицательны, то $A \geq 0$ и $B \leq 0$, а вместе с тем, по условию теоремы, $B - Ap = 2$. Итак $F(\alpha, \beta, \gamma)$ есть квадратичная форма, k и k_1 — численные коэффициенты, причем, не нарушая общности, можем положить $k = 1$; в таком случае очевидно $k_1 = 1$, и коэффициент при $\alpha\beta$ в многочлене $F(\alpha, \beta, \gamma)$ равен -1, т. к. $f(\alpha, \beta, \gamma)$ так же, как и $f_1(\alpha, \beta, \gamma)$ не содержит члена $\alpha\beta$. Остается определить коэффициенты многочлена $F(\alpha, \beta, \gamma) = a\alpha^2 + b\beta^2 - \alpha\beta + c\alpha\gamma + d\beta\gamma + e\gamma^2$. Прежде всего замечаем, что $a = b = 0$; действительно, a не может быть положительно, потому что коэффициент при α^2 в $f(\alpha, \beta, \gamma)$ не превышает 1, и не может быть отрицательным, т. к. иначе коэффициент при α^2 в $f_1(\alpha, \beta, \gamma)$ был бы отрицательным; аналогичным образом убеждаемся в том, что и $b = 0$.

Для определения остальных коэффициентов замечаем, пользуясь формулами (7), что уравнения (6) стационарности преобразуются в единственное уравнение

$$F(\alpha S + F, \beta S + F, \gamma S - 2F) = 0 \tag{8}$$

которое должно соблюдаться при всевозможных значениях α, β, γ, если мы для сокращения положим $S = \alpha + \beta + \gamma$.

Разлагая уравнение (8) по формуле Тейлора, находим

$$S^2F + SF.(F'_\alpha + F'_\beta - 2F'_\gamma) + F^2.F(1, 1, -2) = 0 \tag{9}$$

или, сокращая на F,

$$F(1, 1, -2).F(\alpha, \beta, \gamma) = -S^2 + S.(2F'_\gamma - F'_\alpha - F'_\beta) \tag{10}$$

Но, т. к., в силу ранее сделанного замечания, F не может разлагаться на множителей, то $F(1, 1, -2) = 0$ и сокращая уравнение (10) на S, получаем, наконец, тожество

$$S = 2F'_\gamma - F'_\alpha - F'_\beta, \tag{11}$$

или $$\alpha + \beta + \gamma = 2(c\alpha + d\beta + 2e\gamma) + \beta - c\gamma + \alpha - d\gamma,$$

откуда $$c = d = 0, \quad e = \frac{1}{4}$$

Следовательно, $F(\alpha, \beta, \gamma) = \frac{1}{4}\gamma^2 - \alpha\beta$, поэтому

$$f(\alpha, \beta, \gamma) = \alpha(\alpha + \beta + \gamma) + \frac{1}{4}\gamma^2 - \alpha\beta = \left(\alpha + \frac{\gamma}{2}\right)^2$$

$$f_1(\alpha, \beta, \gamma) = \beta(\alpha + \beta + \gamma) + \frac{1}{4}\gamma^2 - \alpha\beta = \left(\beta + \frac{\gamma}{2}\right)^2 \tag{12}$$

$$\varphi(\alpha, \beta, \gamma) = \gamma(\alpha + \beta +) + 2\alpha\beta - {}^1/_2\gamma^2 = 2\left(\alpha + \frac{\gamma}{2}\right)\left(\beta + \frac{\gamma}{2}\right)$$

Что и требовалось доказать.

4. Закон Менделя, как мы показали, является необходимым следствием из принципа стационарности, если скрещивание 1-го и 2-го класса всегда приводит к 3-му классу; при этом мы à priori не предполагали даже, что 1-й и 2-й классы представляют чистые расы. С теоретической точки зрения интересно исследовать возможны ли другие законы скрещивания чистых рас [1]), совместимые с принципом стационарности.

Итак, допустим теперь, что коэффициенты при α^2 в $f(\alpha, \beta, \gamma)$ и при β^2 в $f_1(\alpha, \beta, \gamma)$ равны соответственно единице. Повторяя рассуждение, которое привело нас к только что доказанной теореме, мы снова приходим к уравнениям (7), где $F = -a\alpha\beta + c\alpha\gamma + d\beta\gamma + e\gamma^2$, причем можем положить $k = 1$, $k_1 = \lambda$. Для определения 5 коэффициентов a, c, d, e, λ в данном случае имеем вместо (11) тожество

$$S = (1 + \lambda) F'_\gamma - F'_\alpha - \lambda F'_\beta, \tag{13}$$

из которого получаем значения c, d, e при помощи двух параметров a и λ

$$d = \frac{-a + 1}{\lambda + 1}, \quad c = \frac{-a\lambda + 1}{\lambda + 1}, \quad e = \frac{-a\lambda + \lambda + 1}{(\lambda + 1)^2}.$$

Таким образом самый общий вид многочлена F, удовлетворяющего нашему требованию:

$$F = -a\alpha\beta + \frac{-a\lambda + 1}{\lambda + 1}\alpha\gamma + \frac{-a + 1}{\lambda + 1}\beta\gamma + \frac{-a\lambda + \lambda + 1}{(\lambda + 1)^2}\gamma^2,$$

откуда, полагая $a\lambda = b$, можем написать

$$F = -a\alpha\beta + \frac{1 - b}{a + b}a\alpha\gamma + \frac{1 - a}{a + b}a\beta\gamma + \frac{a + b - ab}{(a + b)^2}a\gamma^2$$

[1]) Чистой расой мы называем такой класс, который при внутреннем скрещивании производит только индивидов собственного класса.

и, посредством простых алгебраических преобразований, находим, наконец:

$$f=\left[\alpha+\frac{a}{a+b}\gamma\right]\left[\alpha+(1-a)\beta+\left(1-\frac{ab}{a+b}\right)\gamma\right]$$

$$f_1=\left[\beta+\frac{b}{a+b}\gamma\right]\left[(1-b)\alpha+\beta+\left(1-\frac{ab}{a+b}\right)\gamma\right] \tag{14}$$

$$\varphi=(a+b)\left[\alpha+\frac{a}{a+b}\gamma\right]\left[\beta+\frac{b}{a+b}\gamma\right]$$

Для того, чтобы коэффициенты не были отрицательны, необходимо и достаточно прибавить еще условия $0 \leq a \leq 1$, $0 \leq b \leq 1$. В частности, если $a=b=1$, формулы (14) совпадают с (12).

Вопрос о том, встречаются ли в действительности случаи наследования, подчиняющиеся формулам (14) при $a<1$, $b<1$, может быть решен только экспериментально. С точки зрения теоретической, формулы (14) дают самый общий закон наследования замкнутого биотипа, состоящего из трех классов при условии, что 2 класса являются чистыми расами. Легко видеть, что единственный закон наследования, при котором все 3 класса являлись бы чистыми расами выразится формулами

$$f=\alpha(\alpha+\beta+\gamma), \quad f_1=\beta(\alpha+\beta+\gamma), \quad \varphi=\gamma(\alpha+\beta+\gamma), \tag{15}$$

которые получаются из (7) при $k=k_1=0$.

5. Предполагая попрежнему соблюдение принципа стационарности, нам остается для завершения исследования всевозможных форм наследования биотипов, состоящих из 3 классов [1]) доказать следующую теорему:

Если каждый из классов может получаться от скрещивания остальных, то

$$f=p(\alpha+\beta+\gamma)^2, \; f_1=q(\alpha+\beta+\gamma)^2, \; \varphi=\gamma(\alpha+\beta+\gamma)^2; \tag{16}$$

если же только один из классов является чистой расой, то

$$f=(\alpha+\beta)\left[\frac{1+b}{2}(\alpha+\beta)+(1-d)\gamma\right], \; f_1=(\alpha+\beta)\left[\frac{1-b}{2}(\alpha+\beta)+d\gamma\right], \tag{17}$$

$$\varphi=\gamma(\alpha+\beta+\gamma) \text{ либо } f=\alpha S+a\alpha\left(\mu\beta+\gamma\right), \; \varphi+\mu f_1=0$$

---

[1]) Случай 2 классов исчерпывается очевидно формулами:

1) $f=\alpha(\alpha+\beta), f_1=\beta(\alpha+\beta)$ и 2) $f=p(\alpha+\beta)^2$, $f_1=q(\alpha+\beta)^2$

Действительно, если уравнения (6) обладают конечным числом решений, то они приводят к формулам (16); в противном же случае мы приходим к формулам (7), где возможны 2 случая: 1) F—квадратичная форма, не разлагающаяся на множителей, k и k_1 — численные коэффициенты, 2) F — линейная форма, k и k_1 — также линейные формы. Предположим сначала, что F квадратичная форма. Ясно, что, если ни одно из чисел k, k_1, $(k+k_1)$ не равно 0, то можно всегда два из них, например k и k_1, взять положительными, но в таком случае форма F должна быть лишена членов относительно α^2 и β^2 для того, чтобы форма $\varphi(\alpha, \beta, \gamma)$ не имела отрицательных коэффициентов. Таким образом, этот случай надо отбросить, т. к. он возвращает нас к формулам (14), соответствующим двум чистым расам. Итак приходится допустить, что одно из чисел k, k_1, $(k+k_1)$ равно 0; можем принять, что $k+k_1=0$, т. е. третий класс представляет собой чистую расу (коэффициент при γ^2 равен 1). В таком случае в F коэффициент при γ^2 должен быть равен 0 и, применяя для определения остальных коэффициентов тот же метод, что и раньше, находим, полагая $k=1$:

$$F=(\alpha+\beta)\left[\frac{b-1}{2}\alpha+\frac{b+1}{2}\beta-d\gamma\right]+\beta\gamma,$$

откуда
$$f=(\alpha+\beta)\left[\frac{1+b}{2}(\alpha+\beta)+(1-d)\gamma\right],$$

$$f_1=(\alpha+\beta)\left[\frac{1-b}{2}(\alpha+\beta)+d\gamma\right] \tag{17}$$

Остается рассмотреть предположение, что F—линейная форма;

пусть
$$F=\lambda\alpha+\mu\beta+\gamma$$

Тогда условие стационарности, подобно предыдущему, приводит нас к тожеству

$$S+\lambda k+\mu k_1-(k+k_1)=0,$$

где k и k_1 — линейные формы.

$$k=a\alpha+b\beta+c\gamma,\quad k_1=a_1\alpha+b_1\beta+c_1\gamma.$$

Таким образом, если бы мы не были связаны ограничениями относительно знаков, то мы могли бы выбрать k произвольно и, полагая $k_1=\dfrac{S+(\lambda-1)k}{1-\mu}$, получили бы для f, f_1, φ решения, зависящие от 5 параметров (λ, μ, a, b, c). Однако для первого условия теоремы ни одно из этих решений не подходит.

