

medgen 2008 · 20:276–281
 DOI 10.1007/s11825-008-0114-y
 Online publiziert: 20. August 2008
 © Springer Medizin Verlag 2008

E. Aichinger · T. Grimm
 Abteilung für Medizinische Genetik, Universität Würzburg, Würzburg

100 Jahre Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

100 Jahre stellen in der heutigen Zeit durchaus ein einziges Menschenleben dar.

Ein langes Menschenleben ist also vergangen, seit sich die Populationsgenetik auf eine Erkenntnis beruft, die von mehreren Wissenschaftlern nahezu parallel entwickelt wurde. Und sie ist das Ergebnis eines heftigen Diskurses, der Teile der wissenschaftlichen Welt in 2 Lager spaltete. Die noch junge Disziplin der Genetik suchte noch nach ihren grundlegenden Formeln und Gesetzen. Und wie es so oft in solchen Fällen geschieht, entbrannte aus der Diskussion über den richtigen Weg ein heftiger Streit.

Dass die Heftigkeit der Diskussion in Proportion zu dem Problem steht, welches sich als Keil zwischen die Lager drängt, ist, dem Trend der damaligen Zeit folgend, nur natürlich. Doch ironischerweise ist das Verhältnis so oft direkt entgegengesetzt. Wenn der Knoten dann platzt oder auch im alexandrinischen Sinn „gelöst“ wird, tritt diese ironische Instanz aus dem Schatten, und offenbart sich als eine schlichte Verwechslung.

Vor 100 Jahren begann das Ende einer solchen Debatte. Ihr Ausgang lieferte uns nichts Geringeres als die mathema-

tische Grundlage für die Berechnungen der Populationsgenetik in Form des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts.

Der folgende Artikel will aus diesem Anlass die Entstehungsgeschichte des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts in Erinnerung rufen und die Wirrungen aufzeigen, die seine Entstehungsgeschichte begleiteten.

Herleitung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (HWE)

Nehmen wir einen biallelen Genort mit den beiden Allelen A und a an. Das Allel A habe die Häufigkeit p und das Allel a die Häufigkeit q. Gemeinsam haben sie die Häufigkeit: $p+q=1$.

In der Bevölkerung gibt es dann 3 Genotypen:

- AA mit einer Häufigkeit von p^2 ,
- Aa mit einer Häufigkeit von $2pq$ und
- aa mit einer Häufigkeit von q^2 .

Jeder Genotyp kann sich mit jedem anderen Genotyp paaren, sodass die in **Tab. 1** aufgeführten Kombinationen vorliegen.

In der Kindergeneration liegen dann die in **Tab. 2** aufgeführten Häufigkeiten

vor. Diese entsprechen genau den Häufigkeiten in der Elterngeneration (Gleichgewicht).

Die Bedingungen, unter denen dieses Verhältnis konstant bleibt, lauten (ideale Population):

1. Große Populationen
2. Panmixie („random mating“), bei dem sich die Paare in der Bevölkerung rein zufällig finden
3. Keine Selektion oder Mutation. Die Genfrequenz bleibt konstant.
4. Keine Migration

Dies bedeutet, dass in einer idealen Population keine Evolution stattfindet, da keine Evolutionsfaktoren greifen, um den Genpool zu verändern. Trotz des theoretischen Konstrukts der idealen Population lassen sich die Formeln durchaus mit Erfolg in der Praxis einsetzen.

Die Formel lautet entsprechend (**Abb. 1**):

$$(p+q) \times (p+q) = p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

und folgt somit dem ersten Binomialsatz $(p+q)^2$.

