

## Über die Erhaltung der Arten<sup>1)</sup>.

Von Armin Tschermak, Prag.

Mit 10 Abbildungen.

### I. Begriffsbestimmung.

Während die Frage der Entstehung der „Arten“ oder der organischen Formen (Arten, Elementararten, Rassen, Sippen, Biotypen oder isogene Einheiten), wie ich umfassender und richtiger sagen könnte, seit alters — besonders aber seit Ch. Darwin — ein vielbehandeltes Problem darstellt, könnte es scheinen, als ob die Erhaltung eine Selbstverständlichkeit, kein Problem bedeute. Und doch wäre dies eine bedenkliche Täuschung! Würden wir allerdings noch auf dem Standpunkte stehen, daß der Vererbung eine Abbildung des elterlichen Organismus in seinen Fortpflanzungszellen — sei es durch sogen. Keimchen (Ch. Darwin, ähnlich de Vries) oder durch innersekretorische Stoffe oder durch Nervenleitung (E. Hering — unter Analogisierung mit dem Gedächtnis; ähnlich Semon) — und eine Nachbildung oder „Reproduktion“ seitens dieser Zellen zugrunde liege, daß also eine Übertragung oder Verursachung der Eigenschaften von Vater und Mutter auf das Kind erfolge, so würde die Antwort einfach zu lauten haben: die organischen Formen erhalten sich durch Vererbung. Heute wissen wir aber, daß die äußere Erscheinung oder persönliche Tracht (der sogen. Phänotypus oder Erscheinungstypus), ja auch die erbliche Veranlagung oder der Stammescharakter (der sogen. Genotypus, Anlage- oder Werdegangstypus nach W. Johannsen) bei Mutter- und Tochterindividuum nicht in einfacher ursächlicher Abhängigkeitsbeziehung stehen, daß vielmehr beide sowohl äußerlich wie innerlich voneinander recht verschieden sein können. Tochter und Mutter stehen demgemäß als selbständige Äußerungen oder Reaktionsprodukte, als eigenartige eventuell verschiedenartige Anlagenkomplexe nebeneinander, nicht in Kausalabhängigkeit untereinander. Sie haben gewisse Eigenschaften bezw. Anlage- oder Erbfaktoren gemeinsam, nicht hat die Tochter sie von der Mutter, der Sohn vom Vater. Soweit dabei Übereinstimmung besteht, bezeichnen beide Paralleleffekte, nur in zeitlicher Aufeinanderfolge, nur in genealogischem, nicht in ursächlichem Zusammenhang aufgebrachte Differenzierungsleistungen desselben Stammplasmas. Höchstens könnte in gewissen Einzelfällen, welche heute noch keineswegs erschöpfend geklärt sind, eine Förderung oder Begünstigung (Autokatalyse) — keine Verursachung oder Schaffung gewisser vorhandener Anlagen der Tochter durch die Entfaltung dieser Anlagen bei der Mutter in Frage kommen — eine scheinbare Übertragung individueller, speziell „erworbener“ (bezw. reaktiv manifestierter) Eigenschaften, eine scheinbare somatogene In-

1) Nach einem in der Hauptversammlung des Lotos am 21. Februar 1920 gehaltenen Vortrag.

duktion<sup>2)</sup>. Wahrscheinlicher ist allerdings auch hier eine Parallelwirksamkeit gewisser äußerer Momente auf das Elternindividuum und auf dessen Fortpflanzungszellen (also eine sogen. falsche Erblichkeit), wobei der Effekt an dem ersteren sofort, an den letzteren erst bei der späteren Entwicklung — und zwar hier oft abgeschwächt — sinnfällig wird (vgl. die klimatischen Modifikationen wie alpinen Trockenheitszwergwuchs u. dergl.). — All die Tatsachen möglicher Verschiedenheit von Eltern und Kindern — handle es sich um Generationswechsel, um Saisondimorphismus, um parthenogenetische Produktion von sexualdimorphen Nachkommen, um Mendelsche Aufspaltung, um sogen. Sprungvariation oder Mutation — sprechen entschieden gegen die alte Annahme einer Übertragung, Abbildung oder Prägung vom „Personalteil“ auf den „Germinalteil“ (Goette) und damit gegen die Zurückführung des häufigen Falles von Merkmalsgemeinschaft oder Parallelität auf somatogene Induktion väterlicher- oder mütterlicherseits.

Jedenfalls läßt die Parallelitätstheorie der Vererbung (Goette, Weismann, A. Tschermak) — wie sie im Gegensatze zur älteren Übertragungslehre kurz genannt sei — die Frage nach den Grundlagen für die Erhaltung der Arten sozusagen offen. Eine solche erscheint einerseits darin gegeben, daß der Spielraum der persönlichen Verschiedenheit der einzelnen Individuen einer und derselben Elementarform in einer gewissen charakteristischen Umgrenzung gehalten wird, andererseits darin, daß durch besondere biologische Einrichtungen die geschlechtliche Verbindung verschiedener Formen verhindert oder erschwert wird. Aber auch im Falle einer Bastardierung erfolgt zwar nicht eigentlich durch die Mendelsche Aufspaltung an sich, wohl aber durch das Bestehen absoluter oder relativer Verkoppelung elterlicher Anlagen eine äußerliche wie innerliche „Reinigung“ zur Aufrechterhaltung oder Wiederherstellung des elterlichen Typus. In besonderer Weise dient endlich die nachhaltige Schwächung, welche gewisse bei der Bastardierung nur einseitig beigebrachte Erbanlagen erfahren (sogen. Genasthenie) dem Zwecke der äußerlichen, zum Teil auch innerlichen Erhaltung der organischen Formen. Natürlich ist durch diese im vorhinein kurz angeführten Momente eine Entstehung von zum Teil konstanten neuen „Mischformen“ durch freie Neukombination der Anlagen im Anschlusse an Bastardierung und Spaltung, ebenso eine Bildung von Neuheiten durch sogen. Sprungvariation oder Mutation — speziell auf hybridogener, event. genasthenischer Basis — keineswegs ausgeschlossen, sondern heute in zahllosen Fällen geradezu als gesetzmäßig erkannt. Hier ist es mir hingegen nur darum zu tun neben diesen produktiven Momenten die reduktiven, auf die Er-

2) Vgl. den kritischen Standpunkt von W. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 2. Aufl., Jena 1913, 23. Vorlesung; Experim. Grundlagen der Deszendenzlehre, Variabilität, Vererbung, Kreuzung und Mutation. Kultur der Gegenwart, 3. T., IV. Abt., Bd. 1, Leipzig-Berlin 1915, S. 597—661, spez. S. 642 ff.; Vererbungslehre. Teubners Sammlung Wissenschaft und Hypothese. Leipzig (Angekündigt.)

haltung der Einzelform gerichteten Momente nicht vergessen zu lassen, vielmehr zu einer gerechten Würdigung ihrer biologischen Bedeutung beizutragen.

## II. Die äußerliche, phänotypische Stabilisierung der Form bei individueller Variation (Dämpfung der Phänovariation).

Nicht so sehr die Ergebnisse der reinen, an der äußeren Erscheinung haftenden Variationsstatistik, als vielmehr deren Verknüpfung mit der exakten Vererbungslehre, wie wir sie speziell *Johannsen* verdanken, hat uns gelehrt, daß die Vielgestaltigkeit der Individuen eines genealogisch geschlossenen Kreises eine sehr verschiedene Grundlage haben kann. Dabei muß sich diese Differenz durchaus nicht notwendig und zuverlässig in der phänotypischen Erscheinungsweise äußern, also variationsstatistisch erfassbar sein. Vielmehr kann der äußere Schein sowohl nach der Richtung der Homogenität wie der Heterogenität des Materials trügen! — Die Individuen eines genealogischen Kreises können nämlich in dem einen Falle gleichen Erbwert besitzen, „isogen“ sein, bezw. einem Biotypus (*Johannsen*) oder einer isogenen Einheit (*Lehmann* — im allgemeinen gleich „reine Linie“ nach *Johannsen*) angehören, wobei ihre Verschiedenheit rein äußerlich oder phänotypisch ist, eine reine Phänovariation darstellt. Dieselbe kann gleichwohl recht erheblich und damit für die äußerliche Beurteilung des Individuums als „gleichartig“ oder „fremdartig“ sehr bedeutsam sein! In anderen Fällen kann neben dieser Verschiedenheit selbst isogener Individuen noch eine Verschiedenheit in der Anlagenkombination, im Erbwerte oder Genotypus vorliegen, wie sie zwischen den Produkten einer Mendelschen Spaltung resultiert. Die Variation eines solchen Kreises hat dann zugleich kollektiven Charakter, sie bedeutet eine Kombination von Phäno- und Genovariation (*Johannsen*). Es liegt — trotz des eventuellen äußeren Anscheins von Einheitlichkeit und kontinuierlich-variativem Zusammenhang — teilweise Aniso- oder Heterogenie, kurz gesagt ein Formengemisch, ein komplexer Bestand, eine komplexe Population vor, wie sie die meisten zufällig herausgegriffenen genealogischen Kreise darstellen. Isoliert und rein — als wahrhafte Individuenverschiedenheit, nicht zugleich Typenverschiedenheit — tritt uns die fluktuierende, undulierende Variation nur innerhalb isogener, homozygotischer Kreise bezw. reiner Linien entgegen. In der variationsstatistischen Darstellung und Charakteristik ergibt sich allerdings, wie bemerkt, im allgemeinen und mit Notwendigkeit kein Sondercharakter für die reine, nicht kollektiv komplizierte Individualvariation. Ebenso läßt sich für beide Fälle — wenn es auch hier mit spezieller Rücksicht auf den ersteren Fall dargestellt sei (s. unten!) — das Bestehen variationsbeschränkender Faktoren ableiten. Für diese Deduktion ist es ferner auch gleichgültig, ob man (mit *Johannsen*) ausschließlich äußere Momente, welche die sogen. Lebenslage ausmachen, für die rein individuelle Variation verantwort-



lich macht, oder ob man neben solchen noch ein endogenes Oszillieren der Valenz der Erbfaktoren annimmt.

a) Allgemeines über Abweichungsmaße (Fehlertheorie)<sup>3)</sup>.