Действительно, т. к. в $f=\alpha S+kF$ коэффициенты при β^2, $\beta\gamma$ и γ^2 не отрицательны, то $\mu b\geqslant 0$, $b+\mu c\geqslant 0$, $c\geqslant 0$, и точно так же из соответствующего свойства f_1 находим $\lambda a_1\geqslant 0$, $c_1\geqslant 0$, $a_1+\lambda c_1\geqslant 0$.

Отсюда следует, что, если бы $\mu \geqslant 0$, $\lambda \geqslant 0$, то в таком случае равенство вида $\lambda\mathfrak{f} + \mu\mathfrak{f}_1 + \varphi = 0$ было бы невозможно, т. к. все коэффициенты в левой части положительны.

Если же $\mu < 0$, тогда $\mathfrak{b} = \mathfrak{c} = 0$, что несовместимо с допущением что индивиды 1-го класса могут получаться от скрещивания других классов.

Но, во всяком случае, из $\mathfrak{b} = \mathfrak{c} = 0$, благодаря неотрицательности коэффициентов, нетрудно заключить, что $\lambda = 0$, а потому

$$\mathfrak{f} = \alpha S + \mathfrak{a}\alpha(\mu\beta + \gamma),\ \varphi = -\mu\mathfrak{f}_1 = \frac{\mu}{\mu - 1}\left[S(\beta + \gamma) - \mathfrak{a}\alpha\ (\mu\beta + \gamma)\right] \quad (17^{bis}).$$

Итак, все возможные случаи исчерпаны, и теорема наша доказана.

6. Резюмируем полученные результаты. Законы наследования замкнутого биотипа, состоящего из трех классов, совместные с принципом стационарности, могут быть разбиты на следующие типы:

1) Два класса представляют собой чистые расы. Наследование подчиняется формулам (14), выражающим, в частности, (12) закон Менделя, если скрещивание чистых рас всегда дает гибридную расу.

2) Ни один класс не представляет собой чистой расы и может получаться от скрещивания других классов. Наследование происходит согласно формулам (16). Распределение потомства по классам постоянно и независимо от свойств произвольно отобранных родителей. Никакой корреляции [1]) между родителями и детьми в данном случае нет, так что данный биотип, несмотря на свою полиморфичность, обладает существенным свойством, характеризующим чистую расу.

3) Все три класса представляют собой чистые расы. Наследование подчиняется формулам (15). Произвольное распределение по классам передается неизменным. Каждые два класса биотипа образуют также замкнутый биотип.

4) Один из классов представляет собой чистую расу. Наследование происходит по формулам (17) или (17^{bis}). Если соединить оба класса, не являющиеся чистыми расами, то они образуют вместе один замкнутый диморфичный биотип, в котором наследование подходит под вышеуказанный 2-й тип, и который совместно с классом, представляющим чистую расу, подчиняются закону наследования 3-го типа. Поэтому данный тип наследования, как приводящийся к 2-му и 3-му, самостоятельного значения не имеет. Случай (17^{bis}) отличается от случая (17) тем, что в то время, как последний, предопределяет стационарное относительное распределение чистой расы и совокупности гибридных рас, формулы (17^{bis}), напротив, предопределяют относительное распределение гибридных классов между собй.

---

[1]) Вопросам теории наследственной корреляции, в связи с идеями настоящей статьи, будет посвящена особая статья.

Примечание. В наших выводах существенную роль играло ограничение, наложенное на знак коэффициентов. Если допустить, что коэффициенты могут быть произвольных знаков, то решение, не считая формул (16), может быть 2 типов: 1-й тип, когда функция F линейна, зависит от 5 параметров (стр. 89), 2-й тип, когда функция F квадратична, выражается формулами:

$$\begin{aligned} f &= \frac{1}{4P}\Big[P\alpha - Q\beta + (d-1)(d_1-1)S\Big]\Big[P\alpha - Q\beta + (d+1)(d_1+1)S\Big] \\ f_1 &= \frac{1}{4Q}\Big[P\alpha - Q\beta + (d-1)(d_1+1)S\Big]\Big[P\alpha - Q\beta + (d+1)(d_1-1)S\Big] \end{aligned} \quad (18)$$

$$f_2 = S^2 - f - f_1,$$

зависящими от 4 параметров P, Q, d, d_1.

Заметим, что из нашего исследования вытекает, между прочим, что уравнения $S\alpha = f(\alpha, \beta, \gamma)$, $S\beta = f_1(\alpha, \beta, \gamma)$ всегда независимы, если коэффициенты в f и f_1 положительны и $S^2 - f - f_1$ также имеет положительные коэффициенты (равенство коэффициентов 0 исключается).

II.

Переходя к биотипам, в которых число классов $N > 3$, мы решим поставленную вначале задачу при трех различных основных предположениях. Первый случай: известно, что среди биотипов имеется некоторое число чистых рас, которые при попарном скрещивании следуют закону Менделя; требуется определить, каковы должны быть коэффициенты наследственности при скрещивании остальных классов. Второй случай: определить коэффициенты наследственности биотипа, если известно, что каждое скрещивание может воспроизвести индивидов всего биотипа. Третий случай: определить закон наследственности биотипа, в котором имеются две чистые расы, которые при взаимном скрещивании производят все остальные классы, кроме самих себя.

Решение первой задачи не представляет труда и дается формулами:

$$f_{i,i} = \left(\alpha_{ii} + \frac{1}{2}\sum_h \alpha_{ih}\right)^2, \; f_{i,k} = 2\left(\alpha_{ii} + \frac{1}{2}\sum_h \alpha_{ih}\right)\left(\alpha_{k1k} + \frac{1}{2}\sum_h \alpha_{kh}\right), \quad (19)$$

где $\sum_h \alpha_{ih}$ распространяется на значения $h \gtrless i$, при этом α_{ii} означает вероятность родителю принадлежать к чистой расе A_{ii}, $\alpha_{i,k}$ — вероятность родителю принадлежать к гибридной расе $A_{i,k}$, $f_{i,i}$ — вероятность потомку принадлежать к чистой расе $A_{i,i}$, а $f_{i,k}$ — вероятность потомку принадлежать к гибридной расе[1]) $A_{i,k}$.

[1]) Число всех классов $N = \frac{n(n+1)}{2}$, если n есть число чистых рас.

Действительно формулы (19) удовлетворяют, очевидно, принципу стационарности, т. к.

$$f_{i,i}+\frac{1}{2}\sum_{l} f_{i,l}=\left[a_{i,i}+\frac{1}{2}\sum_{l} a_{,l}\right]\left[\sum_{k} a_{kk}+\frac{1}{2}\sum_{kl} a_{kl}\right]$$

при чем выражение, стоящее во вторых скобках, равно 1.

Покажем, что формулы (19) дают единственное решение. Для этой цели предположим, что в родительском поколении скрещиванию подверглись только чистые расы, так что $a_{i.k}=0$, если $i \gtrless k$; причем $a_{1,1}=t_1$, $a_{2,2}=t_2, \dots a_{n,n}=t_n$. В таком случае в следующем поколении $a^1_{i,i}=t^2_i$, $a^1_{i,k}=2t_it_k$. Таким образом, вследствие принципа стационарности, имеем

$$f_{11}\left(t_1^2,\ 2t_1t_2, \dots t_n^2\right)=t_1^2\left(t_1+t_2\dots+t_n\right)^2 \tag{20}$$

и аналогичные равенства для остальных функций. Обозначая через $A_{i,k,hl}$ коэффициент при $a_{ik}\ a_{hl}$ в функции $f_{1,1}$, заключаем отсюда, что $A_{ik,hl}=0$, если менее двух из чисел i, k, h, l равны единице. Отождествляя остальные коэффициенты находим

$$A_{11,11}=1, \qquad A_{11,hl}+2A_{1h,1l}=1$$
$$A_{11,1h}=1 \qquad A_{11,hh}+4A_{1h,1h}=1.$$

полагая h, l, 1 различными. Поэтому

$$f_{11}(a_{11}, a_{12}, \dots a_{nn})=\left(a_{11}+\frac{1}{2}\sum_{k} a_{1k}\right)^2+\sum_{h,j} A_{11,hj}\left(a_{11}\,a_{hj}-\frac{1}{2}a_{1h}\,a_{1j}\right)+$$
$$+\sum_{h} A_{11hh}\left(a_{11}a_{hh}-\frac{1}{4}a_{1h}^2\right) \tag{21}$$

и, т. к. $A_{11,hh}=0$ (согласно предположению, что скрещивание расы A_{11} и A_{hh} дает только расу A_{1h}), то

$$f_{11}(a_{11},a_{12}\dots a_{nn})=\left(a_{11}+\frac{1}{2}\sum_{h} a_{1k}\right)^2+\sum_{hj} A_{11,hj}\left(a_{11}\,a_{hj}-\frac{1}{2}a_{1j}\,a_{1h}\right)$$

Уравнение стационарности для класса A_{11} выразится поэтому тожеством

$$(a_{11}+a_{12}\dots+a_{nn})^2 f_{11}(a_{11}, a_{12}, \dots a_{nn})=\left(f_{11}+\frac{1}{2}\sum_{k} f_{1k}\right)^2+$$
$$+\sum_{hj} A_{11,hj}\left[f_{11}\,f_{hj}-\frac{1}{2}f_{1h}\,f_{1j}\right]. \tag{22}$$

Приравняем в обеих частях коэффициенты при $a_{11}a_{hj}^3$: в первой части это будет $A_{11,hj}$, во второй же, принимая во внимание, что из всех функций, входящих в нее, только f_{hj} содержит a^2_{hj} (с коэффициентом $\frac{1}{2}$), $\frac{1}{2}A^2_{11,hj}$. Следовательно, $A_{11,hj}=0$, а потому уравнение (21) обращается в первое из уравнений (19), которое нам нужно было установить. Точно также получаются и остальные уравнения [1]).

Формулы (19) выражают, очевидно, что при скрещивании A_{ik} с A_{ii} получается $\frac{1}{4}$ чистых индивидов A_{ii} и по $\frac{1}{4}$ индивидов A_{ik}, A_{ij} и A_{kj}, при скрещивании A_{ik} и A_{jh} получается по $\frac{1}{4}$ индивидов A_{ih}, A_{ij}, A_{kh}, A_{kj} и, наконец, при скрещивании A_{ii} с чуждыми гибридами A_{kl} получается $^1/_2$ гибридов A_{ik} и A_{il}. Этот результат вполне согласуется с первоначальной физиологической гипотезой Менделя, но требует пересмотра гипотезы [2]) „присутствия и отсутствия генов“.

8. Решение 2-й задачи выражается следующей теоремой.

Теорема. Если замкнутый биотип, состоящий из n классов, обладает свойством, что от скрещивания любых индивидов могут возникнуть индивиды всех классов (т.-е. если во всех формах (1) коэффициенты отличны от нуля), то наследственность определяется формулами:

$$a'_1 = \lambda_1 (a_1 + a_2 \ldots + a_n)^2, \qquad a'_2 = \lambda_2 (a_1 + a'_2 \ldots + \lambda_n)^2, \ \ldots \tag{23}$$

где $\Sigma\lambda_i = 1$.