So lässt sich z. B. für jedes Allel die Heterozygotenhäufigkeit berechnen, wenn

Tab. 1 Herleitung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts

		Vater					
		Homozygot AA		Heterozygot Aa		Homozygot aa	
		p^2		$2pq$		q^2	
Mutter	Homozygot AA	Homozygot AA		Heterozygot Aa		Heterozygot Aa	
	p^2	p^4	p^3q	p^3q	p^3q	p^2q^2	p^2q^2
	Heterozygot Aa	Homozygot AA	Heterozygot Aa	Homozygot AA	Heterozygot Aa	Homozygot aa	Heterozygot Aa
$2pq$	p^3q	p^3q	p^2q^2	$2p^2q^2$	p^2q^2	pq^3	Heterozygot Aa
							pq^3
Homozygot aa	Heterozygot Aa	Heterozygot Aa		Homozygot aa		Homozygot aa	
q^2	p^2q^2	pq^3	pq^3	pq^3	pq^3	q^4	q^4

medgen 2008 · 20:276–281
 DOI 10.1007/s11825-008-0114-y
 © Springer Medizin Verlag 2008

E. Aichinger · T. Grimm 100 Jahre Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Zusammenfassung

Vor 100 Jahren veröffentlichten Godfrey H. Hardy und Wilhelm Weinberg in unabhängigen Publikationen die Formel, die heute das grundlegende Gesetz für die Berechnungen der Populationsgenetik darstellt. Im vorliegenden Artikel sollen die Epoche, die diesem Gesetz vorausging, geschildert und die Umstände, die seine Entstehung begleiteten, beleuchtet werden. Weiterhin sollen die Forscher genannt werden, die durch ihre Arbeit ebenfalls dieser speziellen Formel auf der Spur waren und als Wegbereiter des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts gelten dürfen.

Schlüsselwörter

Hardy · Weinberg · Castle · Hardy-Weinberg-Gleichgewicht · Populationsgenetik

Hardy-Weinberg equilibrium: first description 100 years ago

Abstract

One hundred years ago, Godfrey H. Hardy and Wilhelm Weinberg worked out, in independent publications, the formula that is regarded today as the elementary law for quantitative population genetics. In this article we describe the time period before the discovery of the Hardy-Weinberg law and try to illuminate the circumstances that surrounded its development. We will further name those scientists who also worked on this problem and who can be regarded as the predecessors of the Hardy-Weinberg principle.

Keywords

Hardy · Weinberg · Castle · Hardy-Weinberg equilibrium · Population genetics

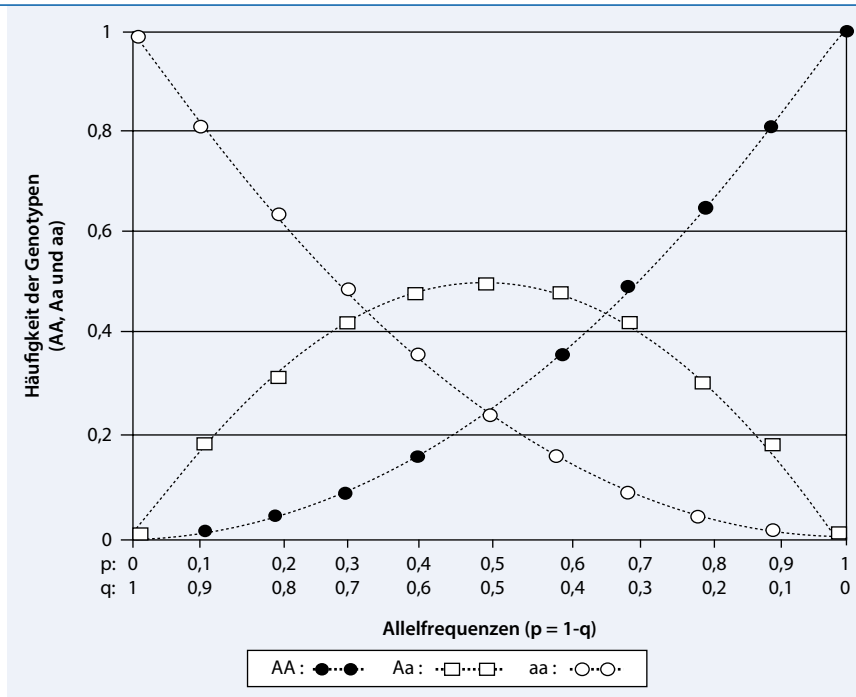


Abb. 1 ▲ Frequenzen der Genotypen im HWE

die Homozygotenfrequenz bekannt ist. Dabei fällt auf, dass es sich bei diesem Gleichgewichtsverhältnis, welches für die Populationsgenetik das grundlegende Gesetz darstellt, keineswegs um höhere Mathematik handelt. Genaugenommen handelte es noch nicht einmal um eine neue Idee.