Eine kleine mathematische Abschweifung unternehmend<sup>4)</sup>, sei zunächst in Erinnerung gerufen, daß die Schar der nach Quantität (beispielsweise nach Länge, Breite, Flächengröße, Volum, Gewicht) oder Zahl abgestuften Varianten bei Einreihung in Klassen eine Frequenz- oder Mengenkurve ergibt, welche mehr oder weniger an eine Galtonsche Zufallskurve erinnert. Eine solche entspricht bekanntlich der Gaußschen Formel, welche von Peirce und von Czuber<sup>5)</sup> als beste approximative Darstellung der Fehlerfrequenz erhärtet wurde:

$$y = a e^{-h^2 x^2} = y_G \cdot e^{-\frac{x^2}{2x_W^2}} = \frac{1}{x_W \sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{x^2}{2x_W^2}} = y_G \cdot e^{-\pi y_G^2 x^2},$$

$$\text{wobei } x_W = \frac{1}{h\sqrt{2}}, \quad y_G = \frac{h}{\sqrt{\pi}}, \quad y_G \cdot x_W = \frac{1}{\sqrt{2\pi}}.$$

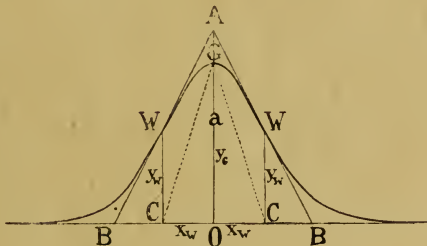


Abb. 1.

Diese Formel entspricht einer Binomialreihe, beispielsweise  $(1 + 1)^n$ , bei sehr hohem Werte von  $n$ .

3) An neueren allgemein orientierenden Werken seien angeführt: E. Czuber, Lehrbuch der Wahrscheinlichkeitsrechnung, 1. Bd., 4. Aufl., Leipzig 1914; 2. Bd., 3. Aufl., Leipzig 1908—1910; E. Borel, Elements de la théorie des probabilités, Paris 1914; F. Hack, Wahrscheinlichkeitsrechnung, Leipzig 1911; O. Meißner, Wahrscheinlichkeitsrechnung, Math. Bibl. Bd. 4 und 33, 2. A., Leipzig 1919; H. Timerding, Analyse des Zufalls, Braunschweig 1915.

4) Für wiederholte überaus freundliche mathematische Beratung auf diesem hier nur relativ kurz und populär behandeltem Gebiete bin ich Herrn Prof. Dr. Wirtinger in Wien zu ganz besonderem Danke verpflichtet.

5) G. F. Gauß, Theoria combinationis observationum erroribus minimis obnoxiae. Schr. d. Göttinger Ges. 1821—26; E. Abbe, Über die Gesetzmäßigkeit in der Verteilung der Fehler der Beobachtungsreihen. Inaug.-Dissert., Jena 1863, abgedr. in Ges. Abhandlungen. Bd. 2, Nr. IV, S. 55, Jena 1906; C. S. Peirce, On the Theory of errors of Observations. Const. and Geom. Survey, London 1870; E. Czuber, Vorlesungen über Wahrscheinlichkeitsrechnung, Leipzig 1879; Geometrische Wahrscheinlichkeiten und Mittelwerte, Leipzig 1884; Theorie der Beobachtungsfehler, Leipzig 1891, S. 130 ff.; Lehrbuch der Wahrscheinlichkeitsrechnung, Ed. 2, 3. Aufl., spez. S. 188—202, Leipzig 1908—1910; Über statistische Forschungsmethoden. Wien 1921 (im Druck).

Eine solche Exponentialkurve (vgl. Abb. 1) zeigt einen kuppenförmigen Gipfel, von welchem aus nach beiden Seiten hin zunächst mit wachsender Geschwindigkeit, dann nach Durchlaufen eines Wendepunktes mit abnehmender Geschwindigkeit der Abfall erfolgt. Sie erscheint charakterisiert durch zwei Kardinalpunkte, nämlich durch die Gipfelhöhe ( $y_G = a = \frac{h}{\sqrt{\pi}}$ ) und durch die Wendepunktsabszisse

( $x_W$ ) — ja, richtiger gesagt, durch einen der beiden, da dieselben in der einer gleichseitigen Hyperbel entsprechenden Funktionsbeziehung  $y_G \cdot x_W = \frac{1}{\sqrt{2\pi}}$  stehen. Als der vorteilhaftere Ausgangswert bewährt

sich die Wendepunktsabszisse (vgl. unten). Zur zahlenmäßigen Auswertung der Kurvenordinaten muß allerdings noch deren Maßstab bzw. ein diesen beinhaltender Wert — speziell der Flächeninhalt der Kurve, d. h. die Gesamtzahl der Beobachtungen (Individuen) gegeben sein. —

In der obigen Formel bedeutet  $h$  die Hyperbelprojektion der Wendepunktsabszisse gemäß der Funktionsbeziehung  $x_W \cdot h = \frac{1}{\sqrt{2}}$

(s. später). Die Wendepunktsordinate ergibt sich aus den Werten von  $y_G = a$  und  $x_W$  mit  $y_W = a e^{-\frac{1}{2}}$ . Das Dreieck (CGC), welches den Gipfelpunkt (G) und die Achseprojektionsstelle des Wendepunktes (C) verbindet, kennzeichnet also die Kurve erschöpfend — ebenso das von der Wendepunktstangente beiderseits mit der Abszissenachse gebildete Dreieck (BAB), dessen Höhe (OA) einfach der doppelten Wendepunktsordinate ( $2y_W$ ), dessen Basis (COC) der vierfachen Wendepunktsabszisse ( $4x_W$ ) gleich ist. (Speziell ist es praktisch beim ungefähren Entwerfen einer Zufallskurve von dem letzteren Dreieck auszugehen.)

Der Zufallskurve entspricht bekanntlich genau eine möglichst große, theoretisch genommen unendlich große geordnete Schar von Beobachtungsmaßzahlen — beispielsweise von Werten, die bei der wiederholten Messung einer Strecke gewonnen wurden, wobei regellos ganz unabhängig voneinander und ebenso oft zu große wie zu kleine Zahlen ermittelt werden. Die Theorie der Beobachtungsfehler<sup>6)</sup> behandelt bekanntlich — mit Rücksicht auf das Ziel einer Ausgleichung der Beobachtungen — die Frage der vorteilhaftesten Kombinerungsweise derselben und ermittelt die Wahrscheinlichkeit, mit welcher ein Fehler zwischen gewissen Grenzen liegt. Sie nimmt dabei als vorteilhaftesten Ausgangspunkt den Mittelwert oder Durchschnittsfehler, d. h. das arithmetische Mittel der Beobachtungsergebnisse, welches dem Fußpunkt des Gipfels der obigen Kurve entspricht. — Die Aufstellung eines zweiten charakteristischen Punktes für die Fehlerkurve fällt verschieden aus je nach dem Bewertungssystem für die Abwei-

6) Ich benütze bei dieser Darstellung speziell das vorzügliche Werk von E. Czuber, dessen grundlegende Bedeutung mir von Seite der Biologen nicht genug gekannt und gewürdigt erscheint.

chungen, d. h. je nachdem man ihnen gleiche Bedeutung ganz unabhängig von der Abweichungsgröße oder einfach oder quadratisch oder sonst in bestimmtem Grade wachsende Bedeutung beimißt.

Nach dem erstgenannten Gesichtspunkte wird als zweiter charakteristischer Punkt der Fehlerkurve jener herausgegriffen, dessen Abszisse die linke und die rechte Halbschar in eine gleiche Anzahl von Einzelfällen (Individuen vergleichbar) halbiert, also im Verein mit dem Mittelwert die ganze Kurvenfläche viertelt. Diese Viertelung oder Quartilteilung (Galton) bezeichnet den sogen. wahrscheinlichen Fehler ( $r$ ). Dabei werden alle Beobachtungen als gleichwertig mitbestimmend für die Teilungsstelle, unabhängig von ihrer Abweichung vom Mittelwert — als gleichbedeutend oder gleichstark ins Gewicht fallend behandelt. Ein geometrisch charakteristischer Punkt der Kurve erscheint durch eine Viertelung der Kurvenfläche dem Inhalte oder der Schwere nach allerdings nicht gewonnen. Das Quartil oder der wahrscheinliche Fehler bezeichnet jene Fehlergrenze, für welche — da  $x$  ebenso oft kleiner wie größer als  $r$  ausfällt — die gleiche Wahrscheinlichkeit ( $\frac{1}{2}$ ) besteht, daß die Grenze in dem einzelnen Beobachtungsfall nicht erreicht wie überschritten wird. Die Quartilierungsformel lautet empirisch  $\sum y_{x < r} = \sum y_{x > r} = \frac{n}{4}$ , d. h. Halbierung der Summe der Beobachtungszahlen, welche auf die einzelnen Größenklassen — bei  $n$  als Gesamtzahl — entfallen. Gemäß der Gaußschen Binomialformel lauten die Werte

$$r = x_r = \frac{e_0}{h} = \frac{0,476936}{h},$$

$$y_r = a e^{-h^2 x_r^2} = \frac{h}{\sqrt{\pi}} e^{-e_0^2},$$

$$\pm \int_0^{x_r} e^{-h^2 x^2} dx = \pm \int_{x_r}^{\infty} e^{-h^2 x^2} dx = \frac{n}{4}.$$

Die Gesamtzahl der Beobachtungen (Individuen) wird dem Flächeninhalt oder Integral der Kurve gleichgesetzt.

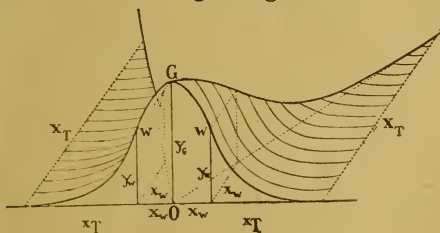


Abb. 2.