Высказанная теорема представляет собой обобщение соответствующей теоремы для $n=3$, доказанной нами в § 5, которой мы и воспользуемся для доказательства методом математической индукции. Пусть $n=4$. Выберем из наших 4 классов 2 произвольных определенных класса A_1 и A_2; остальные 2 класса A_3 и A_4 составят особую совокупность, которая, вообще, не будет обладать характерным свойством класса, заключающемся в том, что при скрещивании его индивидов между собой или с другими классами существует постоянная вероятность появления индивида определенного класса. Но мы можем из этой последней сделать класс $A_3^{(k)}$, если мы всегда будем устраиваться так, чтобы отношение числа индивидов класса A_4 к числу индивидов класса A_3 сохраняло в нашей совокупности постоянное значение k.

---

1) Закон наследования, выраженный уравнениями (19), представляющий простое обобщение закона Менделя, находит, между прочим, применение у Aquilegia, исследованных Baur'ом (см. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, стр. 581).

2) Наши теоретические выводы вполне подтверждаются экспериментальными исследованиями Morgan'a „The physical basis of heredity“ 1919.

Итак, положим, что наши формулы наследственности имеют вид

$$\begin{aligned} \alpha'_1 &= f_1(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \\ \alpha'_2 &= f_2(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \\ \alpha'_3 &= f_3(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \\ \alpha'_4 &= f_4(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \end{aligned} \tag{24}$$

Положим $\alpha_4 = k\alpha_3$ и обозначим $\gamma = \alpha_3 + \alpha_4 = \alpha_3(1+k)$.

В таком случае, подчиняя α_1, α_2, γ еще условию

$$kf_3\left(\alpha_1, \alpha_2, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) - f_4\left(\alpha_1, \alpha_2, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) = 0,$$

выражающему, что $k\alpha'_3 = \alpha'_4$, мы видим, что совокупности A_3 и A_4 сохраняют при наследовании свойство класса $A_3^{(k)}$.

Таким образом, полагая

$$\begin{aligned} &f_1\left(\alpha_1, \alpha_2, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) = \varphi_1(\alpha_1, \alpha_2, \gamma) \\ &f_2\left(\alpha_1, \alpha_2, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) = \varphi_2(\alpha_1, \alpha_2, \gamma) \\ &f_3\left(\alpha_1, \alpha_2, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) + f_4\left(\alpha_1, \alpha_2, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) = \varphi_3(\alpha_1, \alpha_2, \gamma), \end{aligned} \tag{25}$$

мы выражаем при помощи функций φ_1, φ_2, φ_3 закон наследственности в преобразованном биотипе, причем этот закон наследственности подчиняется принципу стационарности, если только первоначальное распределение индивидов по классам подчиняется уравнению

$$kf_3\left(\alpha_1, \alpha_2, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) - f_4\left(\alpha_1, \alpha_2, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) = F_k(\alpha_1, \alpha_2, \gamma) = 0 \tag{26}$$

С другой стороны, очевидно, что стационарный режим при четырех классах не может зависеть более, чем от одного параметра, т. к. представляя уравнения (24) в виде

$$\begin{aligned} \alpha'_1 &= \alpha_1 S + \psi_1(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \\ \alpha'_2 &= \alpha_2 S + \psi_2(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \\ \alpha'_3 &= \alpha_3 S + \psi_3(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \\ \alpha'_4 &= \alpha_4 S + \psi_4(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \end{aligned} \tag{24 bis}$$

мы замечаем, что уравнения $\psi_1 = 0$, $\psi_2 = 0$, $\psi_3 = 0$, $\psi_4 = 0$ не могут быть эквивалентны одному уравнению, ибо в противном случае, полагая $\alpha_4 = 0$, мы могли бы осуществить вопреки § 5 бесчисленное множество стационарных режимов при $n = 3$.

Поэтому уравнение (26) может дать только конечное число значений для a_1', a', a_3', a_4', если для некоторого k оно не удовлетворяется тождественно (в последнем случае мы непосредственно применяем теорему, доказанную для $n=3$ и получаем, что

$$\varphi_1 = \lambda_1(a_1 + a_2 + \gamma)^2, \quad \varphi_2 = \lambda_2(a_1 + a_2 + \gamma)^2, \quad \varphi_3 = \lambda_3(a_1 + a_2 + \gamma)^2,$$

откуда теорема вытекает немедленно и для $n=4$).

Следовательно, при соблюдении уравнения (26) функции $\varphi_1(a_1, a_2, \gamma)$, $\varphi_2(a_1, a_2, \gamma)$, $\varphi_3(a_1, a_2, \gamma)$, данные формулами (25), могут получить лишь ограниченное число значений, а потому, благодаря своей непрерывности, получают вполне определенные значения. Откуда заключаем, что

$$\begin{aligned} \varphi_1 &= \lambda_1(a_1 + a_2 + \gamma)^2 + \mu_1 F_k \\ \varphi_2 &= \lambda_2(a_1 + a_2 + \gamma)^2 + \mu_2 F_k \\ \varphi_3 &= \lambda_3(a_1 + a_2 + \gamma)^2 + \mu_3 F_k \end{aligned} \tag{27}$$

если только F_k не есть точный квадрат; при этом постоянные, зависящие от k, λ_1, λ_2, λ_3, связаны равенством $\lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3 = 1$, а μ_1, μ_2, μ_3 удовлетворяют условию $\mu_1 + \mu_2 + \mu_3 = 0$. Случай, когда F_k точный квадрат, мы рассмотрим позднее.

Подставляя в уравнения (27) на место φ_1, φ_2, φ_3, F_k их выражения при помощи f_1, f_2, f_3, f_4 и возвращаясь к первоначальным переменным a_1, a_2, a_3, a_4, мы получим три однородных линейных уравнения относительно f_1, f_2, f_3, f_4 и S^2, где $S = a_1 + a_2 + a_3 + a_4$, коэффициенты которых зависят от k,

$$\begin{aligned} f_1 + \mu_1 f_4 - k\mu_1 f_3 &= \lambda_1 S^2 \\ f_2 + \mu_2 f_4 - k\mu_2 f_3 &= \lambda_2 S^2 \\ f_4(1 + \mu_3) + f_3(1 - k\mu_3) &= \lambda_3 S^2 \end{aligned}$$

Эти уравнения независимы при $k \geq 0$; поэтому всегда возможно выразить три из форм f при помощи некоторой четвертой и S^2; так, для определенности, можем положить

$$\begin{aligned} f_2 &= h_2 S^2 + m_2 f_1 \\ f_3 &= h_3 S^2 + m_3 f_1 \\ f_4 &= h_4 S^2 + m_4 f_1 \end{aligned} \tag{28}$$

где $h_2 + h_3 + h_4 = 1$, $m_2 + m_3 + m_4 = -1$, причем h_1 и m_1 могут зависеть от $k = \dfrac{a_4}{a_3}$; во всяком случае отожествляя левые и правые части (28), легко заметить, что h_1 и m_1 могут представлять собой только линейные дробные выражения относительно $\dfrac{a_4}{a_3}$.

Но уравнение стационарности для f_1 дает

$$f_1(f_1, f_2, f_3, f_4) = S^2 . f_1(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4),$$

или, пользуясь равенством (28),

$$f_1(f_1, h_2 S^2 + m_2 f_1, h_3 S^2 + m_3 f_1, h_4 S^2 + m_4 f_1) = S^2 f_1(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \quad (29)$$

Поэтому, разлагая первую часть равенства (29) в строку Тэйлора, получим

$$S^4 f_1(0, h_2, h_3, h_4) + S^2 f_1(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4)\left[h_2 \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_2}(1, m_2, m_3, m_4) + h_3 \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_3} + h_4 \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_4}\right] +$$

$$+ f_1^2(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) . f_1(1, m_2, m_3, m_4) = S^2 f_1(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) \quad (29^{\text{bis}})$$

Отсюда заключаем, что либо $\frac{f_1}{S^2} = M$, где M может быт функцией от α_3 и α_4, либо коэффициенты при S^4, $S^2 f_1$ и f_1^2 равны 0. Но первое предположение осуществимо лишь при условии, что M постоянная, а потому теорема была бы уже доказана; следовательно, остается рассмотреть второе предположение, при котором

$$f_1(0, h_2, h_3, h_4) = 0, \quad f_1(1, m_2, m_3, m_4) = 0 \quad (30)$$

$$h_2 \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_2}(1, m_2, m_3, m_4) + h_3 \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_3}(1, m_2, m_3, m_4) + h_4 \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_4}(1, m_2, m_3, m_4) = 1$$

Полагая затем $\psi_1(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) = f_1 - \alpha_1 S_1$, заключаем отсюда, что $\psi_1(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4) = 0$ при всех значениях $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4$, связанных равенством

$$\frac{\alpha_2 - m_2\alpha_1}{h_2} = \frac{\alpha_3 - m_3\alpha_1}{h_3} = \frac{\alpha_4 - m_4\alpha_1}{h_4} = p, \quad (31)$$

каково бы ни было p, т. к.

$$\psi_1(0, h_2, h_3, h_4) = 0, \quad \psi_1(1, m_2, m_3, m_4) = 0. \quad (32)$$

$$h_2 \frac{\partial \psi_1}{\partial \alpha_2}(1, m_2, m_3, m_4) + h_3 \frac{\partial \psi_1}{\partial \alpha_3} + h_4 \frac{\partial \psi_1}{\partial \alpha_4} = 0$$

Заметим еще, что равенства (31) равнозначны уравнениям

$$\begin{aligned} h_2 S + m_2\alpha_1 - \alpha_2 &= 0 \\ h_3 S + m_3\alpha_1 - \alpha_3 &= 0 \\ h_4 S + m_4\alpha_1 - \alpha_4 &= 0 \end{aligned} \quad (33)$$

из которых только два независимы, т. к. $h_2 + h_3 + h_4 = 1, m_2 + m_3 + m_4 = -1$. Для того чтобы сделать полученный результат геометрически более наглядным можем однородные координаты заменить Декартовыми, положивши, например, $\alpha_3 = 1$; тогда можно сказать, что поверхность 2-го порядка $\psi_1(x, y, 1, z) = 0$ проходит через линию пересечения поверхностей выраженных уравнениями (33). Но полагая затем

$$\begin{aligned}
\psi_2 &= f_2 - \alpha_2 S = h_2 S^2 + m_2 f_1 - \alpha_2 S = m_2 \psi_1 + S(h_2 S + m_2 \alpha_1 - \alpha_2) \\
\psi_3 &= f_3 - \alpha_3 S = m_3 \psi_1 + S(h_3 S + m_3 \alpha_1 - \alpha_3) \\
\psi_4 &= f_4 - \alpha_4 S = m_4 \psi_1 + S(h_4 S + m_4 \alpha_1 - \alpha_4),
\end{aligned}$$

заключаем, что поверхности $\psi_2 = 0$, $\psi_3 = 0$, $\psi_4 = 0$, проходят также через линию, определенную уравнениями

$$h_2 S + m_2 \alpha_1 - \alpha_2 = 0, \quad h_3 S + m_3 \alpha_1 - \alpha_3 = 0, \quad h_4 S + m_4 \alpha_1 - \alpha_4 = 0.$$