James F. Crow schrieb dazu 1988 [2]:

„It is so self-evident that it hardly needed to be „discovered“; S. Wright, among others, used it before he had heard of either Hardy or Weinberg. Yet, trivial as it appears, the H-W principle is the foundation for diploid population genetics.“

Seewall Wright und „die Anderen“, über die Crow hier berichtet, scheinen vornehmlich in den Vereinigten Staaten von Amerika tätig gewesen zu sein. Diejenigen, denen die Trivialität der Formel sofort klar war, wussten anscheinend nichts von dem erbitterten Disput, der sich zur selben Zeit auf der anderen Seite des Atlantiks abspielte.

„In retrospect the disagreement seems a bit silly, for it now seems obvious that quantitative traits can be explained by postulating a large number of Mendelian factors. In fact the argument never took place in the United States, where this assumption was made from the beginning.“ [2]

Über welchen Konflikt berichtete Crow und wie konnte ihn eine solch „triviale

Erkenntnis“ hervorbringen? Wie kam es, dass dieses Gesetz zunächst G.H. Hardy und erst viele Jahre später W. Weinberg und anderen zugesprochen wurde?

Wie im Weiteren gezeigt wird, handelte es sich tatsächlich nicht nur um Hardy und Weinberg, die als „Erstentdecker“ in Frage kommen. Dabei beleuchtet dieser Artikel besonders die Zeit zwischen 1900 und 1908, die letzten Jahre einer Kontroverse, die mit daran beteiligt war, die moderne Genetik zu begründen.

Zeit um 1900

Führen wir uns zunächst die historischen Gegebenheiten vor Augen, um ein Gefühl für die Positionen zweier Gruppen zu entwickeln, die die wissenschaftliche Landschaft der noch jungen Genetik zu Beginn des 20. Jahrhunderts prägten:

Im Jahr 1908 wurde mit den Publikationen von Weinberg und Hardy ein wichtiger Grundstein der Populationsgenetik gesetzt. Aufgrund ihres mathematischen Gerüsts und der seit Jahrhunderten bestehenden Kenntnis familiärer Krankheiten gehen ihre Wurzeln aber viel weiter zurück als lediglich ein Jahrhundert.

Unsere heutige Auffassung der Genetik beruht auf Gesetzmäßigkeiten, die 1866 durch Mendel aufgestellt wurden und erst Jahrzehnte später in den wissen-

Tab. 2 Häufigkeiten der Kindergeneration aus **Tab. 1**

Genotyp	Häufigkeit	
Homozygote AA	$p^4+2p^3q+p^2q^2$	$= p^2$
Heterozygote Aa	$2p^3q+4p^2q^2+2pq^3$	$= 2pq$
Homozygote aa	$p^2q^2+2pq^3+q^4$	$= q^2$

Tab. 3 Lebensdaten von William Ernest Castle

1892	Studium der Biologie an der Harvard-Universität
1895	Abschluss der Promotion
1897–1908	Professor, Lawrence Scientific School
1908	Professor, Bussey Institution
1916	Mitbegründer der Zeitschrift Genetics
1936	Professor, University of California, Berkeley

Tab. 4 Lebensdaten von Karl Pearson

1875	King's College, Cambridge (Mathematikstudium)
1879–1880	Universität Berlin und Heidelberg (Germanistikstudium)
1881	Inner Temple, London (Jurastudium)
1881	Professor für Mathematik am King's College, London
1883	Professor für Mathematik am University College, London
1884	Goldsmid Chair of Applied Mathematics and Mechanics am University College, London
1891	Professor für Geometrie am Gresham College, London
1896	Elected Fellow of the Royal Society
1898	Verleihung der Darwin-Medal
1901	Mitbegründer der Zeitschrift Biometrika
1911	Galton Chair of Eugenics, University of London; Gründung des Departments für Angewandte Statistik
1925	Gründer der Zeitschrift Annals of Eugenics

schaftlichen Diskurs gelangten. Zu dieser Zeit dominierten Darwins Evolutionstheorie und die aus ihr abgeleiteten Theorien die Diskurse der Wissenschaftler.