Eine weiter abliegende Konvergenzgrenze als der wahrscheinliche Fehler bezeichnet der Durchschnittsfehler ( $\vartheta$  oder die durchschnittliche Abweichung), bei dessen Ermittlung der relativen Minder-



bewertung der immer selteneren stärkeren Abweichungen, wie sie beim „wahrscheinlichen Fehler“ erfolgt, dadurch entgegengewirkt wird, daß man den einzelnen Beobachtungen (Individuen) einen um so größeren Einfluß, eine um so größere Bedeutung, ein um so höheres Gewicht zuerkennt, je mehr sie vom Mittelwerte abweichen. Bei Bestimmung des Durchschnittsfehlers läßt man also alle Einzelbeobachtungen (Individuen) mit der einfachen Potenz ihrer Abweichung vom Mittelwerte wirken. Es sei dies bildlich durch einen Doppelkeilkörper dargestellt (Abbild. 2), dessen Stirnfläche die Zufallskurve bildet, dessen Tiefenerstreckung entlang jeder Kurvenordinate dem einfachen Werte des Abszissenwertes entspricht, so daß die Hinterfront von zwei rechtwinkelig einspringenden Ebenen gebildet wird. Denkt man sich das Gewicht dieses Körpers gleichmäßig auf die Kurvenfläche verteilt, so entspricht das Gewicht jedes Punktes der durchschnittlichen Abweichung  $\vartheta$ . Empirisch wird  $\vartheta$  unter Einreihung der Einzelbeobachtungen (Varianten) in Größenklassen bzw. Zerlegen der Kurvenfläche in relativ schmale Ordinatenstreifen nach der Formel ermittelt  $\vartheta = \frac{\sum yx}{n}$ , wobei y die Zahl der Beobachtungen (Individuen) pro Klasse, x den Mittelwertabstand, n die Gesamtzahl bzw. den Flächeninhalt der Stirnkurve bedeutet. Bei großer Gesamtzahl nähert sich der empirische Wert immer mehr der exakten Formel:

$$\vartheta = x_g = \frac{1}{h\sqrt{\pi}} = \frac{0,564}{h}, \quad y_g = ae^{-h^2x_g^2} = \frac{h}{\sqrt{\pi}} \cdot e^{-\frac{1}{\pi}}$$

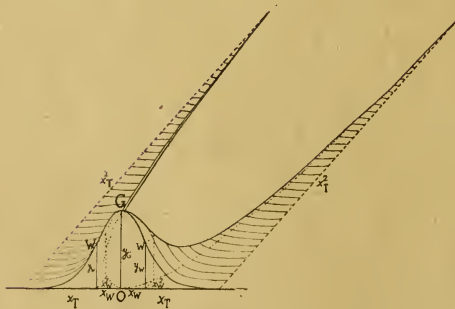


Abb. 3.

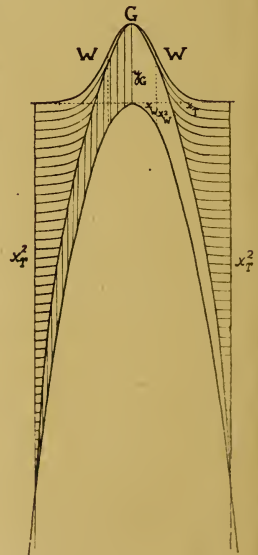


Abb. 4.

Weitaus die vorteilhafteste Bestimmung, welche die Zufallskurve durch die Wendepunktsabszisse geometrisch direkt charakterisiert,

betrifft den sogen. mittleren Fehler ( $\mu$ ) oder die mittlere Abweichung ( $\sigma$ ). Hierbei wird der Minderbewertung der zunehmend seltenen stärkeren Abweichungen in noch höherem Maße entgegen gewirkt als bei der Ermittlung des Durchschnittsfehlers ( $\vartheta$ ), indem man sie mit der zweiten Potenz ihres Abstandes vom Mittelwerte ins Gewicht fallen läßt. Es sei dies bildlich durch einen Körper dargestellt (Abbild. 3 u. 4), dessen Stirnfläche die Zufallskurve bildet, dessen Tiefenerstreckung entlang jeder Kurvenordinate dem Quadrate des Abszissenwertes entspricht, wobei in den Abbildungen die Wendepunktsabszisse  $x_w$  als Einheit genommen ist. Die Hinterfront dieses Körpers stellt also eine Zylinderfläche dar, welche auf einer Parabel ( $z = x^2$ ) aufsteht. — Denken wir uns also, wie dieser Körper es bildlich darstellt, längs der ganzen Varianten- oder Fehlerschar ein solches System der Bewertung oder Gewichtsverteilung proportional zum Quadrate der Abweichung durchgeführt ( $\Sigma yx^2$ ) und dann das resultierende Gesamtgewicht gleichmäßig längs der Kurve, d. h. auf alle Einzelindividuen verteilt ( $\frac{\Sigma yx^2}{n}$ ), so erhalten wir ein bestimmtes

Mittelgewicht pro Individuum. Dieses individuelle Mittelgewicht ( $\mu^2$  oder  $\sigma^2$ ) entspricht nun aber gerade einem Gewichtswerte, welcher schon bei der ursprünglichen Gewichtsverteilung jenen Individuen zukam, welche gerade um den Betrag der Wendepunktsabszisse vom Kurven gipfel abweichen (Wert  $x_w^2$ ). Das Mittelgewicht gleicht eben dem Quadrate der Wendepunktsabszisse ( $\mu^2$  oder  $\sigma^2 = x_w^2 = \frac{\Sigma yx^2}{n}$ ). Der mitt-

lere Fehler entspricht sonach der Quadratwurzel aus dem Volumen oder Gewichte jenes Körpers aufgeteilt nach der Zahl der Beobachtungen (Individuen), d. h. der Quadratwurzel aus der mittleren quadratischen Abweichung vom Mittelwert oder der Quadratwurzel aus dem Individualmittel der Abstandsquadratwerte, somit der empirischen Formel

$$\mu \text{ oder } \sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma yx^2}{n}}$$

wobei  $y$  die Zahl der Beobachtungen (Individuen) pro Klasse,  $x$  den Mittelwertabstand,  $n$  die Gesamtzahl bzw. den Flächeninhalt der Stirnkurve bedeutet. Während sich für den durchschnittlichen Fehler die Formel ergab: Summe aller Einzelordinaten, bewertet nach dem einfachen Werte des Gipfelabstandes, aufgeteilt auf die gesamte Kurvenfläche bzw. die Gesamtzahl der Varianten — gilt für das Quadrat des mittleren Fehlers die Formel: Summe aller Einzelordinaten, bewertet nach dem Quadrate des Gipfelabstandes, aufgeteilt auf die gesamte Kurvenfläche bzw. die Gesamtzahl der Varianten.

Der mathematische Beweis, daß die empirische Formel für den mittleren Fehler oder die Standardabweichung  $\mu^2$  oder  $\sigma^2 = \frac{\Sigma yx^2}{n}$



$= \frac{\sum y x^2}{\sum y}$  bei wachsender Beobachtungszahl sich tatsächlich immer mehr dem Werte der Abszisse des Wendepunktes ( $x_w$ ) der Gaußschen Kurve nähert, läßt sich folgendermaßen erbringen<sup>7)</sup>. Die Produktensumme  $\sum y x^2$  ist — nach Multiplikation von Zähler und Nenner mit  $dx$  — ersetzbar durch den Integral von  $y x^2 dx$ , ebenso die Summe  $\sum y$  durch das Integral von  $y dx$ . Daraus folgt  $\mu^2$  oder  $\sigma^2 = \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} y x^2 dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} y dx}$ . Für das im Nenner stehende Integral der Kurve  $y = e^{-h^2 x^2}$

(von  $a = y_G$  abgesehen, welches in den Nenner wie Zähler zu stehen käme und daher wegfällt) ergibt sich der Wert  $\int_{-\infty}^{+\infty} e^{-h^2 x^2} dx$ . Ganz

allgemein gilt nun  $\int_{-\infty}^{+\infty} e^{-z^2} dz = \sqrt{\pi}$ , wobei in der früheren Formel  $h^2 x^2 = z^2$ , bezw.  $h dx = dz$  entspricht. Somit ist

$$\int_{-\infty}^{+\infty} e^{h^2 x^2} dx = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-z^2} \frac{dz}{h} = \frac{\sqrt{\pi}}{h}.$$

Im Zähler ist das Integral  $\int_{-\infty}^{+\infty} x^2 e^{-h^2 x^2} dx$  ersetzbar durch jenes des Differentialquotienten  $-\frac{de^{-h^2 x^2}}{dh^2} \cdot dx$ , da allgemein gilt

$$\int_{-\infty}^{+\infty} n^2 e^{-m^2 n^2} dn = \int_{-\infty}^{+\infty} -\frac{de^{-m^2 n^2}}{dm^2} \cdot dn,$$

wobei  $n^2 e^{-m^2 n^2} = -\frac{de^{-m^2 n^2}}{dm^2}$ . Für den Zähler ergibt sich demnach

$$\int_{-\infty}^{+\infty} x^2 e^{-h^2 x^2} dx = \int_{-\infty}^{+\infty} -\frac{de^{-h^2 x^2}}{dh^2} dx = -\frac{d}{dh^2} \frac{\sqrt{\pi}}{h} = \frac{\sqrt{\pi}}{2h^3}.$$

Somit ergibt sich für den Quotienten  $\mu^2$  oder  $\sigma^2 = \frac{\sqrt{\pi}}{\frac{\sqrt{\pi}}{2h^3}} = \frac{1}{2h^2}$ .

Da  $\frac{1}{2h^2} = x_w^2$ , ist die Gleichheit erwiesen  $\mu$  oder  $\sigma = x_w$ .