Кроме того вид функций ψ_2, ψ_3, ψ_4 показывает, что иных положительных совместных решений, кроме данных уравнениями (33), уравнения $\psi_1 = 0$, $\psi_2 = 0$, $\psi_3 = 0$, $\psi_4 = 0$ не могут допускать. Следовательно, замечая, что при

$$f_1 = \alpha_1 S + \psi_1, \quad f_2 = \alpha_2 S + \psi_2, \quad f_3 = \alpha_3 S + \psi_3, \quad f_4 = \alpha_4 S + \psi_4,$$

все стационарные решения определяются совместным решением уравнений $\psi_1 = 0, \psi_2 = 0, \psi_3 = 0, \psi_4 = 0$, заключаем, что все эти решения определяются формулами (33), если параметру $к = \frac{\alpha_4}{\alpha_3}$ будем придавать всевозможные значения от 0 до ∞. Таким образом, существуют положительные значения $\frac{\alpha_4}{\alpha_3}$ при которых остальные координаты, определяемые уравнениями (33) $\frac{\alpha_1}{\alpha_3} \frac{\alpha_2}{\alpha_3}$ также положительны; поэтому непрерывным изменением параметра можем достигнуть того, чтобы одна по крайней мере из координат обращалась в 0, в то время как другие не отрицательны; пусть это будет, например, $\frac{\alpha_4}{\alpha_3}$. В таком случае, придавая $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ соответствующие положительные значения, а α_4 заменяя нулем заметим, что $f_4 = \psi_4 + \alpha_4 S$ обратится в нуль, но это невозможно, т. к. в f_4 все коэффициенты положительны.

Перейдем теперь к общему случаю и покажем, что, если теорема справедлива для некоторого n, то тем же методом можем убедиться в ее правильности для $n + 1$.

Действительно, если теорема верна для n, то в уравнениях

$$f_1 = \alpha_1 S + \psi_1, \quad f_2 = \alpha_2 S + \psi_2 \; \ldots\ldots \; f_n = \alpha_n S + \psi_n$$

уравнения $\psi_1 = 0$, $\psi_2 = 0$ ..... $\psi_{n-1} = 0$ не могут быть зависимыми, когда все коэффициенты в f_i положительны. Поэтому аналогичные уравнения $\psi_1 = 0, \psi_2 = 0$ .... $\psi_n = 0$, где

$$f_1 = \alpha_1 S + \psi_1 \;, \ldots . \; f_n = \alpha_n S + \psi_n \;, \; f_{n+1} = \alpha_{n+1} S + \psi_{n+1} \;, \qquad (35)$$

не могут быть связаны более, чем одной зависимостью, т. е. стационарный режим при $(n+1)$ классе не может зависеть более, чем от одного параметра.

Следовательно, требование, чтобы $k f_n - f_{n+1} = 0$, приводит, если только для некоторого k оно не соблюдается тождественно, к ограниченному числу возможных значений для $f_1, f_2 \ldots, f_n, f_{n+1}$.

Поэтому, если мы об'единим в один класс $n^{\text{ый}}$ и $(n+1)^{\text{ый}}$ классы, взявши в первоначальном распределении $\alpha_n = \frac{\gamma}{1+k}$, $\alpha_{n+1} = \frac{k\gamma}{1+k}$, то функции

$$\varphi_1 = f_1\left(\alpha_1 \alpha_2 \ldots, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right), \ldots \varphi_{n-1} = f_{n-1}\left(\alpha_1, \alpha_2, \ldots \frac{\gamma}{1+k}, \frac{\gamma}{1+k}\right)$$

$$\varphi_n = f_n\left(\alpha_1, \alpha_2, \ldots, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) + f_{n+1}\left(\alpha_1, \alpha_2, \ldots, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right)$$

при условии, что

$$F_k = kf_n\left(\alpha_1, \alpha_2, \ldots \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) - f_{n+1}\left(\alpha_1, \alpha_2, \ldots \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) = 0 \qquad (36)$$

могут получить лишь ограниченное число значений, а следовательно, в виду своей непрерывности, получают только одну определенную систему значений (когда $\alpha_1 + \alpha_2 \ldots + \alpha_{n-1} + \gamma = 1$). Отсюда следует, что, если уравнение (36) не есть точный квадрат, то

$$\varphi_1 = \lambda_1 (\alpha_1 + \ldots \alpha_{n-1} + \gamma)^2 + \mu_1 F_k \qquad (37)$$

$$\varphi_2 = \lambda_2 (\alpha_1 + \ldots \alpha_{n-1} + \gamma)^2 + \mu_2 F_k$$

$$\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots$$

$$\varphi_n = \lambda_n (\alpha_1 + \ldots \gamma)^2 + \mu_n F_k$$

Откуда заключаем, что

$$f_2 = h_2 S^2 + m_2 f_1 \qquad (38)$$

$$\ldots\ldots\ldots$$

$$f_{n+1} = h_{n+1} S^2 + m_{n+1} f_1,$$

где $\qquad h_2 \ldots + h_{n+1} = 1, \qquad m_2 + \ldots + m_{n+1} = -1$

Составляя затем стационарное уравнение для f_1, находим, как и раньше, что

$$\psi_1(0, h_2 \ldots h_{n+1}) = 0 \qquad \psi_1(1, m_2 \ldots m_{n+1}) = 0, \tag{39}$$

$$h_2 \frac{\partial \psi_1}{\partial \alpha_2}(1, m_2 \ldots m_{n+1}) + \ldots + h_{n+1} \frac{\partial \psi}{\partial \alpha_{n+1}}(1, m, \ldots m_{n+1}) = 0,$$

так что при всех значениях параметра p

$$\psi_1(\alpha_1, \alpha_2 \ldots \alpha_n, \alpha_{n+1}) = 0,$$

если $\frac{\alpha_2}{\alpha_1} = m_2 + h_2 p, \ldots \frac{\alpha_{n+1}}{\alpha_1} = m_{n+1} + h_{n+1} p$. При тех же значениях обращаются в 0 и

$$\psi_2 = m_2 \psi_1 + S(h_2 S + m_2 \alpha_1 - \alpha_2) \tag{40}$$

$$\ldots\ldots\ldots\ldots$$

$$\psi_{n+1} = m_{n+1} \psi_1 + S(h_{n+1} S + m_{n+1} \alpha_1 - \alpha_{n+1})$$

Следовательно, все возможные значения параметра $k = \frac{\alpha_{n+1}}{\alpha_n}$ дают все стационарные значения α_i; поэтому некоторым значениям этого параметра соответствует и совокупность положительных решений; следовательно непрерывно изменяя k, мы могли бы получить и такую совокупность значений, при которых одно или несколько $\alpha_i = 0$, между тем как остальные положительны, но это противоречило бы допущению, что все коэффициенты в формах f_i положительны (отличны от 0).

Таким образом, теорема доказана за исключением случая, когда

$$F_k = k f_n\left(\alpha_1, \alpha_2, \ldots \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right) - f_{n+1}\left(\alpha_1, \alpha_2, \ldots, \frac{\gamma}{1+k}, \frac{k\gamma}{1+k}\right)$$

представляет точный квадрат при всяком $k \geq 0$. Очевидно, что затруднение было бы существенным лишь тогда, когда указанное свойство сохранялось бы, как бы мы ни комбинировали об'единяемые попарно классы. Но это могло бы произойти лишь при предположении, что каждая из функций f_i представляет собой точный квадрат, если только одноименная переменная $\alpha_i = 0$. Поэтому исключенный нами случай требует, чтобы все f_i были вида

$$f_1 = \lambda_1 P^2 + \alpha_1 Q_1$$

$$f_2 = \lambda_2 P^2 + \alpha_2 Q_2 \tag{41}$$

$$\ldots\ldots\ldots$$

$$f_{n+1} = \lambda_{n+1} P^2 + \alpha_{n+1} Q_{n+1}$$

где λ_i — некоторые положительные коэффициенты, а $P, Q_1 \ldots Q_{n+1}$ линейные формы. Составляя уравнение стационарности для f_1, получим

$$S^2 f_1 = \lambda_1{}^2 P^2(f_1, \ldots f_{n+1}) + f_1 Q_1(f_1, f_2 \ldots f_{n+1}), \text{ т. е.}$$

$$f_1 \left[S^2 - Q_1(f_1, \ldots f_{n+1})\right] = \lambda_1^2 P^2(f_1 \ldots f_{n+1}), \tag{42}$$

следовательно, либо

$$f_1 = C_1 P(f_1, \ldots f_{n+1}), \tag{43}$$

где C_1 постоянная; либо f_1 есть точный квадрат. Т. к. уравнения стационарности для других f_i приводят к тому же заключению, то мы должны признать, что либо все f_i представляют собой точные квадраты, либо все, кроме одного, суть точные квадраты, либо существуют по крайней мере две функции f_i и f_k, отличающиеся только численным множителем (благодаря равенству (43)). Последний случай можем отбросить, т. к. к нему применим данный ранее метод доказательства. Итак, предположим, что существуют 3 функции f_1, f_2, f_3, которые являются точными квадратами; в таком случае исключая $P(f_1, \ldots f_{n+1})$ из их уравнений стационарности, получим

$$\lambda_2 f_1 \left[S^2 - Q_1(f_1, \ldots . f_{n+1})\right] = \lambda_1 f_2 \cdot \left[S^2 - Q_2(f_1, \ldots f_{n+1})\right]$$

$$\lambda_3 f_1 \left[S^2 - Q_1(f_1, \ldots . f_{n+1})\right] = \lambda_1 f_3 \left[S^2 - Q_3(f_1, \ldots f_{n+1})\right]$$

откуда заключаем, что по крайней мере две из функций f_1, f_2, f_3 отличаются только численным множителем, так что прежний метод опять применим. Таким образом, теорема доказана во всей общности.

9. Теорема только что доказанная нами для квадратичных форм (соответствующих наследственности при двуполом размножении) справедлива, как легко видеть, для линейных форм (соответствующих однополому размножению), а именно: если

$$\begin{aligned} f_1 &= A_1' \alpha_1 + A_1^2 \alpha_2 \ldots\ldots + A_1^n \alpha_1 \\ f_2 &= A_2' \alpha_1 + \ldots\ldots\ldots\ldots + A_2^n \alpha_n \\ &\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\ f_n &= A_n' \alpha_1 + \ldots\ldots\ldots\ldots + A_n^n \alpha_n \end{aligned}$$

представляют собой линейные формы с положительными коэффициентами, удовлетворяющими равенствам $\sum_k A_k^i = 1$ при всяком i, то устанавливающийся стационарный режим вполне определен и при соблюдении принципа стационарсти $f_i = \lambda_i S$.