Die Zeit der Wiederentdeckung der Mendel-Regeln um 1900 durch Hugo de Vries, Carl Correns und Erich Tschermak steht zudem unter dem Einfluss ei-

ner selbstbewussten Menschheit, die gerade erst begann, mit nie zuvor erreichter Systematik und enormem Aufwand, die grundlegenden Gesetze des menschlichen Lebens und des Lebens überhaupt zu erforschen.

William Bateson und Archibald Garrod (1902) zeigten anhand der Alkaptonurie zum ersten Mal, dass beim Menschen ein Merkmal/Krankheitsbild autosomal-rezessiv vererbt wird. William Curtis Farabee beschrieb 1903 als Erster einen autosomal-dominanten Erbgang beim Menschen am Beispiel der Brachydaktylie.

Um Francis Galton und später Karl Pearson entstand um das Jahr 1900 in England eine biometrische Schule, die versuchte, auf statistischer Basis die Gesetzmäßigkeiten der menschlichen Vererbung abzuleiten. Als Grundlage hierfür dienten biometrische Daten aus Bevölkerungserhebungen. Grundlage für die Auswertung dieser Daten war Francis Galtons Gesetz der anzestralen Heredität (1897). Diesem folgend wird jedem Vorfahren ein gleichwertiger Anteil aus der gesamten Erbmasse eines Individuums zugesprochen (also dem Vater 1/2, dem Großvater 1/4 usw.). Diese Auffassung folgt streng der darwinistischen Auffassung von Evolution und natürlicher Selektion. Nicht zuletzt deswegen scheint dieser Gruppe eine starke Betonung der phänotypischen Ausprägung eines genetischen Merkmals inne zu sein. Die biometrische Schule vertrat die Auffassung, dass im Fall des dominanten Verhaltens eines Allels die Verteilung der Phänotypen in der Bevölkerung zu Beginn 3:1 ist und dass dieses Verhältnis sich in den folgenden Generationen zugunsten des dominanten Phänotyps verschieben müsste.

Dem gegenüber stand eine Gruppe, die den Gesetzen Mendels folgend auf die Berücksichtigung der Reinheit der Gameten beharrte. Dabei würden eine F₂-Generation und alle Folgegenerationen immer ein Verhältnis von 1:2:1 liefern. Die Reinheit der Gameten führen wir heute auf die Reduktionsteilung (Meiose) zurück, ein Konzept welches damals noch nicht vollständig akzeptiert war.

„It was the assumption of genetic contributions of the parental ancestors which disturbed the Mendelians. Mendel's law of segregation centered on the purity of ga-

metes. [...] Bateson insisted that Mendel's law of segregation and the law of „ancestral heredity“ could not both be applicable to the same class of cases. The biometricians, on the other side, either felt that there was no inconsistency between the two, or that Mendelian genetics was not applicable generally.“ [9]

Im Grunde beharrten also beide Seiten darauf, ihre Arbeit auf das grundlegende Gesetz der Genetik zu basieren. Stern [7, 8, 9] berichtete über eine „violent controversy“, was dem Konflikt eine deutliche Härte zuspricht.

Wie konnte dieser Konflikt beendet werden und wie wurde der mendelsche Ansatz zum Grundstein der Populationsgenetik? Das Problem wurde von verschiedenen Wissenschaftlern in kurzer Abfolge unabhängig voneinander gelöst. Wie oben beschrieben scheint die Lösung trivial, aber unter den historischen Gegebenheiten scheint es interessant den Weg jedes Einzelnen zu beleuchten.

William Ernest Castle

Er war ein US-amerikanischer Lehrer, Biologe und Genetiker (**Tab. 2, Tab. 3**).

Er wurde auf einer Farm in Ohio als eines von 6 Kindern geboren und hatte schon als Junge großes Interesse an der Pflanzen- und Tierwelt. Sein Interesse an der Biologie veranlasste ihn 1892, an die Harvard-Universität zu gehen, wo er sich der Zoologie zuwandte. Er promovierte 1895 und unterrichtete anschließend jeweils 1 Jahr lang Zoologie an der University of Wisconsin und am Knox College in Galesburg, Illinois.