Der mittlere Fehler entspricht nach dem Gesagten der Quadratwurzel aus dem Mittelwert des Fehlerquadrates (Gauß) bezw. aus

7) Für die Mitwirkung bei dieser Ableitung bin ich meinem Assistenten Herrn M. U. C. Hans Goldmann sehr zu Dank verpflichtet. — Vgl. auch die Ableitung bei P. Riebesell, Die mathematischen Grundlagen der Variations- und Vererbungslehre. Leipzig und Berlin 1916, spez. S. 23.

demjenigen (sogen. mittleren) Fehlerrisiko, welches aus der Bewertung oder Bedeutung der Abweichung nach dem Quadrate des Mittelwertabstandes (also gemäß  $\psi [x] = x^2 = \frac{1}{2h^2}$ ) hervorgeht, — während der wahrscheinliche Fehler ( $r$ ) überhaupt nicht auf dem Begriff des Fehlerrisikos<sup>8)</sup> aufgebaut ist, der Durchschnittsfehler ( $\vartheta$ ) sich allerdings auf das Fehlerrisiko bezieht, jedoch aus der Bewertung oder Bedeutung gemäß bloß einfacher Potenzierung der Abweichungsgröße (also gemäß  $\psi (x) = x = \frac{1}{h\sqrt{2}}$ ) hervorgeht. Unter der unabsehbaren Fülle<sup>9)</sup> möglicher Genauigkeits- oder Variationsmaße erweisen sich

8) Bei Bedeutung  $\psi (x)$  für die Abweichung und bei der Wahrscheinlichkeit  $\varphi (x)dx$  zwischen  $x$  und  $x + dx$  lautet die Formel für das Fehlerrisiko

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \psi (x) \varphi (x) dx \text{ (Czuber).}$$

9) Spezialfälle ergäben sich — nach Berechnungen, welche auf meine Bitte Herr Professor Wirtinger in besonderer Liebenswürdigkeit ausgeführt hat — aus der Schwererteilung oder Quartilierung des Einfachpotenzkörpers (Abbild. 2) oder des Zweifachpotenzkörpers (Abbild. 3 u. 4). Im ersteren Falle hätte man für die Teilung entsprechend  $x_Q$

$$\int_0^{x_Q} yx dx = \int_{x_Q}^{\infty} yx dx, \quad x_Q = \frac{0,8326}{h}.$$

Im anderen Falle hätte man für die Teilung entsprechend  $x_P$

$$\int_0^{x_P} yx^2 dx = \int_{x_P}^{\infty} yx^2 dx, \quad x_P = \frac{1,0876}{h}.$$

Zwischen den Abszissen  $x_P$ ,  $x_Q$ ,  $x_W$  ergeben sich folgende Verhältnisse:

$$x_P = \frac{1,0876}{h}, \quad x_Q = \frac{0,8326}{h}, \quad x_W = \frac{1}{1,414 h} = \frac{0,70711}{h},$$

$$h = \frac{1,0876}{x_P} = \frac{0,8326}{x_Q} = \frac{0,70711}{x_W},$$

$$r < \vartheta < x_W < x_Q < x_P$$

und zwar  $r : \vartheta : x_W$  ( $u$  oder  $o$ ) :  $x_Q : x_P = 0,67449 : 0,79788 : 1 : 1,1773 : 1,53786$ .

Ein Vorteil gegenüber dem mittleren Fehler bezw. der Wendepunktscharakterisierung der Kurve ist allerdings mit diesen Spezialfällen von komplexer Quartilierung nicht gewonnen. Die Teilung des Zweifachpotenzkörpers entsprechend der Wendepunktabszisse ergäbe nach Berechnung von Professor Wirtinger zwei Teilkörper vom Volum- oder Gewichtsverhältnisse:

$$\frac{A}{B} = \frac{\int_0^{x_W} yx^2 dx}{\int_{x_W}^{\infty} yx^2 dx} = \frac{\int_0^{x_W} e^{-h^2 x^2} x^2 dx}{\int_{x_W}^{\infty} e^{-h^2 x^2} x^2 dx} = \frac{\frac{1}{2h^3} \left( \int_0^{\sqrt{2}} e^{-u^2} du - \frac{1}{\sqrt{2}} e^{-0,5} \right)}{\frac{1}{2h^3} \left( \frac{e^{-0,5}}{\sqrt{2}} + \frac{1}{2} \sqrt{\pi} - \int_0^{\sqrt{2}} e^{-u^2} du \right)}$$

die aus Mittelwerten von Fehlerpotenzen gewonnenen, so der Durchschnittsfehler ( $\vartheta$ ) und der mittlere Fehler ( $\mu$ ), als besonders bedeutsam und zwar als das vorteilhafteste das letztere Maß, da sich der empirische Fehlerwert bei gegebener (großer) Zahl von Einzelbeobachtungen (Individuen) gerade für die Potenz 2 am raschesten dem theoretischen Grenzwerte nähert, also die Beurteilung der Genauigkeit ( $h$ ) durch den mittleren Fehler ( $\mu$ ) am sichersten erfolgt (Helmert, Pizzetti, Czuber). Auch vom Gesichtspunkte der geometrischen Veranschaulichung einer Beobachtungs- oder Fehlerschar — ebenso auch einer Variantenschar — wird man die Charakterisierung der Kurve durch den Mittelwert und durch die Wendepunktsabszisse, welcher eben bei genügend großer Gesamtzahl ( $n$ ) der mittlere Fehler oder die Standardabweichung bezw. Streuung ( $\sigma$ ) entspricht, als besonders wertvoll bezeichnen.

In der einfachen Beziehung einer gleichseitigen Hyperbel ( $\mu \cdot h = \frac{1}{\sqrt{2}}$ ), also in umgekehrter Proportionalität steht zum mittleren Fehler oder der Standardabweichung die Funktion  $h$  als Präzisions- oder Konstanzmaß, welche schon oben kurz als Hyperbelprojektion von  $\mu$  ( $\sigma$ ) bezeichnet wurde. Die allgemeine Gaußsche Exponentialformel  $y = a \cdot e^{-h^2 x^2}$  oder, da  $y_G = a = \frac{h}{\sqrt{\pi}}$ ,

$y = \frac{h}{\sqrt{\pi}} \cdot e^{-h^2 x^2}$  lautet demgemäß bei Einsetzen des mittleren Fehlers

$$\mu = \frac{1}{h\sqrt{2}}, \quad y = \frac{1}{\mu\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{x^2}{2\mu^2}}; \quad x_W = \frac{1}{h\sqrt{2}} = \mu, \quad y_W = a \cdot e^{-\frac{1}{2}} \\ = \frac{h}{\sqrt{\pi}} e^{-\frac{1}{2}} = \frac{1}{\mu\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{1}{2}}.$$

Mit einem bestimmten Wert für  $h$  ist demnach eine Binomialkurve ebenso bestimmt wie mit einem solchen für  $x_W$  oder  $y_G$ . Natürlich sind mit jedem der drei Fehler- oder Variationsmaße die beiden anderen und das Präzisions- oder Konstanzmaß  $h$  zwangsläufig gegeben, gemäß den bekannten Formeln (vgl. E. Czuber a. a. O., 1908—10, S. 272):

$$= \frac{\frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{\sqrt{2}} e^{-u^2} du - \frac{2}{\sqrt{2\pi}} e^{-0,5}}{\frac{2e^{-0,5}}{\sqrt{2\pi}} + 1 - \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^{\sqrt{2}} e^{-u^2} du} = \frac{0,2068}{1,2068} = 0,1715, \quad \text{somit } A : B = 0,1715 : 1 \\ = 1 : 5,8309.$$

10) Vgl. speziell Hausdorff, Leipziger Ber. 1901, S. 164; Helmert, Die Ausgleichsrechnung, 2. Aufl., Leipzig 1907, spez. S. 35.



$$r = \frac{0,476936}{h} = 0,84533 \vartheta = 0,67449 \mu,$$

$$\vartheta = \frac{1}{h\sqrt{\pi}} = \frac{0,56419}{h} = \frac{r}{0,84533} = \frac{\mu}{1,25331},$$

$$\mu = \frac{1}{h\sqrt{2}} = \frac{0,70711}{h} = \frac{r}{0,67449} = \sqrt{\frac{\pi}{2}} \cdot \vartheta = 1,25331 \vartheta,$$

$$h = \frac{0,476936}{r} = \frac{1}{\vartheta\sqrt{\pi}} = \frac{0,56419}{\vartheta} = \frac{1}{\mu\sqrt{2}} = \frac{0,70711}{\mu},$$

$$r : \vartheta : \mu = 1 : 1,18299 : 1,48261$$

$$= 0,84533 : 1 : 1,25321$$

$$= 0,67449 : 0,79788 : 1.$$

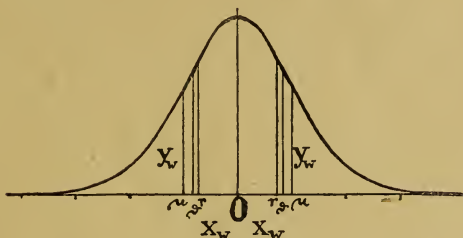


Abb. 5.

Der wahrscheinliche, der Durchschnittsfehler und der mittlere Fehler stehen sonach in einer ganz charakteristischen Reihenfolge (vgl. Abbild. 5). Entsprechend der relativ größten Breite des mittleren Fehlers ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein Fehler einer Einzelbestimmung (die Abweichung eines Einzelindividuums) den  $n$ -fachen Betrag von  $r$ ,  $\vartheta$ ,  $\mu$  überschreitet, für  $\mu$  am geringsten (vgl. die sehr lehrreiche Tabelle bei Czuber, a. a. O., S. 273). Ebenso ergibt sich je nach dem Umfang der Beobachtungsreihe (der Individuenzahl  $n$ ) eine charakteristische Wahrscheinlichkeit dafür, daß die größte Abweichung das 2,5–3,6 fache des mittleren Fehlers (des Standardwertes) nicht überschreitet; so überschreitet beispielsweise schon bei 100 Einzelbeobachtungen der größte Fehler höchstwahrscheinlich nicht den  $2\frac{1}{2}$  fachen Wert von  $\mu$ . Nur bei sehr umfangreichen Beobachtungen ist ein Fehler zu erwarten, welcher größer wäre als  $\pm 3 \mu$ , da die Wahrscheinlichkeit für die Nichtüberschreitung von  $1 \mu$  0,6826, von  $2 \mu$  0,95346, von  $3 \mu$  0,99729, von  $4 \mu$  0,99994 beträgt (nach Czuber, a. a. O., 1908–1910, S. 273). Außerhalb von  $\pm 3,6 \mu$  (mit 0,999) liegt praktisch gesprochen so gut wie nichts mehr. (In den Abbild. 2, 3, 4 ist die Abszisse  $3,6 \mu$  mit  $x_T$  bezeichnet.)