Действительно, полагая $\varphi_i = f_i - \alpha_i$, замечаем, что при стационарном режиме $\varphi_i = 0$; я говорю, что кроме зависимости $\Sigma \varphi_i = 0$, между формами φ_i никакой другой зависимости быть не может. В самом деле, если бы мы имели $\Sigma \lambda_i \varphi_i = 0$, то это означало бы, что

$$\lambda_1(A_2 + A_3' \ldots + A_n') = \lambda_2 A_2' + \lambda_3 A_3' + \ldots + \lambda_n A_n'$$
$$\lambda_2(A_1^2 + A_3^2 + \ldots + A_n^2) = \lambda_1 A_1^2 \ldots \ldots + \lambda_n A_n^2$$
$$\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots$$
$$\lambda_n(A_1^n + \ldots + A_n^{n-1}) = \lambda_1 A_1^n + \ldots \ldots + \lambda_{n-1} A_n^{n-1}.$$

Но так как все входящие здесь коэффициенты $A_k^i > 0$, то мы должны заключить, что каждое из λ_i является некоторой средней остальных λ; поэтому все λ равны, и наше утверждение относительно невозможности между φ_i другой зависимости кроме $\Sigma \varphi_i = 0$ доказано. Следовательно стационарный режим, устанавливающийся во втором поколении, не зависит от первоначальных значений α_i, а потому $f_i = \lambda_i S$.

Обе наши теоремы о линейных и квадратичных формах, очевидно, непосредственным переходом к пределу распространяются на случай $n = \infty$, т. е. соответственно, на случай линейных и двойных интегралов. Таким образом, получаются следующие две теоремы.

Теорема А. Уравнение $f(y) = \int_0^1 K(x, y) f(x)\, dx$, в котором $K(x, y)$ положительно и $\int_0^1 K(x, y)\, dy = 1$, имеет только одно решение (с точностью до постоянного множителя). Если же уравнение $\int_0^1 K(x, y)\varphi(x)\, dx = \int_0^1\int_0^1 K(x, x_1) K(x_1, y)\varphi(x)\, dx\, dy$ удовлетворяется для всякой положительной интегрируемой функции $\varphi(x)$, то $K(x, y)$ есть функция одного только y.

Теорема В. Если уравнение

$$\int_0^1\int_0^1 K(x, y, z)\,\varphi(x)\,\varphi(y)\, dx\, dy = \int_0^1\int_0^1 K(x, y, z)\,\varphi_1(x)\,\varphi_1(y)\, dx\, d_1x$$

удовлетворяется для любой положительной функции $\varphi(x)$ подчиненной условию, что $\int_0^1 \varphi(x)\, dx = 1$, а $\varphi_1(u) = \int_0^1\int_0^1 K(x, y, u)\,\varphi(x)\,\varphi(y)\, dx\, dy$, при чем $K(x, y, z)$ положительна и симметрична по x, y и $\int_0^1 K(x, y, z)\, dz = 1$, то $K(x, y, z)$ есть функция одного только z. Не останавливаясь здесь более подробно на случае $n=\infty$ и на его связи с теорией интегральных уравнений, перейдем к рассмотрению следующего важного случая, когда число классов конечно.

III

10. Предположим, что имеется всего $N=n+2$ классов, причем 2 класса представляют собой чистые расы, т. е. при внутреннем скрещивании каждый класс воспроизводит лишь себе подобных. При взаимном же скрещивании этих двух классов получаются все остальные (гибридные) классы. Согласно § 6, если бы вся совокупность гибридов представляла собой класс, то мы имели бы случай Менделевского наследования. Мы увидим, что, если гибриды представляют собой несколько классов, то нужно различать две возможности: 1) каждый гибридный класс при внутреннем скрещивании может дать индивида одного из первых двух чистых классов; 2) существует гибридный класс, который при внутреннем скрещивании не может воспроизвести индивидов первоначальных чистых классов.

Таким образом, обозначая функции воспроизведения для наших $n+2$ классов, соответственно через f и f_1 для чистых рас и через $\varphi_i (i=1, 2\ldots n)$ для гибридных, а соответствующие вероятности через α, β, γ_i, наше основное предположение сводится к тому, что во всех квадратичных формах φ_i имеется член, содержащий $\alpha\beta$, но нет ни α^2, ни β^2; напротив форма f содержит α^2 (с коэффициентом 1) и не содержит ни $\alpha\beta$, ни β^2, а форма f_1 содержит β^2 (с коэффициентом 1), но не содержит $\alpha\beta$ и α^2.

Не трудно доказать прежде всего, что в таком случае f вовсе не зависит от β, а f_1 не зависит от α, т. е. скрещивание, при котором один из родителей принадлежит к одной чистой расе никогда не дает индивида принадлежащего другой чистой расе. Действительно предположим, что первоначально $\gamma_i=0$ при всех i, тогда по принципу стационарности

$$(\alpha+\beta)^2 f = f^2 + f\sum A_i\varphi_i + \sum A_{ik}\varphi_i\varphi_k + f_1\sum D_i\varphi\ ,$$

но в данном случае $f=\alpha^2$, $f_1=\beta^2$, $\varphi_i=2c_i\alpha\beta$, где $c_i>0$.

Поэтому т. к. в первой части β входит в степени не выше второй, то все $D_i=0$, что и подтверждает сказанное выше.

11. Прежде чем перейти к доказательству общей теоремы, остановимся для большей ясности на случае $N=4$. Общая теорема будет непосредственным обобщением, требующим некоторых существенных дополнительных рассуждений, теоремы, которую мы сейчас докажем.

Теорема. При $N=4$ формулы воспроизведения должны иметь одну из следующих форм: либо

$$f=\left(\alpha+\frac{1}{2}A_1\gamma_1+\frac{1}{2}A_2\gamma_2\right)^2,\quad f_1=\left(\beta+\frac{1}{2}B_1\gamma_1+\frac{1}{2}B_2\gamma_2\right)^2,$$

$$\varphi_1=2c_1\left(\alpha+\frac{1}{2}A_1\gamma_1+\frac{1}{2}A_2\gamma_2\right)\left(\beta+\frac{1}{2}B_1\gamma_1+\frac{1}{2}B_2\gamma_2\right) \tag{44}$$

$$\varphi_2=2c_2\left(\alpha+\frac{1}{2}A_1\gamma_1+\frac{1}{2}A_2\gamma_2\right)\left(\beta+\frac{1}{2}B_1\gamma_1+\frac{1}{2}B_2\gamma_2\right),$$

где $\quad C_1+C_2=1, \qquad A_1+B_1=A_2+B_2=2, \qquad A_1c_1+A_2c_2=1;$

либо

$$f=(\alpha+\gamma_1)(\alpha+\gamma_2),\qquad f_1=(\beta+\gamma_1)(\beta+\gamma_2) \tag{45}$$

$$\varphi_1=(\alpha+\gamma_1)(\beta+\gamma_1),\qquad \varphi_2=(\alpha+\gamma_2)(\beta+\gamma_2).$$

В самом деле, предположим сначала, что между φ_1 и φ_2 существует тожественно зависимость $c_2\varphi_1=c_1\varphi_2$. В таком случае, полагая с самого начала $c_2\gamma_1=c_1\gamma_2$, мы можем об'единить оба гибридных класса в один и получим биотип из трех классов, который должен подчиняться закону Менделя. Следовательно,

$$f(\alpha,\beta,c_1\gamma,c_2\gamma)=\left(\alpha+\frac{\gamma}{2}\right)^2$$

$$f_1(\alpha,\beta,c_1\gamma,c_2\gamma_2)=\left(\beta+\frac{\gamma}{2}\right)^2$$

Поэтому полагая

$$f=\alpha^2+\alpha\sum A_i\gamma_i+\sum A_{ik}\gamma_i\gamma_k$$

$$f_1=\beta^2+\beta\sum B_i\gamma_i+\sum B_{ik}\gamma_i\gamma_k,$$

находим, что $A_1c_1+A_2c_2=B_1c_1+B_2c_2=C_1+C_2=1$

$$\sum A_{ik}C_iC_k=\sum B_{ik}C_iC_k=\frac{1}{4}(C_1+C_2)^2 \tag{46}$$

Но составляя уравнение стационарности для f, получим

$$ff_1=f\left[(A_1-1)\varphi_1+(A_2-1)\varphi_2\right]+\sum A_{ik}\varphi_i\varphi_k \tag{47}$$

и пользуясь равенствами (46) и соотношением $\frac{\varphi_1}{c_1}=\frac{\varphi_2}{c_2}$, заключаем, что $ff_1=\frac{1}{4}(\varphi_1+\varphi_2)^2$.

Отсюда следует, что f и f_1 должны быть точными квадратами и мы немедленно получаем формулы (44).

Предположим теперь, напротив, что между функциями φ_1 и φ_2 нет тождественной пропорциональности. В таком случае всякая зависимость между функциями воспроизведения должна содержать по крайней мере три из них. Но мы видели выше (§ 10), что существует бесчисленное множество стационарных режимов, при которых $c_2\varphi_1 - c_1\varphi_2 = 0$, (где $2c_1$ и $2c_2$ соответственно коэффициенты при $\alpha\beta$ в φ_1 и в φ_2), удовлетворяющих уравнению $4c_1^2 ff_1 = \varphi_1^2$. (48)

Поэтому, если между $f, f_1, \varphi_1, \varphi_2$ существует квадратичная зависимость $F(f, f_1, \varphi_1, \varphi_2) = 0$ (линейной зависимости быть не может), то она должна быть тождественно удовлетворена при одновременном выполнении равенств (48) и $c_2\varphi_1 - c_1\varphi_2 = 0$.

Следовательно,

$$F(\alpha, \gamma, \gamma_1, \beta_2) = P(\alpha, \gamma, \gamma_1, \gamma_2).\ (c_2\gamma_1 - c_1\gamma_2) + k\left[4c_1^2\alpha\beta - \gamma_1^2\right],$$

где P многочлен первой степени, а k постоянная, а потому, если бы существовала вторая подобная зависимость, то совместно с первой она привела бы нас к линейной зависимости, что невозможно. Отсюда заключаем, что уравнения стационарности, составленные для f и f_1

$$ff_1 = f\left[(A_1 - 1)\varphi_1 + (A_2 - 1)\varphi_2\right] + \sum A_{ik}\varphi_i\varphi_k$$

$$ff = f_1\left[(B_1 - 1)\varphi_1 + (B_2 - 1)\varphi_2\right] + \sum B_{ik}\varphi_i\varphi_k$$

должны быть эквивалентны. Следовательно $A_1 = B_1 = A_2 = B_2 = 1$, $A_{ik} = B_{ik}$, уравнение стационарности превращается в

$$F = ff_1 - \sum A_{ik}\varphi_i\varphi_k = 0. \tag{49}$$

Поэтому φ_1 и φ_2 должны иметь форму

$$\varphi_1 = 2c_1\left(\alpha\beta - \sum A_{ik}\gamma_i\gamma_k\right) + \gamma_1 S$$

$$\varphi_2 = 2c_2\left(\alpha\beta - \sum A_{ik}\gamma_i\gamma_k\right) + \gamma_2 S \tag{50}$$

Но $A_{11} = A_{22} = 0$, т. к. иначе наши формы допускали бы отрицательные коэффициенты. Таким образом

$$ff_1 = 2A_{12}\,\varphi_1\,\varphi_2, \tag{51}$$

откуда заключаем, что

$$f = \alpha^2 + \alpha\gamma_1 + \alpha\gamma_2 + 2A_{12}\gamma_1\gamma_2 \text{ и } f_1 = \beta^2 + \beta\gamma_1 + \beta\gamma_2 + 2A_{12}\gamma_1\gamma_2$$

разлагаются на множителей, а потому $A_{12} = \frac{1}{2}$ и

$$f = (\alpha + \gamma_1)(\alpha + \gamma_2), \qquad f_1 = (\beta + \gamma_1)(\beta + \gamma_2);$$

замечая, наконец, что для положительности коэффициентов в φ_1 и φ_2 необходимо, чтобы $c_1 \leq \frac{1}{2}$, $c_2 \leq \frac{1}{2}$, находим $c_1 = c_2 = \frac{1}{2}$, откуда

$$\varphi_1 = (\alpha + \gamma_1)(\beta + \gamma_1), \qquad \varphi_2 = (\alpha + \gamma_2)(\gamma + \gamma_2),$$

что и требовалось доказать.