Castles Arbeit „The laws of heredity of Galton and Mendel, and some laws governing race improvement by selection“ [1], in der er ebenfalls ein konstantes 1:2:1-Verhältnis der Genotypen formulierte, entstand als Antwort auf eine Arbeit von U. Yule aus dem Jahr 1902 [9]. Allerdings verließ Yule den eingeschlagenen Pfad und formulierte einen Spezialfall, indem er rezessive Typen eliminierte. Aufgrund dieser Variation folgte er, dass sich unter konstanter Selektion die Häufigkeit (die Frequenz) der Dominanten von 75% dem Wert 85,35% annäherte. Dies würde bedeuten, dass die einmalige Ein-

züchtung eines rezessiven Merkmals dazu führt, dass trotz Selektion das Merkmal auf Dauer in der Population vorhanden bleibt.

„He felt that his „figures illustrate as nicely as could be desired“ certain chief properties of the law of Ancestral Heredity and were at the same time consistent with Mendel’s Laws as a special case of that law.“ [9]

Castle, der selbst Züchter war, konnte diese Erkenntnis aufgrund seiner praktischen Arbeit nicht bestätigen. In seiner Publikation bestätigt er das bereits gefundene 1:2:1-Verhältnis, er zeigte aber im Weiteren, dass Yule ein elementarer Fehler unterlaufen war und sich die Häufigkeit der Dominanten bei bestehender Selektion 100% nähert. Darüber hinaus wies er nach, dass sich die Frequenz der Typen konstant verhält, sobald die Selektion unterbleibt.

„In this paper, Castle went further than establishing the equilibrium condition of a population under random mating; he also calculated the change in genotype frequencies with selection against the recessive homozygotes.“ [6]

Also formulierte Castle genau genommen 2 Gesetze in seiner Arbeit, zum einen das Gesetz des Gleichgewichts unter Abwesenheit von Selektion, zum anderen das Gesetz genetischen Wandels bei vollständiger Selektion des rezessiven Typs.

Karl Pearson

Er war Germanist, Mathematiker und Statistiker (▣ **Abb. 3**, ▣ **Tab. 4**). Berühmt geworden ist er durch seine Arbeiten über Statistik, sowohl die Theorie der linearen Regression als auch der χ^2 -Test wurden von ihm entwickelt.

In Hinblick auf das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht formulierte Pearson das 1:2:1-Verhältnis kurz nach Castle (1903) und wahrscheinlich ohne Kenntnis von dessen Arbeit. Er experimentierte bereits mit multiplen Allelen, übersah aber offensichtlich den Aspekt verschiedener Genfrequenzen, wie ihn Castle bereits berücksichtigt hatte.

„In modern terms, Pearson considered only the case of equal frequency of the two contrasting alleles [...] A and a [...], while Yule and Castle included a series of se-

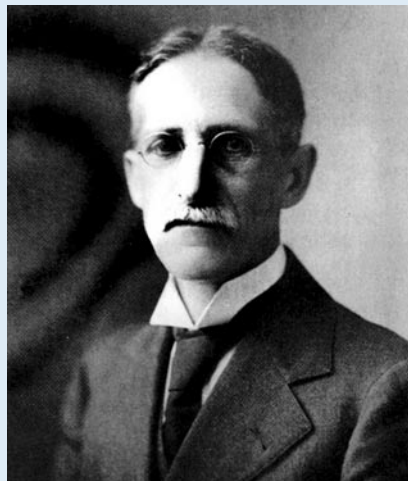


Abb. 2 ▲ William Ernest Castle (*25.10.1867 in Ohio; † 03.06.1962). (Aus [11])



Abb. 3 ▲ Karl Pearson (*27.03.1857; † 27.04.1936), http://en.wikipedia.org/wiki/Karl_Pearson



Abb. 4 ▲ Godfrey Harold Hardy (*07.02.1877; † 01.12.1947), http://en.wikipedia.org/wiki/G._H._Hardy