Die mathematische Abschweifung beschließend, sei zusammenfassend hervorgehoben, daß die Abweichungsmaße bzw. die Abszissenwerte  $r$ ,  $\vartheta$ ,  $\mu$  Konvergenz- oder Beziehungspunkte für die gesamten Plus- oder Minusabweichungen (Varianten) darstellen. Und zwar gilt

der erste Punkt (die wahrscheinliche Abweichung) dann, wenn man allen Abweichungen unabhängig von ihrer Größe gleiche Bedeutung beimißt, der zweite Punkt (die „durchschnittliche“ Abweichung) dann, wenn man den Abweichungen ein mit der Abweichungsgröße einfach wachsendes Gewicht zuschreibt, der dritte Punkt (die mittlere Abweichung) endlich, wenn die Abweichungen nach dem Quadrate ihrer Abweichungsgröße bewertet werden. Im letzteren Falle ist der Konvergenzpunkt dadurch ausgezeichnet, daß sich gegen diesen hin die Klassenzahlen der Varianten beiderseits mit wachsender Steilheit ändern, daß gerade ihm der höchste Differentialquotient zukommt, indem er dem Wendepunkte bzw. der Abszisse des Wendepunktes der Zufallskurve entspricht.

### b) Variationsmaße und Diskrepanz (Dämpfung) der tatsächlichen Abweichung.

Von der mathematischen Abschweifung zur Biologie zurückkehrend ergibt sich bekanntlich als Analogie zur Behandlung von Abweichungen der Beobachtung, von sogen. Fehlern, eine mathematische Behandlung der Abweichungen der organischen Bildung, der Variation<sup>11)</sup>. Die Klassenreihung von Varianten der Zahl wie der Quantität entspricht vielfach recht angenähert einer Zufallskurve. Doch sind — wenigstens in zahlreichen Fällen — charakteristische Abweichungen zu erkennen, welche nicht einfach zufälligen Unstetigkeiten — infolge ungenügender Individuenzahl — entsprechen, auch nicht auf Inhomogenität des Materials beruhen (Mischung verschiedener Biotypen — entweder primär gegeben oder als Folge von Heterozygotie durch Mendelsche Spaltung oder als Folge von partieller Mutation sekundär eintretend). Solche reinlich innerhalb eines einzelnen Biotypus bzw. einer reinen Linie zu beobachtende Diskrepanzen bestehen in vielen Fällen — bei sogen. positivem Exzeß — in Überhöhung der Gipfelregion, bzw. in Versteilung des Abfalles der empirischen Kurve — was bei Ungleichmäßigkeit auf der Plus- und der Minusseite in einer Schiefheit der Kurve zum Ausdruck kommt, endlich in der tatsächlichen Beschränktheit des Variationsausmaßes auch bei sehr großer, schier unendlicher Individuenzahl, zugleich aber in dem tatsächlichen Vorkommen von vereinzelt sehr starken Abweichungen, selbst bei mäßiger Variantenzahl. Solche wären bei Voraussetzung einer

11) Vgl. neben W. Johannsens Publikationen speziell die vorzügliche Darstellung von P. Riebesell, Die mathematischen Grundlagen der Variations- und Vererbungslehre. Leipzig und Berlin 1916; Einige zahlenkritische Bemerkungen zu den Mendelschen Regeln. Biolog. Zentralbl. Bd. 38, S. 329, 1918. — Ferner mag der ausgezeichneten mathematischen Darstellung der speziellen psychophysischen Maßmethoden seitens W. Wirth (Handbuch der Biolog. Arbeitsmethoden. Abt. VI. A. Heft 1) gedacht werden. Auch auf die älteren Werke von J. v. Kries. Prinzipien der Wahrscheinlichkeitsrechnung. Freiburg i. B. 1886 u. G. Duncker, Die Methode der Variationsstatistik. Leipzig 1909 sei hingewiesen.

wahren Zufallskurve — wie oben bemerkt — zwischen  $\pm 1 \mu$  und  $\pm 2 \mu$  noch sehr merklich, jenseits von  $\pm 3 \mu$  oder gar  $\pm 3,6 \mu$  nur mehr bei sehr großem Beobachtungsumfang zu erwarten, wiewohl eine endliche Beschränktheit der Kurve überhaupt nicht besteht. — In anderen Fällen — bei sogen. negativem Exzeß — erscheint der Gipfel der Beobachtungskurve — verglichen mit einer wahren Zufallskurve — erniedrigt, der Abfall verflacht, das tatsächliche Variationsausmaß auch bei sehr großer Individuenzahl beschränkt und zwar eingeschränkt unter  $\pm 2 \mu$ , wo nach der Binominalkurve noch eine nennenswerte Anzahl von Varianten zu erwarten wäre. Auch hier kommt öfters Schiefheit der Kurve vor.

Ungeachtet solcher mehr oder weniger ausgesprochener Diskrepanzen ist es doch — wie speziell W. Johannsen<sup>12)</sup> mit vollem Rechte betont — das weitaus Vorteilhafteste die tatsächliche Variation einer organischen Form (speziell eines Biotypus oder einer reinen Linie) rechnerisch unter quadratischer Bewertung der Abweichung nach dem Prinzip des mittleren Fehlers, durch die Abszisse des Wendepunktes der Kurve, d. i. die sogen. Standardabweichung oder Streuung der Variationskurve zu charakterisieren (ermittelt nach der Formel  $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum yx^2}{n}}$ ). Der reziproke Wert von  $\sigma (\mu)$  — dividiert durch

$\sqrt{2}$ , gemäß der Formel  $h = \frac{1}{\sigma\sqrt{2}}$  — gibt das Konstanzmaß ab und ist

um so höher, je enger die mittlere Abweichung ist. — Ebenso wie in der Fehlerlehre bedeutet auch in der Variationsstatistik die mittlere Abweichung ( $\mu, \sigma$ ) ein weit vorteilhafteres, geometrisch unmittelbar charakteristisches Maß als die wahrscheinliche Abweichung ( $r =$  das Quartil nach Galton) und die durchschnittliche Abweichung ( $\vartheta$ ). Bei vollem Bekanntsein der Variationskurve wären natürlich aus jedem der drei Maßwerte beide andere berechenbar — bei approximativer empirischer Ermittlung eines Einzelwertes aus einer beschränkten Variantenzahl (und konsekutiver „Korrektur“ der Beobachtungskurve, d. h. Ermittlung einer Reihe von Punkten der Äquivalenzkurve) ergibt jedoch die direkte Berechnung der mittleren Abweichung die zuverlässigste Annäherungsgröße, aus welcher sekundär auch bessere

12) W. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 2. Aufl., 15. Vorl., spez. S. 265, Jena 1913. Das Wesentliche bei sogen. hochgipfeligen oder positiv-exzessiven Kurven erblickt der Autor in der bedeutenden Überschreitung der Grenzen  $\pm 3 \sigma$  (S. 257) — ebenso bei sogen. tiefgipfeligen oder negativ-exzessiven Kurven in dem früheren Erreichen der Grundlinie zu beiden Seiten des Mittels (S. 263). Johannsen ist geneigt im ersten Verhalten den Ausdruck eines besonders starken Abweichens einzelner Individuen vom Mittelwerte zu erblicken (S. 257). Die im Folgenden von mir vertretene Dämpfungshypothese weicht von dieser Auffassung ebenso ab wie von der Invariantendeutung (d. h. Annahme von Beimengung eines nicht oder wenig abweichenden Biotypus neben dem binomialen Biotypus) von E. Ludwig (Die pflanzlichen Variationskurven und die Gaußsche Wahrscheinlichkeitskurve. Botan. Zentralbl. 1898, vgl. auch 1895, 1896).



Werte für  $r$  und  $\vartheta$  zu gewinnen sind als primär durch direkte Berechnung. Hingegen gibt die Variationsweite, d. h. der zahlenmäßige Abstand des beobachteten Plus- und Minusextrems, kein rationelles Variationsmaß ab (besonders von Johannsen betont) und darf nur im Notfalle zu einer ganz ungefähren Charakteristik benutzt werden — eine korrekte Zufallskurve hat ja überhaupt keine endliche Basiserstreckung! In analoger Weise wäre es unzweckmäßig, einen regulär kuppenförmigen Hügel durch seine Höhe und den Durchmesser des Fußpunktkreises charakterisieren zu wollen, während Höhe bezw. Gipfelprojektion und Wendepunktsprojektion ( $x_w$ ) eine erschöpfende Bestimmung der Hügelform gestatten würden.

Bereits mit dem Werte der mittleren Abweichung oder der Streuung erscheint eine Binomialkurve bestimmt, für welche weiterhin die Individuenzahl als Flächenintegral den Ordinatenmaßstab abzuleiten gestattet. Diesbezüglich gelten folgende Formeln:

$$n = \int_{-\infty}^{+\infty} y(dx),$$

$$\sigma \doteq \mu = x_w = \frac{1}{h\sqrt{2}} = \sqrt{\frac{\int_{-\infty}^{+\infty} yx^2 dx}{\int_{-\infty}^{+\infty} y dx}},$$

$$y = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}} \text{ oder } \frac{h}{\sqrt{\pi}} \cdot e^{-h^2 x^2}.$$

In der Praxis begnügt man sich damit, auf Grund des Streuwertes  $\sigma$ <sup>13)</sup> bezw.  $\pm \frac{x}{\sigma}$  (absolute Abweichungen vom Mittelwert dividiert durch die Standardabweichung, also Abweichungen in Streuungseinheiten ausgedrückt — sogen. „Standardwerte“ der Abweichungen nach Johannsen) und auf Grund der Individuenzahl  $n$ , an der Hand einer Tabelle (bei Johannsen, a. a. O., S. 74, 76) für jede einzelne Variantenklasse, natürlich auch für die Mittelwertklasse, einen entsprechenden Wert zu berechnen, also die empirischen Mittelordinaten auf rechnerische Mittelordinaten zu korrigieren. Gegeben ist eben einerseits der Flächeninhalt bezw. das Integral der Variantenschaar in Form der Individuenzahl ( $n$ ), andererseits deren charakteristische Verteilungsweise, welche die Wendepunktsabszisse ( $x_w = \sigma$ ) zu berechnen gestattet. Durch diese beiden Daten erscheint bereits eine bestimmte Binomialkurve charakterisiert, für welche die Mittelwertordinate — unter Korrektur der empirischen Individuenzahlen für

13) Weit weniger vorteilhaft wäre es — obzwar prinzipiell ebensogut möglich — von der Gipfelordinate ( $y_G = a$ ) und dem Flächeninhalt ( $n$ ) auszugehen, entsprechend der Formel:  $y = y_G \cdot e^{-\pi y_G^2 x^2}$ .

die einzelnen Klassen, speziell für die Mittelklasse — erst errechnet wird. — Man gewinnt so eine Anzahl von Punkten einer angenähert konstruierbaren Binomialkurve, welche der empirischen Kurve — bei quadratischer Bewertung der Abweichung in beiden — gleichwertig ist. Dieselbe sei als berechnete Äquivalenzkurve ( $K_{Ae}$ ) bezeichnet und der Beobachtungskurve ( $K_B$ ) gegenübergestellt. Die beiden Kurven (vgl. Abbild. 6)<sup>14)</sup> sind nicht bloß flächen- oder integralgleich (da in beiden Fällen dieselbe Individuenzahl  $n$  erfaßt wird), sondern bezeichnen auch gewichtsäquivalente Körper bei quadratischer Bewertung der Abweichung.