Закон наследования, выражаемый формулами (44), не представляет принципиального уклонения от закона Менделя. Напротив, формулы (45) дают весьма своеобразный закон наследования, где оба гибридные класса представляют собой чистые расы. Этот закон «кадрильной» наследственности представляет собой единственный закон (не считая его простых видоизменений, которые будут вытекать из общей теоремы), допускающий непосредственное появление новой чистой расы при скрещивании данных чистых рас. Было бы интересно применить его к экспериментальному исследованию тех противоречащих менделизму случаев, где наблюдается факт появления «константных» гибридов.

Заметим еще принципиальное различие между формулами (44) и (45): первые формулы соответствуют случаю, когда каждый гибрид может воспроизвести первоначальные чистые расы, вторые формулы соответствуют противоположному случаю. Переходим к общей теореме.

12. Теорема. Если имеется замкнутый биотип состоящий из $(n+2)$ классов, из которых 2 представляют собой чистые расы, которые при взаимном скрещивании могут дать индивидов, принадлежащих к любому из остальных классов, но не могут дать индивидов родительских классов, то закон наследования, подчиняющийся принципу стационарности, должен быть одного из двух типов:

1) Если каждый из остальных (гибридных) классов при внутреннем скрещивании может дать индивида принадлежащего одному из вышеупомянутых чистых классов, то закон наследования является обобщенным Менделевским законом, выражающимся формулами:

$$f = \left[\alpha + \tfrac{1}{2}(A_1\gamma_1 + \ldots A_n\gamma_n)\right]^2, \quad f_1 = \left[\beta + \tfrac{1}{2}(B_1\gamma_1 + \ldots + B_n\gamma_n)\right]^2$$

$$\varphi_i = 2c_i\left[\alpha + \tfrac{1}{2}(A_1\gamma_1 + \ldots + A_n\gamma_n)\right]\left[\beta + \tfrac{1}{2}(B_1\gamma_1 + \ldots + B_n\gamma_n)\right]^2, \tag{52}$$

$$\text{где } \sum_i c_i = 1, \qquad \sum_i A_i c_i = 1, \qquad A_i + B_i = 2;$$

2) Если существуют гибридные классы, которые при внутреннем скрещивании не могут дать индивидов вышеупомянутых чистых рас, то закон наследования принадлежит к «кадрильному» типу и выражается формулами:

$$
\begin{aligned}
f &= (\alpha+\gamma_1+\gamma_2 \cdots +\gamma_k)\,(\alpha+\gamma_{k+1}+\cdots+\gamma_n) \\
f_1 &= (\beta+\gamma_1+\gamma_2+\cdots\gamma_k)\,(\beta+\gamma_{k+1}+\cdots+\gamma_n) \\
\varphi_i &= c_i\,(\alpha+\gamma_1+\cdots+\gamma_k)\,(\beta+\gamma_1+\cdots+\gamma_k) \text{ для } i \leqslant k \\
\varphi_j &= d_j\,(\alpha+\gamma_{k+1}\cdots+\gamma_n)\,(\beta+\gamma_{k+1}\cdots+\gamma_n) \text{ для } j > k
\end{aligned}
\tag{53}
$$

$$\text{где } \sum c_i = \sum d_j = 1.$$

Сохраняя прежние обозначения,

$$
\begin{aligned}
f &= \alpha^2 + \alpha \sum A_i\,\gamma_i + \sum A_{ik}\,\gamma_i\gamma_k \\
f_1 &= \beta^2 + \beta \sum B_i\,\gamma_i + \sum B_{ik}\,\gamma_i\gamma_k
\end{aligned}
\tag{54}
$$

Мы ограничимся сначала случаем, когда $A_i = B_i = 1$ и $A_{ik} = B_{ik}$. Тогда уравнения стационарности для функций f и f_1 будут тожественны и получат вид

$$F = \alpha\beta - \sum A_{ik}\,\gamma_i\gamma_k = 0 \tag{55}$$

Прежде чем перейти к доказательству нашей теоремы, существенно требующей, чтобы все коэффициенты были не отрицательны, я укажу для общей ориентировки самое общее решение (без ограничения о знаках коэффициентов) при условии, что стационарное распределение связано только одним уравнением. Так как это единственное уравнение должно быть (55), то общий вид функций φ_i будет

$$\varphi_i = 2c_iF + \gamma_iS, \qquad \text{где } \sum c_i = 1$$

Следовательно, уравнение стационарности получит форму

$$\left(\alpha S - F\right)\left(\beta S - F\right) = \sum_{ik} A_{ik}\left[2c_iF + \gamma_iS\right]\left[2c_kF + \gamma_kS\right],$$

т. е.

$$F^2 - \left(\alpha+\beta\right)FS + \alpha\beta S^2 = 4F^2 \sum_{ik} A_{ik}\,c_i\,c_k + 4SF \sum_{ik} A_{ik}\,c_i\gamma_k + $$

$$+ S^2 \sum_{ik} A_{ik}\,\gamma_i\gamma_k, \tag{56}$$

или по сокращении на F

$$F\left(1-4\sum_{ik} A_{ik}\, c_i\, c_k\right)=S\left[\alpha+\beta+4\sum_{ik} A_{ik}\, c_i\, \gamma_k\right]-S^2 \tag{57}$$

Таким образом необходимо и достаточно, чтобы

$4\sum_i A_{ik}\, c_i = 1$ и $\sum c_i = 1$ т. к. из этих условий вытекает также

$$4\sum_{i,k} A_{ik}\, c_i\, c_k = 1$$

Поэтому общее решение зависит от $\frac{n(n+1)}{2}+n$ параметров, связанных $n+1$ уравнением, т.-е. в конечном счете от $\frac{(n+2)(n-1)}{2}$ независимых параметров.

Однако, как легко видеть, при $n>2$ ни одно из этих решений для нас не подходит, т.-е. при $n>2$ число независимых стационарных уравнений всегда более одного. Итак, вообще, мы должны положить

$$\varphi_i = 2c_i F + \gamma_i S + \alpha S_i + \beta S_i' + \psi_i, \tag{58}$$

где S_i и S_i' линейные функции $(\gamma_1, \gamma_2, \ldots. \gamma_n)$, а ψ_i квадратичная функция тех же переменных, при чем $\sum_i S_i = \sum_i S_i' = \sum_i \psi_i = 0$ (59)

Вычислением функций S_i, S_i', ψ_i, мы сейчас займемся, заметив что условия стационарности для каждого φ_i получают форму:

$$f\cdot S_i(\varphi_1, \varphi_2, \ldots. \varphi_n)+f_1\cdot S_i'(\varphi_1, \varphi_2, \ldots. \varphi_n)+\psi_i(\varphi_1, \ldots. \varphi_n)=0 \tag{60}$$

Положим $S_i = \sum_h A_h^i \gamma_h$, $\qquad S_i' = \sum_h B_h^i \gamma_h$ (61)

В таком случае, приравнивая 0 коэффициент при α^3 в тожестве (60), мы получим:

$$S_i(\gamma_1+S_1, \gamma_2+S_2, \ldots, \gamma_n+S_n)=0 \tag{62}$$

т.-е. $\sum_h A_h^i S_h + S_i = 0 \qquad i=(1, 2 \ldots. n)$

Точно таким же образом мы получили бы

$$\sum_h B_h^i S_h' + S_i' = 0, \tag{63}$$

поэтому все выводы, которые мы сделаем относительно S_i, буду[т] правильны по отношению к S'_i.

Составим таблицу

$$\begin{array}{llll} A_1^1+1 & A_1^2 & A_1^3 \ldots\ldots & A_1^n \\ A_2^1 & A_2^2+1 & \ldots\ldots & A_2^n \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ A_n^1 & A_n^2 \ldots\ldots & \ldots\ldots & A_n^n+1, \end{array} \quad (6[4])$$

каждая колонна которой в силу уравнений (62) обладает свойство[м], что сумма $\sum_h \lambda_h^i S_h = 0$, если λ_h^i есть член $i^{\text{ой}}$ колонны, лежащ[ий] в $h^{\text{ой}}$ горизонтали (считая сверху).

Заметим, что в S_h все коэффициенты, кроме A_h^h, не отрицательн[ы], т.-к. в φ_h коэффициенты не отрицательны, причем

$$-A_h^h = A_h^1 + \ldots\ldots A_h^{h-1} + A_h^{h+1} \ldots\ldots + A_h^n,$$

Пусть $\lambda_{h_1}^i$, $\lambda_{h_2}^i$, $\lambda_{h_3}^i$ будут максимальные члены $i^{\text{ой}}$ колонны (для опр[е]деленности мы взяли число этих максимумов равным 3, но ничего [не] изменилось бы в рассуждении, если бы мы взяли другое число). [Мы] имеем, вообще, $\sum_h \lambda_h^i A_p^h = 0$ для любого значения p, поэтому выбир[ая] в частности, $p = h_1, h_2, h_3$, находим

$$\begin{aligned} (\lambda_1^i - \lambda_{h_1}^i)\, A_{h_1}^1 + (\lambda_2^i - \lambda_{h_1}^i)\, A_{h_1}^2 + \ldots\ldots + (\lambda_n^i - \lambda_{h_1}^i)\, A_{h_1}^n = 0 \\ (\lambda_1^i - \lambda_{h_2}^i)\, A_{h_2}^1 + (\lambda_2^i - \lambda_{h_2}^i)\, A_{h_2}^2 + \ldots\ldots + (\lambda_n^i - \lambda_{h_2}^i)\, A_{h_2}^n = 0 \\ (\lambda_1^i - \lambda_{h_3}^i)\, A_{h_3}^1 + \ldots\ldots\ldots\ldots + (\lambda_n^i - \lambda_{h_3}^i)\, A_{h_3}^n = 0 \end{aligned} \quad (6[5])$$