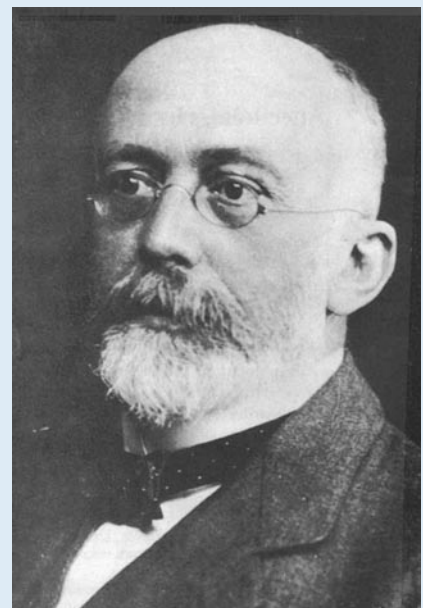


Abb. 5 ▲ Wilhelm Weinberg (*25.12.1862; † 27.11.1937). (Aus [8])

lected frequencies. It is strange indeed that the outstanding biometrician, Pearson, did not see the need for expanding the study to all frequencies.“ [9]

Somit hat Karl Pearson nur den Sonderfall des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts mit gleichen Genfrequenzen für die beiden Allele ($p=q$) berücksichtigt.

Godfrey Harold Hardy

Er war ein britischer Mathematiker (▣ **Abb. 4**, ▣ **Tab. 5**). Seine Arbeitsgebiete waren Analysis und Zahlentheorie. Er wurde v. a. durch seine Entdeckung

von und spätere Zusammenarbeit mit dem indischen Mathematiker Srinivasa Ramanujan berühmt.

Hardy wurde am 07.02.1877 in Cranleigh in der Grafschaft Surrey südwestlich von London in eine Lehrerfamilie geboren. Nach seiner Schulzeit wurde ihm ein Stipendium für das Winchester College verliehen. Er studierte ab 1896 am Trinity College in Cambridge und wurde später Professor in Oxford und Cambridge.

Hardy sah sich selbst als einen reinen Mathematiker, dem praktische Anwendungen seiner Arbeit zuwider waren. Somit scheint es nahezu ironisch, dass eine

Tab. 5 Lebensdaten von Godfrey Harold Hardy

1890	Winchester College (Mathematikstudium)
1896–1899	Trinity College, Cambridge (Mathematikstudium)
1919–1931	Professor in Oxford (Savilian Chair of Geometry)
1931–1942	Professor in Cambridge (Sadleirian Professor)

Tab. 6 Lebensdaten von Wilhelm Weinberg

1886	Abschluss des Medizinstudiums in München
1889	Rückkehr nach Stuttgart
1910	Gründung des Stuttgarter Zweiges der Gesellschaft für Rassenhygiene
1911	Ernennung zum Sanitätsrat

Tab. 7 Vergleich der heutigen Nomenklatur mit derjenigen von Weinberg und Hardy

	Homozygote	Heterozygote	Homozygote
HWE			
A→p	AA	Aa	Aa
a→q	p ²	2pq	q ²
Weinberg (1908)			
A→m	AA	AB	BB
B→n	m ²	2 mn	n ²
Hardy (1908)			
A→√p	AA	Aa	Aa
B→√r	p	2q	r

seiner bedeutendsten Arbeiten sich zum einen mit, für ihn, trivialer Mathematik beschäftigte und zweitens in hohem Grad der praktischen Anwendung dienlich ist.

Das Problem der Phänotypenverteilung wurde ihm durch R. C. Punnett angetragen. In einem kurzen aber prägnanten Schreiben legt er dar, wie sich in einer idealen Population die Verteilung der Genotypen konstant 1:2:1 einstellt.

„Suppose that Aa is a pair of Mendelian characters, A being dominant, and that in any given generation the number of pure dominants (AA), heterozygotes (Aa), and pure recessives (aa) are as p:2q:r. A little mathematics of the multiplication-table type is enough to show that in the next generation the numbers will be as (p+q):2:2(p+q)(q+r):(q+r)², or as p₁:2q₁:r₁, say.“ [4]

Dies wurde als Hardy-Gesetz bekannt, bis C. Stern [7] 1943 zeigen konnte, dass

auch Weinberg im selben Jahr dieses Gesetz formuliert hatte.

Der kurze Brief lässt keinen Zweifel daran, welchen Stellenwert Hardy dem Problem gab. Dass er über diesen kleinen Exkurs in die Welt der Genetik hinaus ein Interesse an der Genetik hatte, ist unwahrscheinlich.