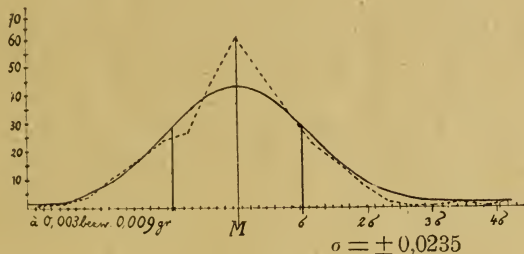


Abb. 6.

Die an den Variantenscharen mit positivem Exzeß geschilderten Diskrepanzen von Beobachtungskurve und korrekter Zufallskurve scheinen mir die Vorstellung nahe zu legen, daß es sich um eine Wirkung besonderer Dämpfungs- oder Hemmungsmomente handelt, welche die tatsächliche Variation der Einzelindividuen einer Elementarform gegenüber der nach bloßem Zufall zu erwartenden Mannigfaltigkeit in charakteristischer Weise einengen und dadurch die Elementarform (den Biotypus) äußerlich relativ stabilisieren. Den äußeren, vielleicht auch inneren Variationsmomenten, stehen hier augenscheinlich Variationswiderstände gegenüber. Durch die Dämpfung der Phänovariation bzw. die ihr entgegenstehenden Widerstände erscheint die empirische Kurve sehr oft überhöht, versteilt, begrenzt und häufig doch zugleich unwahrscheinlich weitreichend. Die allerdings nicht rekonstruierbare Idealkurve wird durch Dämpfung zur Beobachtungskurve deformiert. Ganz schematisch kann man sagen, daß sich die Beobachtungskurve dem charakteristischen Wendepunktstangentendreieck der Idealkurve (vgl. Abb. 1) nähert. Gewiß ist eine solche Verteilung von Dämpfung in bezug auf die Abweichungsgröße denkbar, daß die rechnerische Äquivalenzkurve der Beobachtungskurve zugleich die ungedämpfte Idealkurve bedeuten würde. Im allgemeinen ist jedoch eine Idealkurve von größerer mittlerer Abweichung ( $\sigma_J > \sigma_{Ae}$ ) zu vermuten, als sie der Äquivalenzkurve zukommt. Wenigstens gilt dies für Fälle mit Vorkommen unwahr-

14) Dieselbe veranschaulicht die Variation des Samengewichtes bei der reinen selbstbefruchteten Bohnenrasse Reisperl und wurde mir von meinem Bruder E. Tschermak freundlich überlassen.

scheinlicher Extreme schon bei nicht sehr großer Individuenzahl. Nach obiger Auffassung fallen diese außerhalb von  $\pm 3\sigma$  der Äquivalenzkurve gelegenen Extreme gar nicht außerhalb von  $\pm 3\sigma$  der Idealkurve; nur die Ungleichmäßigkeit, in welcher die Dämpfung längs der Variationskurve verteilt ist, führt zu einer solchen Deformierung der Beobachtungskurve, daß dieser eine Äquivalenzkurve von kleinerem  $\sigma_{Ae}$  entspricht und die beobachteten Extreme  $\pm 3\sigma_{Ae}$  oder wenigstens  $\pm 2,5\sigma_{Ae}$  überschreiten! Eine völlig gleichmäßige Verteilung der Dämpfung würde eine Verschiedenheit von Idealkurve und Äquivalenzkurve im Sinne von  $\sigma_J > \sigma_{Ae}$  mit Einschränkung der empirischen Variationsweite unter  $\pm 3\sigma_J$  event. selbst  $\pm 3\sigma_{Ae}$  bewirken. Bei bloßem Gegebensein der Beobachtungskurve ist allerdings weder die Idealkurve noch die Dämpfungsverteilung genauer bestimmbar, sondern nur die Äquivalenzkurve zu ermitteln. Immerhin ist für den eben behandelten Fall von positivem Exzeß eine Abnahme der Dämpfung mit wachsender Abweichung, speziell mit einer stärkeren solchen, zu erschließen. — Man könnte dieses Verhalten einer Variantenschar mit dem einer Schar von zufälligen (etwa durch regellose Erschütterungen ausgelösten) Schwingungen eines magnetischen Pendels vergleichen, welches zwischen zwei durch Wirbelstrombildung dämpfenden Kupferbändern schwingt (vgl. die analoge Dämpfungseinrichtung an der Torsionswaage von Hartmann und Braun), die sich jedoch nach außen hin verschmälern, so daß stärkere Abweichungen eine immer schwächere Dämpfung erfahren.

Asymmetrische Verteilung der Variationswiderstände oder Dämpfungsmomente auf der Plus- und auf der Minusseite der Variationskurve führt zu Schiefheit — ohne daß hinter dieser eine Heterogenie des Beobachtungsmaterials (Beimengung von Individuen eines anderen Biotypus) stecken müßte<sup>15)</sup>.

Die Dämpfungs- oder Hemmungsmomente bringen eine gewisse „Gebundenheit“ in die Zufallskurve herein, bei ungleichmäßiger Verteilung wirken sie geradezu „systematisch“, nicht rein zufällig. Bei genauerer Untersuchung werden sich wohl sehr viele empirische Variantenkurven als gedämpft bezw. einem Variationswiderstand unterworfen erweisen — vielfach als gedämpft unter merklicher Verkleinerung des rationalen Variationsmaßes, der berechneten Standardabweichung. Die Dämpfung der Idealkurve ( $K_J$ ) zur Beobachtungskurve ( $K_B$ ), welcher hinwiederum die durch „Korrektur“ berechnete Äquivalenzkurve ( $K_{Ae}$ ) nach ihrer Fläche und nach dem „Gewicht“ des zugehörigen Körpers entspricht, sei durch folgende Abbildung illustriert (Abbild. 7, in welcher die mit D und d bezeichneten Pfeile die Dämpfungsmomente bedeuten und  $\sigma_J$  schematisch durch  $\Sigma = 2\sigma$  (bezw.  $\sigma_{Ae}$ ) dargestellt ist).

15) Daß — allgemein gesprochen — die Kurvenform kein Kriterium für oder gegen die genotypische Einheitlichkeit des Variantenmaterials darstellt, hat Johannsen mit Recht nachdrücklich betont.



Für eine Variantenschar von negativem Exzeß erhält man rechnerisch eine Äquivalenzkurve von höherem Gipfel und von einem solchen Werte für  $\pm \sigma$ , daß die Zahl der tatsächlich beobachteten Varianten jenseits der Wendepunktsabszisse unwahrscheinlich gering erscheint. Am einfachsten erscheint — als Gegenstück zur eben entwickelten Annahme von Dämpfungsmomenten — die Vermutung von die Variation befördernden, positiv katalysierenden Momenten<sup>16)</sup>. Durch solche wird eine Idealkurve von relativ kleinem  $x_W$  ( $\sigma, \mu$ ) durch Begünstigung des Abweichens bzw. durch Hinausrücken von Individuen aus weniger gewichtigen Klassen in ge-

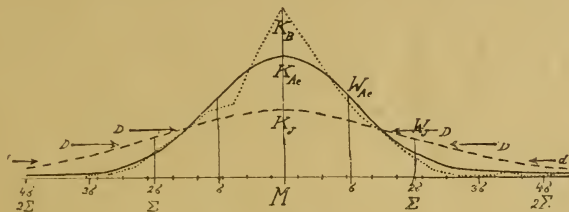


Abb. 7.

wichtigere derart deformiert, daß der resultierenden empirischen Kurve eine rechnerische Äquivalenzkurve von relativ großem  $x_W$  ( $\sigma, \mu$ ) entspricht ( $\sigma_{Ae} > \sigma_J$ ). Extremvarianten fehlen hier scheinbar bereits um  $\pm 2\sigma_{Ae}$ , tatsächlich erst gegen  $\pm 3\sigma_J$ . Schiefheit könnte ebenso auf Asymmetrie von Förderungs- wie von Hemmungsmomenten beruhen. — Doch seien diese Möglichkeiten nur mit einer gewissen Reserve kurz berührt, da die empirischen Daten mir bezüglich des negativen Exzesses weniger klar und sicher erscheinen als bezüglich des positiven Exzesses und uns hier zunächst der Begriff des Variationswiderstandes als Grundlage für die äußerliche Erhaltung bzw. Stabilisierung der Elementarform interessiert.