и замечая, что $\lambda_k^i - \lambda_{h_1}^i = \lambda_k^i - \lambda_{h_2}^i = \lambda_k^i - \lambda_{h_3}^i < 0$, если k отлично от [$h_1$], h_2, h_3, заключаем, что $A_{h_1}^k = A_{h_2}^k = A_{h_3}^k = 0$ для указанных значений k. [Но] $\lambda_h^i = A_h^i$, при $i \gtrless h$ и $\lambda_i^i = A_i^i + 1$. Поэтому i должно быть равно одному [из] чисел h_1, h_2, h_3 и кроме того, если в $h_1^{\text{ой}}$ колонне максимумы [со]ответствуют $h_1^{\text{ой}}$, $h_2^{\text{ой}}$, $h_3^{\text{ей}}$ горизонтали, то на тех же горизонта[лях] будут максимумы $h_2^{\text{ой}}$ и $h_3^{\text{ей}}$ колонн. Отсюда следует, что

$$S_{h1} + \gamma_{h1} = \lambda_{h1}^{h1}(\gamma_{h1} + \gamma_{h2} + \gamma_{h3});\; S_{h2} + \gamma_{h2} = \lambda_{h2}^{h2}(\gamma_{h1} + \gamma_{h2} + \gamma_{h3});$$
$$S_{h3} + \gamma_{h3} = \lambda_{h3}^{h3}(\gamma_{h1} + \gamma_{h2} + \gamma_{h3}), \quad (6[6])$$

при чем $\lambda_{h_1}^{h1} + \lambda_{h_2}^{h2} + \lambda_{h_3}^{h3} = 1$. Вообще все наши линейные формы [...] распадаются на несколько групп, так что только формы одной и т[ой] же группы зависят от тех же переменных и подчиняются соотношениям вида (66). Докажем далее, что число групп, на которые распадаются S_h, не может быть более двух.

В самом деле, пусть для определенности первые i форм $S_1, S_2 \dots S_i$ принадлежат одной группе, так что:

$$\frac{S_1+\gamma_1}{\lambda_1}=\frac{S_2+\gamma_2}{\lambda_2}=\frac{S_i+\gamma_i}{\lambda_i}=(\gamma_1+\gamma_2\dots+\gamma_i) \qquad (67)$$

В таком случае, уравнения стационарности для $\varphi_1, \varphi_2 \dots \varphi_i$ будут иметь вид

$$\begin{aligned} & f.\Big[\lambda_1(\varphi_1+\varphi_2\cdot\cdot\cdot+\varphi_i)-\varphi_i\Big]+f_1.S_1'(\varphi_1,\cdot\cdot\cdot\varphi_n)+ \\ & \qquad +\psi_1(\varphi_1,\cdot\cdot\cdot\varphi_n)=0 \\ & \dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots \qquad (68) \\ & f.\Big[\lambda_i(\varphi_1+\varphi_2\cdot\cdot\cdot\varphi_i)-\varphi_i\Big]+f_1.S'_i(\varphi_i\cdot\cdot\cdot\varphi_n)+ \\ & \qquad +\psi_i(\varphi_1\cdot\cdot\cdot\varphi_n)=0 \end{aligned}$$

Складывая эти равенства, мы видим, что в в первой части исчезает член, содержащий f, а потому квадратичная форма, являющаяся коэффициентом при α^2 в сумме $\psi_1(\varphi_1,\varphi_2\cdot\cdot\cdot\varphi_n)+\cdot\cdot\cdot+\psi_i(\varphi_1,\cdot\cdot\cdot\cdot\varphi_n)$ должна быть тожественно равна 0. Следовательно,

$$\psi_1(S_1+\gamma_1, S_2+\gamma_2, \cdot\cdot\cdot S_n+\gamma_n)+\cdot\cdot\cdot+\psi_i(S_1+\gamma_1,\cdot\cdot S_n+\gamma_n)=0, \qquad (69)$$

но т. к., вообще, в функции $\psi_k(\gamma_1, \gamma_2 \cdot\cdot\cdot \gamma_u)$ члены, не содержащие γ_k, не могут быть отрицательны, то мы должны заключить, что во всех функциях ψ рассматриваемой группы коэффициенты при $\gamma_k\gamma_l$ равны 0, если $k > i$ и $l > i$; отсюда следует, что для указанных значений k и l тем более и $A_{kl}=0$. Ясно, что то же рассуждение может быть применено к каждой группе, а потому, если бы число групп было более двух, то все $A_{kl}=0$, что невозможно, т. к. уравнение стационарности (55) приняло бы вид $f.f_1=0$. Применяя то же рассуждение к формам S_h', мы убеждаемся, что эти формы также распадаются на две группы, обладающие выше выведенными свойствами.

Таким образом все функции φ_i разбиваются по группам, как относительно S, также и относительно S^1, образуя в общем не более 4 подгрупп. Следует еще заметить, что приравнивая 0 коэффициенты при $\alpha^3\beta$ в каждом из уравнений (68), мы получаем, что $\lambda_1=\dfrac{c_1}{c_1+c_2+\cdot\cdot\cdot c_i}$ и т.д. Поэтому, предполагая, что φ_1 и φ_2 принадлежат к одной и той же подгруппе, выводим из соответствующих им уравнений стационарности, что

$$(f+f_1)(c_2\varphi_1-c_1\varphi_2)=c_2\psi_1(\varphi_1,\varphi_2\cdot\cdot\cdot\varphi_n)-c_1\psi_2(\varphi_1,\cdot\cdot\cdot\varphi_n) \qquad (70)$$

откуда
$$(f+f_1)\Big[(c_2\gamma_1-c_1\gamma_2)(\gamma_1+\gamma_2+\cdots\gamma_n)+c_2\psi_1-c_1\psi_2\Big]= \\ =c_2\psi_1(\varphi_1,\cdots\varphi_n)-c_1\psi_2(\varphi_1,\cdots\varphi_n) \qquad (71)$$

Приравнивая коэффициенты при α^2 и β^2 в обеих частях, находим

$$(c_2\gamma_1-c_1\gamma_2)(\gamma_1+\gamma_2+\cdots\gamma_n)+c_2\psi_1-c_1\psi_2=c_2\psi_1(S_1+\gamma_1,\cdots S_n+\gamma_n)- \\ -c_1\psi_2(S_1+\gamma_1,\cdots S_n+\gamma_n)= \qquad (72) \\ =c_2\psi_1(S'_1+\gamma_1,\cdots S'_n+\gamma_n)-c_1\psi_2(S'_1+\gamma_1,\cdots,S'_n+\gamma_n).$$

Следовательно, если группы относительно S и S′ не совпадают, то

$$(c_2\gamma_1-c_1\gamma_2)(\gamma_1+\gamma_2\cdots+\gamma_n)+c_2\psi_1-c_1\psi_2= \\ =A(\gamma_1+\gamma_2+\cdots+\gamma_n)^2, \qquad (73)$$

где A численный коэффициент. Но т. к. в первой части нет членов, содержащих произведения $\gamma_k\,\gamma_l$, где k и l не относятся к рассматриваемой подгруппе, то $A=0$. Следовательно,

$$c_2\varphi_1-c_1\varphi_2=0 \qquad (74)$$

К весьма важному соотношению (74) мы прийдем также, если допустим, что группы относительно S и S′ совпадают, т. к. в таком случае $S'_h=S_h$, и следовательно квадратичная форма, которая служит коэффициентом при $2\alpha\beta$ во второй части равенства (71) и должна быть тожественно равна 0, должна быть также равна выражению (72).

Итак, во всяком случае, *функции* φ_h, *принадлежащие одной подгруппе, отличаются только численным множителем*. Остается показать что таких подгрупп может быть не более двух. Для этой цели преобразуем наш биотип, об'единив все классы каждой подгруппы. В таком случае преобразованный биотип каждой подгруппы будет иметь только один класс. Нужно проверить невозможность допущений n=4 и n=3.

Пусть сначала n=4, тогда согласно предыдущему

$$F=\alpha\beta-A_{14}\gamma_1\gamma_4-A_{23}\gamma_2\gamma_3, \qquad (75)$$

если мы положим для определенности что S_1 и S_2 принадлежат одной группе, а S_3 S_4 другой, и в то же время S_1' и S_3' принадлежат одной группе, а S_2' и S_4' другой.

Из уравнения стационарности

$$f.f_1=A_{14}\varphi_1\varphi_4+A_{23}\varphi_2\varphi_3$$

получим, приравнивая коэффициенты при α^2

$$A_{14}\gamma_1\gamma_4+A_{23}\gamma_2\gamma_3=(A_{14}\lambda_1\lambda_4+A_{23}\lambda_2\lambda_3)(\gamma_1+\gamma_2)(\gamma_3+\gamma_4),$$

из которого приходим к невозможному заключению $A_{14} = A_{23} = 0$. Точно также, если $n = 3$, то

$$F = \alpha\beta - A_{13}\gamma_1\gamma_3 - A_{22}\gamma_2^2,$$

и мы приходим к невозможному равенству

$$A_{13}\gamma_1\gamma_3 + A_{22}\gamma_2^2 = A_{13}\lambda_1\lambda_3(\gamma_1 + \gamma_2)\gamma_3 + A_{22}(\gamma_1 + \gamma_2)^2.$$

Следовательно, $n < 2$; т.-е., вообще число подгрупп, в которых все φ_n отличаются лишь численным множителем не более двух, если только

$$f = \alpha^2 + \alpha(\gamma_i + \cdot\cdot\cdot \gamma_n) + \sum A_{ik}\gamma_i\gamma_k$$

$$f_1 = \beta^2 + \beta(\gamma_1 + \cdot\cdot\cdot \gamma_n) + \sum A_{ik}\gamma_i\gamma_k$$

13. Покажем теперь, что тот же вывод остается в силе и в общем случае, когда f и f_1 можно представить в виде:

$$f = \alpha^2 + \alpha(\gamma_1 + \cdot\cdot\cdot + \gamma_n) + \alpha S_o + \sum A_{ik}\gamma_i\gamma_k$$

$$f_1 = \beta^2 + \beta(\gamma_1 + \cdot\cdot\cdot + \gamma_n) + \beta S'_o + \sum B_{ik}\gamma_i\gamma_k \tag{76}$$

где $S_o = \sum\limits_h A_h^o\gamma_h$, $S_o^1 = \sum\limits_h B_h^o\gamma_h$, при чем $\left|A_h^o\right| \leqslant 1$, $\left|B_h^o\right| \leqslant 1$.