Wilhelm Weinberg

Er war ein deutscher Arzt, Vererbungs-forscher und Genealoge (Abb. 5, Tab. 6). Er wurde 1862 in Stuttgart geboren. Seine Familie hatte jüdische Wurzeln, er selbst jedoch wurde protestantisch getauft. Weinberg studierte in München und Tübingen Medizin, kehrte aber 1889 nach Stuttgart zurück.

Weinberg war durch seine Arbeit als Geburtshelfer stark eingebunden und vermochte es dennoch in der verbleibenden Zeit, sich intensiven Forschungen auf dem Gebiet der Vererbungslehre zu widmen. Seine Untersuchungen brachten ihn zu der Erkenntnis, dass basierend auf den Mendel-Regeln und idealen Voraussetzungen nicht nur die Allelfrequenz, sondern auch der wahrscheinlichste Erbgang ermittelt werden können. Dabei legte er Wert sowohl auf die Qualität der empirischen Daten als auch auf die Überprüfung der mathematischen Regelmäßigkeiten. Er vertrat die Auffassung, dass die Mendel-Gesetze grundlegend für die Vererbungslehre seien und kritisierte insbesondere die fehlende Berücksichtigung der Reduktionsteilung (Meiose) in den Überlegungen der Vererbungsforscher.

„[...] nicht für alle Ahnen besteht eine Kontinuität des Keimplasmas in Bezug auf alle Eigenschaften, bei der Konkurrenz um die Bestimmung des Individuums in Beziehung auf jede einzelne Eigenschaft werden die meisten Ahnen ausgeschaltet.“ [10]

Somit folgte er dem Gesetz Mendels und verwarf die Überlegungen Galtons. In seiner Arbeit „Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen“ stellte er das oben beschriebene Verhältnis auf. Allerdings ging er noch weiter als Castle, indem er in seinen weiteren Arbeiten die Grundlagen für die Berücksichtigung multipler Allele und Genloci schuf. Seine Arbeiten über Achondroplasie (Zwergwuchs) brachten ihn zu der Überzeugung, dass

altersabhängige Mutationen eine große Rolle in der Distribution der Krankheiten spielen müssten – und das in einer Zeit, in der Mutationen noch ein vages Konzept und keine Tatsache waren.

Ein weiterer wichtiger Beitrag von Weinberg war die Beobachtung, dass bei der Erfassung von Familien für Segregationsanalysen in der Regel systematische Erfassungsfehler vorliegen, die berücksichtigt werden müssen. Diese beruhen z. B. auf dem Umstand, dass bei autosomal-rezessiven Erbgängen heterozygote Ehepaare, die zufälligerweise nur gesunde Kinder haben, in der Regel nicht erfasst werden (Weinberg-Geschwistermethode).

Resümee

Am Ende können wir feststellen, dass die wissenschaftliche Welt innerhalb weniger Jahre mehrfach um eine einzige wichtige Erkenntnis bereichert wurde.

Teilweise waren sich die Urheber ihrer „gemeinsamen“ Arbeit bewusst – namentlich Weinberg revidierte im Jahr 1909 Hardys Publikation. Darin erkannte er „seine“ Erkenntnis zwar wieder, die Herleitung erschien ihm jedoch zu kompliziert als dass sie sich mit der seinen vergleichen könnte [8] (Tab. 7).

Die Frage aber bleibt, warum Weinbergs Arbeit erst so viele Jahre später durch C. Stern [8] wiederentdeckt wurde, obwohl sie ebenfalls in dem Jahr veröffentlicht wurde wie die Arbeit von G. H. Hardy.

James Crow kam zu folgendem Schluss [3]:

„Why was Weinberg’s paper, published the same year as Hardy’s, neglected for 35 years? The reason, I am sure, is that he wrote in German.“

Gegen dieses Argument spricht aber, dass sowohl englisch- als auch deutschsprachige Autoren häufig in ihren Publikationen in der jeweils anderen Sprache zitierten. Auch zu Beginn des 20. Jahrhunderts bestand bereits ein reger internationaler Austausch unter den Wissenschaftlern. Abgesehen von sprachlichen Barrieren muss weiterhin berücksichtigt werden, dass Weinberg seine Arbeit in einer wenig gelesenen Zeitschrift veröffentlichte.