Die biologischen Dämpfungsmomente mögen recht verschiedener Natur sein und recht komplexe Zusammenhänge aufweisen. An sich sind gewiß die Variationsanlässe rein zufällig und unabhängig voneinander zu denken, doch findet im Organismus jeder einzelne Anlaß eine durch den vorausgegangenen Anlaß mehr oder weniger geänderte Ausgangsbasis vor — so wirkt Sonnenlicht nach Regen anders als ohne solches Antezedens. Auch wirkt die tatsächliche Beschränktheit

16) Ein solches mag, wenigstens in gewissen Fällen, in Fremdkreuzung gegeben sein: so konnte ich bei bastardiver d. h. xenodochischer Farbenänderung der Eischale von Hühnerrassen (beispielsweise brauneigige Langshan ♀ × weißeigige Italiener Weiß ♂, weißeigige Italiener Rebhuhn ♀ × brauneigige Plymouth Rock ♂ und reziprok, weißeigige Minorca Weiß ♀ × gelbeigige Kochinchina ♂ und reziprok) an den Kreuzungseiern eine deutliche Steigerung der Variabilität feststellen (A. Tschermak, Über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Farbenänderung. Farbenzenen und Färbungstelegonie. Biolog. Zentralbl., 35. Bd., S. 46–63, 1915); Über die Wirkung der Bastardierung auf die Vogeleischale. Prager Mediz. Wochenschrift Bd. 40, Nr. 22, 1915.

der Variationsmöglichkeit des einen Systems — beispielsweise der Leistungs- oder Drosselungsfähigkeit der Stofftransportsysteme im Pflanzen- wie im Tierkörper — auf die Variation anderer Systeme, beispielsweise auf die Ausbildung der Samenanlagen, so daß bei einseitiger Beschränkung des ersteren schiefe Variation der letzteren resultiert. Alle als Korrelation im weitesten Sinne erfassbaren Zusammenhänge wirken eben dämpfend. Im Körper der Metazoen halten sowohl innersekretorische wie nervöse Einflüsse die einzelnen Leistungen, so speziell das Wachstum, in einer gedämpften Variation, die sozusagen durch das Prinzip: Peitsche und Bremse, d. h. durch bestimmte Förderungs- und Hemmungs-, ja auch Wettstreiteinrichtungen bestimmt erscheint. — Doch ist mit diesen Andeutungen der Begriff des Variationswiderstandes überhaupt sicher nicht erschöpft; er bedarf noch der weiteren analytischen Aufklärung. Immerhin erscheint mir die hier entwickelte Auffassung positiv exzessiver und schiefer Variationskurven<sup>17)</sup> befriedigend und fruchtbar.

### III. Die innerliche, genotypische Erhaltung der Arten (Elementarformen) bei Bastardierung, speziell durch Koppelung oder Abstoßung von Faktoren.

Während die ausführlich behandelte Variationsdämpfung nur die Bedeutung einer äußerlichen, phänotypischen Stabilisierung der Form hat, stellt uns die Bastardierung verschiedener Elementarformen vor die Frage, ob hier Momente im Sinne einer innerlichen, genotypischen Erhaltung der Elternformen wirksam sind. Nach unserer heutigen Auffassung, der Faktorenlehre, handelt es sich hierbei um Erhaltung der gerade für die einzelne Elternform charakteristischen Kombination von Erbanlagen oder Faktoren.

Eine radikale Hinausschiebung dieses Problems bedeuten zunächst alle Momente, welche — speziell in der freien Natur — im Sinne einer Verhütung von Selbstbestäubung und Fremdbefruchtung bzw. von Bastardierung wirksam sind. Solche Momente sind regionale Trennung, vorzeitige Selbstbefruchtung (vor der Möglichkeit einer Fremdbestäubung), Verschiedenheit zweier Elementarformen im Blühtermin, Scheidung der pollenübertragenden Tiere nach Pflanzenarten, spezifische Verschiedenheit in den seitens der Narbe gegebenen Bedingungen für Auskeimen des Pollens sowie sonstige Momente für sexuelle Inaffinität oder Sterilität (event. genotypisch begründete Hemmstoffe) für artfremden Pollen, welche allerdings bekanntlich durchaus kein Maß, keine Funktion der genotypischen oder genealogischen Verschiedenheit zweier Arten oder Biotypen darstellt (vgl. die Fälle von teilweiser Sterilität innerhalb eines Biotypus (Correns) und von Fer-

17) Vgl. die kritischen Ausführungen über schiefe und exzessive Kurven bei W. Johansen, 14. und 15. Vorl., S. 250ff. Vgl. auch die grundlegende Behandlung der schiefen Kurven durch J. C. Kapteyn, *Strew frequency curves in biology and statistics*. T. I. Groningen 1904, T. II, 1916.

tilität weitabstehender Arten). Ein weiteres Moment dieser Art sind Lebensschwäche oder vorzeitiges Absterben von Eizellen, Keimen oder Jungpflanzen, endlich eventuelle Sterilität der Bastarde, speziell der 1. Generation. Daß jedoch der Unfruchtbarkeit der geschlechtlichen Verbindung bzw. der Unfruchtbarkeit der doch einmal erzeugten Bastarde durchaus nicht jene entscheidende Bedeutung für die Erhaltung der Arten zukommt, die man diesen Momenten früher beimaß, sei nachdrücklich erwähnt

Ist infolge von Versagen oder Fehlen der eben erwähnten Hindernisse doch eine Bastardierung erfolgt, so könnte es bei bloßem Ins-aufgefassen der Verschiedenheit beider Elternformen in einem einzigen Merkmale oder besser in einem Faktor scheinen, als ob die mit der zweiten Generation ( $F_2$ ) — nach eventueller Intermediärstellung von  $F_1$  (Zeatypus) — in Erscheinung tretende Mendelsche Spaltung dem Zwecke einer „Reinigung“ oder Wiederherstellung der Elternformen unter Zurücktreten der Intermediären hätte. Doch lehrt bei plurifaktoreller Verschiedenheit die Analyse der Produkte völlig freier Kombination oder Spaltung sofort, daß nicht-elterliche Faktorenkombinationen ebensogut möglich sind und tatsächlich vorkommen wie elterliche, daß unter den Fortpflanzungszellen (Gameten) der  $F_1$ -Bastarde ebenso unter den homozygotischen Befruchtungszellen ( $F_2$ -Zygoten) alle Kombinationen (AB, Ab, aB, ab, bzw. 1 ABAB, 1 AbAb, 1 aBaB, 1 abab unter 16  $F_2$ -Deszendenten der  $F_1$ -Kombination AaBb — vergl. Abb. 8) in gleicher Zahl vertreten sind und daß die äußerlich elterngleichen und die elternungleichen Hybridnachkommen in einem ganz charakteristischen Zahlenverhältnisse stehen (abhängig von der äußerlichen, phänotypischen Wertigkeit der Unterscheidungsfaktor n). Ja, bei multifaktorieller Verschiedenheit treten phänotypisch, speziell aber genotypisch die elterngleichen Kombinationen an Zahl sehr zurück — beispielsweise bei zweifacher Verschiedenheit genotypisch 2 unter 16, bei dreifacher 2 unter 64, bei n-facher 2 unter  $4^n$ . Bei beschränktem Beobachtungsumfang können sie demgemäß sehr wohl ganz fehlen.

Andererseits kann bei plurifaktoreller Verschiedenheit — trotz völlig freier Spaltung — der phänotypische Anschein einer reicheren Vertretung eines Elterntypus erweckt werden, wenn einerseits eine Überwertigkeit (Dominanz bzw. Epistasie) gewisser in dem einen Elter vertretener Faktoren besteht, so daß bestimmte von der Elternformel (z. B. ABCABC) genotypisch abweichende Kombinationen, gleichgültig ob homozygotisch oder heterozygotisch, äußerlich-phänotypisch diesem Elter gleichen (z. B. ABcABc, ABcAbc, AbCAbC, AbCAbc, usw.). Die Folge davon sind dann weitere Spaltungsverhältnisse als 3:1 (12:4, 48:16), nämlich 15:1, 63:1 u. dgl. Dies gilt speziell von gleichsinnig-kumulativen Faktoren, beispielsweise bei der Kreuzung von Hafer- oder Weizenformen mit 3 oder 2 gleichsinnigen Schwarz- oder Rotfaktoren und von Elementarformen ohne solche (Nilson-Ehle). Umgekehrt kann die eine Elternform in der



Deszendenz äußerlich dadurch begünstigt erscheinen, daß sie selbst oder die andere Elternform an sich unwirksame Faktoren beibringt, deren Vorhandensein äußerlich keine Verschiedenheit gegenüber Fehlen bedingt (Kryptomerie bezw. katalytische Kumulation nach E. v. Tschermak). So ist bei der Bastardierung  $AbC \times aBc$  (rote  $\times$  bestimmte weiße Levkoje — E. v. Tschermak) die (weiße) Elternform  $P_{II}$  in  $F_2$  scheinbar im Verhältnisse  $P_I : P_{II} = 3 : 1 = 48 : 16$  vertreten, tatsächlich jedoch nur  $1 : 62 : 1$ , da nicht bloß die Kombination  $aBcaBc$  (1), sondern auch die Kombinationen  $aBCaBC$  (1),  $aBCaBc$  (2),  $aBCabC$  (2),  $abCabC$  (1),  $aBcabc$  (2),  $abCabc$  (2),  $abcabc$  (1),  $aBCabc$  (4) der Elternform  $P_{II}$  phänotypisch gleich (weiß) erscheinen. Sie bleiben auch bei Selbstbefruchtung wie bei Kreuzung untereinander äußerlich „konstant“, bei Kreuzung mit derselben fremden Form (z. B. mit *aschrosa*  $Abc$ ) können sie jedoch ihre genotypische Verschiedenheit sinnfällig äußern.

Im Gegensatz zu dem typischen Mendel-Falle von völlig freier Kombination erweist sich die sogén. Spaltung in vielen Fällen als nicht frei, sondern dadurch eingeengt, daß gewisse Faktorenkombinationen begünstigt, andere benachteiligt erscheinen. Es ist hier ein gewisser Zusammenhang, eine absolute oder relative Koppelung bestimmter Faktoren oder eine gewisse Ausschließung, eine absolute oder relative Abstoßung zu erschließen (begründet von Bateson und Punnett, welche beispielsweise bei der Kreuzung purpurne Kapuzenplatterbse  $\times$  rote Fahnenplatterbse in  $F_2$  die Kombination rot-Kapuze absolut fehlend fanden) — Momente, welche den gesamten Erscheinungen echter Korrelation zugrunde liegen<sup>18)</sup>. Die anscheinende „Koppelung“ wird als Behinderung der Trennung von Erbanlagen, die „Abstoßung“ als Behinderung der Vereinigung von Faktoren aufgefaßt (Bateson, Punnett). Besonders wichtig und fruchtbar ist die Abstufung von relativer zu absoluter Geltung — ähnlich wie die Bedingungen biologischer Leistungen, beispielsweise Dehnung (Belastung, Füllung), Ionenbestand im Organ und in der Umgebung, elektrochemische Reaktion, Temperatur, Innervation für die Muskelleistungen, speziell der Blut- wie der Lymphherzen, je nach der Tierart absolute, aber auch bloß relative Bedeutung haben können<sup>19)</sup>.