В таком случае уравнения стационарности для f и f_1 получат вид

$$F = \alpha\beta - \alpha S_o - \sum A_{ik}\gamma_i\gamma_k = 0,\ F_1 = \alpha\beta - \beta S'_o - \sum B_{ik}\gamma_i\gamma_k = 0 \tag{77}$$

Поэтому можем положить:

$$\varphi_i = C_i(F + F_1) + \gamma_i S + \alpha S_i + \beta S'_i + \psi_i \tag{78}$$

где по прежнему $\sum\limits_i C_i = 1 \quad \sum\limits_i S_i = \sum\limits_i S'_i = \sum \psi_i = 0;$

и уравнение стационарности для φ_i сохраняет форму (60). Приравнивая 0 коэффициенты при α^3 в (60), мы получим теперь для всякого i

$$S_i(-c_1S_o + \gamma_1 + S_1, -c_2S_o + \gamma_2 + S_2, \cdot\cdot\cdot\cdot, -c_nS_o + \gamma_n + S_n) = 0 \tag{79}$$

Но очевидно также из уравнения стационарности для f

получим $S_o(-c_1S_o + \gamma_1 + S_1, \cdot\cdot\cdot, -c_nS_o + \gamma_n + S_n) = 0$ (80)

Поэтому, если положить $P_i = S_i - c_i S_o$,

то $P_i(\gamma_1 + P_1, \gamma_2 + P_2, \cdot \cdot \cdot, \gamma_n + P_n) = 0 \quad (i = 1, 2 \cdot \cdot \cdot \cdot n)$ (81)

Таким образом формы P_i обладают свойством, что $\sum\limits_h \lambda_h^i P_h = 0$,

где λ_h^i член $i^{ой}$ колонны и $h^{ой}$ горизонтали в таблице

$$\begin{array}{llll} A_1^1 - c_1 A_1^o + 1 & A_1^2 - c_2 A_1^o \cdots\cdots\cdots & \cdot A_1^n - c_n A_1^o & \\ A_2^1 - c_1 A_2^o & A_2^2 - c_2 A_2^o + 1 \cdots\cdots & \cdot A_2^n - c_n A_2^o & (82) \\ A_3^1 - c_1 A_3^o & A_3^2 - c_2 A_3^o \cdots\cdots\cdots\cdots & & \\ \cdots\cdots\cdots\cdots & \cdots\cdots\cdots\cdots & \cdots\cdots & \\ A_n^1 - c_1 A_n^o \cdots\cdots\cdots & \cdots & A_n^n - c_n A_n^o + 1 & \end{array}$$

Кроме того $\sum A_h^o (P_h + \gamma_h) = 0$

Разделим теперь члены каждой $h^{ой}$ горизонтали на $1 - A_h^o$ и предположим, что $\frac{\lambda_{h_1}^i}{1 - A_{h_1}^o}, \frac{\lambda_{h_2}^i}{1 - A_{h_2}^o}$ представляют два (для определенности) наибольших значения, которые у нас тогда получатся в $i^{ой}$ колонне.

В таком случае

$$(1 - A_{h1}^0) \sum_h \lambda_h^i P_h + \lambda_{h1}^i \sum_h A_h^0 (P_h + \gamma_h) = 0$$

откуда приравнивая 0 коэффициент при γ_{h1}

$$(1 - A_{h1}^0) \sum_h \lambda_h^i (A_{h1}^h - c_h A_{h1}^0) + \lambda_{h1}^i \left[\sum_h A_h^0 (A_{h1}^h - c_h A_{h1}^0) + A_{h1}^0 \right] = 0 \qquad (83)$$

и аналогичное равенство для h_2.

Замечая далее, что $\sum\limits_h (A_{h1}^h - c_h A_{h1}^0) = - A_{h1}^0$,

преобразуем равенство (83) к виду

$$(1 - A_{h1}^0) \sum_h (\lambda_h^i - \lambda_{h1}^i)(A_{h1}^h - c_h A_{h1}^0) + \lambda_{h1}^i \left[\sum_h A_h^0 (A_{h1}^h - c_h A_{h1}^0) + (A_{h1}^0)^2 \right] = 0,$$

или, наконец,

$$\sum_h \left[(1 - A_{h1}^0) \lambda_h^i - \lambda_{h1}^i (1 - A_h^0) \right] (A_{h1}^h - c_h A_{h1}^0) = 0 \qquad (84)$$

Но так как с одной стороны $A^h_{h1} - c_h A^0_{h1} \geqq 0$, а множитель $(1 - A^0_{h1}) \lambda^i_h - \lambda^i_{h1} (1 - A^0_h) = 0$, при $h = h_1$ и при $h = h_2$, и отрицателен при остальных значениях h, то мы должны заключить, что при всех отличных от h_1 и h_2 значениях h, необходимо

$$A^h_{h1} - c_h A^0_{h1} = 0 \text{ и точно также } A^h_{h2} - c_h A^0_{h2} = 0.$$

Отсюда мы заключаем, что одно из значений h_1 и h_2 должно совпадать с i, и максимумы h_1ой и h_2ой колонны должны лежать в горизонталях с теми же номерами. Таким образом все формы P_h можно соединить по группам вида:

$$\frac{P_1 + \gamma_1}{\lambda_1} = \frac{P_2 + \gamma_2}{\lambda_2} \cdots = \frac{P_k + \gamma_k}{\lambda_k} = (1 - A^0_1) \gamma_1 + 1 - A^0_2) (\gamma_2 + \ldots + (1 - A^0_k) \gamma_k, \quad (85)$$

где $\lambda_1 + \lambda_2 + \ldots . \lambda_k = 1$. Аналогичный результат мы получили бы для

$$P_h' = S_h' - c_h S_0'.$$

Из этого основного результата легко вывести, что уравнение стационарности для φ_1 получает форму:

$$\begin{gathered} f \left\{ \lambda_1 \left[(1 - A^0_1) \varphi_1 + (1 - A^0_2) \varphi_2 + \ldots + (1 - A^0_k) \varphi_k \right] - \varphi_1 + c_1 (A^0_1 \varphi_1 + \ldots + A^0_k \varphi_k \right\} \\ + f_1 \left\{ \lambda^1_1 \left[(1 - B^0_1) \varphi_1 + \cdots \cdots + (1 - B^0_e) \varphi_e \right] - \varphi_1 + c_1 (B^0_1 \varphi_1 + \cdots + B^0_e \varphi^1_e) \right\} \\ + \varphi_1 (\varphi_1, \varphi_2, \cdots \varphi_n) = 0 \end{gathered} \quad (86)$$

Составляя стационарные уравнения для φ_i, принадлежащих к той же группе относительно S, находим, приравнивая 0 коэффициенты при $\alpha^3 \beta$

$$\frac{\lambda_1}{c_1} = \frac{\lambda_2}{c_2} = \cdots = \frac{\lambda_k}{C_k} = \frac{1 - (A^0_1 c_1 + \cdots + A^0_k c_k)}{(1 - A^0_1) c_1 + \cdots + (1 - A^0_k) c_k} = \\ = \frac{1}{c_1 + c_2 + \cdots c_k} \quad (87)$$

Поэтому, если $\sum\limits_1^k c_i A^0_i \gtrless 0$, то $c_1 + c_2 + \cdots + c_k = 1$. Следовательно, $k = n$, т. к. в противном случае, остальные $c_i = 0$, что противоречит условию теоремы. Таким образом мы имеем только одну группу относительно S, за исключением случая, когда $\sum\limits_1^k c_i A^0_i = 0$. Но последнее равенство влечет за собой отсутствие в сумме $\sum_{1}^{k} A_i^0 \varphi_i$ членов содержащих α. Поэтому в сумме $\sum_{1}^{k} \psi_i(\varphi_1\varphi_2, \cdot \cdot \varphi_n)$ не будет членов, содержащих α^2. Откуда заключаем, как и раньше, что во всех ψ_i, принадлежащих к данной группе, отсутствуют произведения $\gamma_g \gamma_h$, где оба значка g и h больше k. Следовательно, для указанных значений g и h, $A_{gh} = B_{gh} = 0$, а потому число групп относительно S не превышает двух. Тоже самое получим и для S'. Наконец, при предположении, что φ_1 и φ_2 принадлежат к одной и той же группе относительно S и S', находим, что

$$(f + f_1)(c_2\varphi_1 - c_1\varphi_2) = c_2\varphi_1(\varphi_1\varphi_2, \cdot \cdot \varphi_n) - c_1\varphi_2(\varphi_1, \varphi_2, \cdot \cdot \varphi_n),$$

откуда, подобно предыдущему, убеждаемся, что $c_2\varphi_1 - c_1\varphi_2 = 0$.

Таким образом, все гибридные расы опять распадаются на число подгрупп, не превышающее четырех, для которых функции φ_i отличаются лишь численным множителем. Нетрудно показать, как и раньше, что число подгрупп в действительности не более двух. Следовательно, и самый общий случай приводится к случаю $n = 2$, рассмотренному в § 11, и теорема доказана.

14. Укажем вкратце некоторые выводы из нашего исследования. Замкнутый биотип, в котором каждое скрещивание может дать индивида любого класса, должен обладать свойствами, что пропорция индивидов различного рода, рождающихся от некоторого скрещивания, совершенно не зависит от скрещиваемых родителей. Несмотря на видимое различие родителей, свойства их половых клеток подчинены одному и тому же закону случайности. Если бы в данном случае наблюдалась бы все-таки корреляция между родителями и детьми, то причину этой корреляции нужно было бы искать только в различии влияния среды и условий отбора. Рассматриваемые биотипы, несмотря на внешнюю полиморфичность, по существу не отличаются от чистых рас. Можно было бы доказать, что скрещивание различных биотипов такого рода, вообще, подчиняется тем же законам, что и скрещивание чистых рас (формулы 17). Основным вопросом является вопрос о скрещивании чистых рас. Как видно из доказанной в последней части теоремы[1]), если при скрещивании возникают различного рода гибриды, то возможны только 2 случая:

1) пропорция возникающих гибридов не зависит от скрещиваемых родителей (если родители сами гибриды, то некоторая часть

[1]) Случай, когда кроме гибридов могли бы получиться и индивиды родительских классов, привел бы к соответствующему обобщению формул (14).

потомства, зависящая от рода родителей, принадлежит к чистым расам, но пропорция различных видов гибридного потомства одна и та же), в таком случае вся совокупность гидридов в целом следует закону Менделя, удовлетворяя, как видно из формул (52), основному соотношению $4ff_1 = (\varphi_1 + \varphi_2 + \cdot \cdot \cdot + \varphi_n)^2$. Таким образом, обычное массовое статистическое наследование, не производящее дифференцировки между гибридами, констатировало бы существование элементарного закона Менделя, отметив лишь более или менее повышенную дисперсию.

2) Гибриды делятся на две существенно различные группы. Предполагая для простоты каждую группу однородной, оба эти гибридные класса представляют собой также чистые расы, характеризующиеся тем, что при взаимном скрещивании они, в свою очередь воспроизводят первоначальные чистые расы. Рассматриваемые 4 чистые расы образуют своебразную „кадриль", и закон их наследования, существенно отличающийся от Менделевского, я называю „кадрильным". В литературе я нашел лишь несколько спорных случаев (De Vries), подходящих к указанному закону, но необходимо было бы произвести более тщательную проверку и установить, применим ли здесь элементарный кадрильный закон или какая-нибудь его обобщенная форма.

Наконец, задача, которую мы решили при помощи формул (19) в частном случае простой Менделевской наследственности, указывает характер законов наследования сложного биотипа, включающего какое-угодно число чистых рас.