Weinberg, der rastlose Arbeiter, hat sich nur selten auf dem wissenschaftlichen Parkett seiner Zeit bewegt. Nicht zuletzt aus diesem Grund scheint ihm nur wenig Anerkennung während seiner Lebenszeit ausgesprochen worden zu sein.

„Only when he was old, did a new generation again begin to explore the areas in which he had achieved much, a nearly lone worker“ [8]

„Weinberg's fate bears comparison to that of Mendel. Both men made their discoveries at a time when their contemporaries were unable to appreciate them.“ [9]

In einem starken Kontrast zu der Person des Geburtshelfers Weinberg steht der Mathematiker Hardy. Die Leben dieser beiden Menschen könnten kaum unterschiedlicher sein. Hardy, dem jeglicher praktische Nutzen seiner Arbeit abhold war, schien auch im Fall seiner berühmten Publikation von 1908 weniger von dem Gedanken getrieben zu sein, der Welt, zumindest der der Genetik, ein thematische Grundgerüst zu verleihen. Vielmehr scheint ihn der Umstand amüsiert zu haben, welche Kenntnis Biologen von der Mathematik haben. Und den mathematischen Knoten löste er mit einem Streich und den Ruhm, der ihm dadurch zu Teil wurde, muss ihn auf das höchste verwundert haben.

„The work of Hardy and Weinberg had little in common, save for the famous rule that forever joined their names. I am sure that neither regarded this as a significant contribution“ [3]

Es wurde oft der Frage nachgegangen, warum Castles Name nicht in Verbindung mit dem heute verwendeten Begriff „Hardy-Weinberg-Gleichgewicht“ gebracht wird. Castle wird in diesem Punkt ein hohes Maß an Bescheidenheit zugesprochen. Clyde Keeler [5] berichtete darüber, dass Castle selbst seine Entdeckung als viel zu trivial erschien, als dass man sie im großen Rahmen diskutieren müsse.

Trotz der Bescheidenheit Castles ist aber festzuhalten, dass sowohl seine Publikation, als auch die Arbeit Pearsons lediglich Vorläufer des Gesetzes sind, welches heute als Hardy-Weinberg Gleichgewicht bekannt ist.

„Since Stern's article this has been called the Hardy-Weinberg (HW) law. It was soon pointed out that both Pearson and Castle

had still earlier used the HW principle for special cases, but the cumbersome designation „Castle-Pearson-Hardy-Weinberg law“ soon fell under its own weight.“ [3]

Korrespondenzadresse

Prof. Dr. T. Grimm

Abteilung für Medizinische Genetik,
Universität Würzburg,
Theodor-Boveri-Weg 11, 97074 Würzburg
tgrimm@biozentrum.uni-wuerzburg.de

Interessenkonflikt. Der korrespondierende Autor gibt an, dass kein Interessenkonflikt besteht.

Literatur

1. Castle WE (1903) The laws of heredity of Galton and Mendel, and some laws governing race improvement by selection. Proc Am Acad Arts Sci 39: 232–242
2. Crow JF (1988) Eighty years ago: the beginnings of population genetics. Genetics 119: 473–476
3. Crow JF (1999) Hardy, Weinberg and language impediments. Genetics 152: 821–825
4. Hardy GH (1908) Mendelian proportions in a mixed population. Science 28: 49
5. Keeler C (1968) Some oddities in the delayed appreciation of „Castle's law“. J Hered 59: 110–112
6. Li CC (1967) Castle's early work on selection and equilibrium. Am J Hum Genet 19: 70–74
7. Stern C (1943) The Hardy-Weinberg law. Science 97: 137–138
8. Stern C (1962) Wilhelm Weinberg. Genetics 47: 1–5
9. Stern C (1965) Mendel and human genetics. Proc Am Phil Soc 109: 216–226
10. Weinberg W (1908) Über den Nachweis der Vererbung beim Menschenleben. Jahreshefte Ver Vaterl Naturkd Württ 64: 369–382
11. Wright S (1963) William Earnest Castle, 1867–1962. Genetics 48: 1–5

Hier steht eine Anzeige

 Springer