Bei bloß relativer Wirksamkeit des Hindernisses, dessen Natur (nach der doch problematisch erscheinenden<sup>20)</sup> Annahme vieler in der Tektonik der Kernschleifen begründet — Morgan, Bateson, Nachts-

18) Vgl. die Darstellung und Beispiele bei W. Johannsen, *Elemente*, 2. Aufl., 18. Vorlesung, Jena 1913 sowie die Darstellung des Korrelationsproblems bei E. v. Tschermak, *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, herausgeg. von W. Fruwirth, 4. Bd., 3. Aufl., S. 13—16, Berlin 1919. Über das Aufhören der Geltung der Binomialformel bei Aufhören der gegenseitigen Unabhängigkeit der Faktoren vgl. die zahlenkritischen Bemerkungen von P. Riebesell, *Biolog. Zentrabl.* 38. Bd., 329, 1918.

19) Vgl. A. v. Tschermak, Über den Begriff der tonischen Innervation. *Wiener Klin. Wochenschr.*, 27. Jahrg., Nr. 13, 1914 und die dort zitierte Literatur.

20) Vgl. W. Johannsen, a. a. O., 1913, S. 577.

heim u. a.) hier unerörtert bleiben möge, resultieren anscheinend ganz bestimmte Zahlenverhältnisse — also beispielsweise an Stelle von 1:1:1:1 das Verhältnis 1:3 (oder 7 oder 15 oder 31):3 (oder 7 oder 15 oder 31):1 (Bateson, Punnett), oder auch 1:2 (oder 4):2 (oder 4):1 (Baur, Trow).

Jedenfalls sind Fälle möglich, in denen durch Koppelung und Abstoßung gerade die elterngleichen Faktorenkombinationen begünstigt, die elternungleichen benachteiligt, ja ausgeschlossen sind. Die Spaltung ist dann tatsächlich — nicht bloß äußerlich — beschränkt und liefert bloß oder vorwiegend phänotypisch wie genotypisch elterngleiche Individuen, wobei durch besondere Umstände gar noch der eine oder der andere Elterntypus zurücktritt oder fehlt (z. B. bei dauernd patro- oder metroklinen Bastarden). Die Koppelung oder Abstoßung wirkt dann im Sinne von genotypischer Erhaltung der betreffenden Faktorenkombination oder Elementarform.

#### IV. Die äußerliche Erhaltung der Arten (Elementarformen) bei Bastardierung durch hybridogene Genasthenie.

Eine besondere Form von zunächst phänotypischer Erhaltung der Elementarform bei Bastardierung scheint dadurch gegeben zu sein, daß gewisse unterschiedliche Erbanlagen oder Gene, welche nur einem der beiden Eltern eigen sind, in den Bastarden nachdauernd an phänotypischer Wirksamkeit, sogen. Entfaltungsstärke oder Valenz, verlieren. Die Grundlage für eine solche Schwächung ist wohl in dem einschichtigen Beigebrachtwerden oder Gegebensein „im haplogametischen Zustand“ innerhalb der Heterozygote zu erblicken — man kann daher in solchen Fällen von hybridogener Genasthenie (A. Tschermak) sprechen. Durch ein solches Verhalten erfährt nicht — wie bei Koppelung oder Abstoßung — die Freiheit der Kombination der einzelnen Faktoren eine Beschränkung. Alle nur möglichen Kombinationen werden vielmehr nach der reinen Zufallsregel in den Gameten wie in den Zygoten gebildet, jedoch erscheint das Spaltungsverhältnis äußerlich gegenüber dem bei voller, ungeschwächter Valenz gültigen verändert. Im Extremfalle fehlen geradezu äußerlich Träger des betreffenden Faktors, sodaß ein charakteristisches Merkmal der einen Elternform bzw. diese selbst unter den Bastarden überhaupt keinen Vertreter hat, also verschwunden erscheint. Es besteht dann der trügerische Anschein, als ob die Spaltung nach Bastardierung unterblieben wäre, als ob die Bastarde bezüglich Fehlen dieses Merkmals bereits konstant wären.

Zu dieser hier gleich vorweggenommenen Auffassung bin ich auf Grund von eigenen Bastardierungsversuchen an möglichst reinen Hühnerrassen gelangt, über welche ich anderwärts ausführlich berichtet habe<sup>21</sup>).

<sup>21</sup>) A. Tschermak, Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und dessen Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der Anlagen-schwächung oder Genasthenie). Biolog. Zentrabl., Bd. 37, Nr. 5, S. 217—277, 1917. Vgl.

Als wesentlich sei hier kurz wiederholt, daß folgender Versuch in reziproker Kreuzung ausgeführt wurde:

### I. Generation ( $F_1$ ):

Kochinchina ♀ × Minorka ♂	Minorka ♀ × Kochinchina ♂
breiter Kamm (♂)	einfacher Kamm (♂)
vollpigmentiert (♀)	teilkpigmentiert (Neuheit)
braun (♀) mit schwarz als Neuheit	weiß (♀) mit etwas schwarz als Neuheit
befiederte Schäfte (♀)	nackte Schäfte (♀)
Beinfarbe teils gelb (♀), teils grau (♂)	graue Beinfarbe (♀).

### II. Generation ( $F_2$ ):

breit : einfach	breit : einfach
= 15 : 1 (beobachtet)	= 1 : 15 (beobachtet)
(15 : 1 erwartet)	(1 : 15 erwartet)
vollpigmentiert : teilkpigmentiert : weiß	vollpigmentiert : teilkpigmentiert : weiß
= 9 : 4 : 3 bzw. 36 : 16 : 12 (beobachtet)	= 0 : 15 : 7 bzw. 0 : 43,6 : 20,4 (beobachtet)
(36 : 12 : 16 = 9 : 3 : 4 erwartet)	(0 : 45 : 19 erwartet)
schwarz : braun : weiß	schwarz : braun : weiß
= 12 : 1 : 3 bzw. 48 : 4 : 12 (beobachtet)	= 10 : 5 : 7 bzw. 29,1 : 14,5 : 20,4 (beobachtet)
(45 : 3 : 16 erwartet)	(27 : 18 : 19 erwartet)
befiedert : nackt	befiedert : nackt
= 14 : 2 (beobachtet)	= 0 : 22 (beobachtet)
(15 : 1 erwartet)	(0 : n erwartet)
gelbbeinig : graubeinig	gelbbeinig : graubeinig
= 11 : 5 (beobachtet)	= 5 : 11 (beobachtet)
(11 : 5 erwartet)	(5 : 11 erwartet).

Es besteht eine recht gute Übereinstimmung zwischen den zwar nur aus einem beschränkten Versuchsmaterial (Kriegszeit!) gewonnenen Beobachtungszahlen und den berechneten Spaltungsverhältnissen. Dieselben wurden berechnet unter der Annahme einer bi- bzw. trifaktorellen Verschiedenheit (breiter Kamm AB — einfacher Kamm ab; Vollpigmentierung bzw. Braun AbC — unpigmentiert bzw. Weiß aBc; befiederte Schäfte AB — unbefiederte Schäfte ab; gelbe Beinfarbe AB — graue Beinfarbe ab).

In diesen wie in anderen Rassenkombinationen ergab sich ein Hervorgehen verschieden aussehender und auch verschieden vererbender

auch: A. Tschermak, Der gegenwärtige Stand des Mendelismus und die Lehre von der Schwächung der Erbanlagen durch Bastardierung, Naturw. Wochenschr., herausgeg. v. H. Mische, N. F., 17. Bd., Nr. 43, S. 609, 1918; A. Tschermak, Über den Einfluß von Bastardierung auf die Entfaltungstärke gewisser Erbanlagen. Tierärztlich. Archiv der Sudetenlande, herausgeg. v. H. Dexler, 1. Bd., Nr. 1, 1921.



Produkte aus Wechselkreuzung, wobei in der ersten Bastardgeneration die Vaterform die Beschaffenheit des Kammes, die Mutterform die Ausbreitung und Verteilung des Pigmentes sowie den Farbenton des Gefieders, ebenso die Befiederung oder Nacktheit der Schäfte bestimmte. Es ergab sich also ein deutlicher Einfluß des Geschlechtes der Stammeltern auf die Ausprägung der Erbanlagen. — Andererseits verrät die Spaltung der zweiten Bastardgeneration deutlich die Tendenz zur Umkehrung der Zahlenverhältnisse — von 15:1 in 1:15, von 36:12:16 in 0:45:19, von 45:3:16 in 27:18:19, von 11:5 in 5:11. Ja, es kann zum völligen nachdauernden Verschwinden des einen Eltermerkmales kommen: so wurden in der Reihe II überhaupt keine vollpigmentierten Nachkommen in  $F_2$  und weiterhin, ebenso keine schaftbefiederten Nachkommen in  $F_2$  erhalten. Nur in  $F_3$  wurde ein scheinbarer Ausnahmefall von angedeuteter Wiederkehr von Schaftbefiederung beobachtet. — Für die Vererbung der bifaktoriell begründeten Schaftbefiederung seien die folgenden Schemata gegeben:

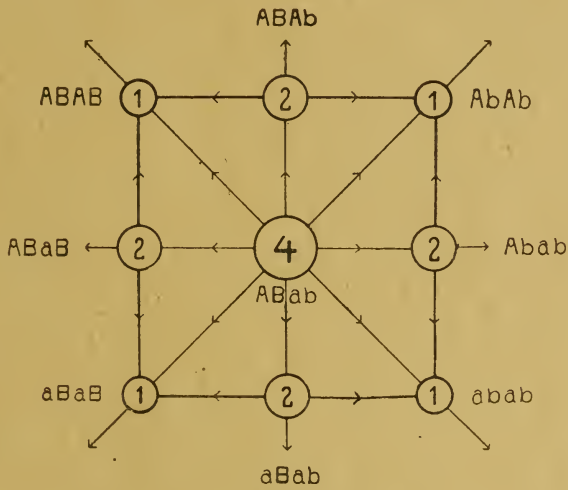


Abb. 8.

Schema der Vererbungsweise nach Zygotenformeln	bei bifaktorieller Verschiedenheit.
Elternform I:	Elternform II:
Kochin	Minorka
befiedert AB	nackt ab.

Die Einklammerung von A und B unter Reihe II bedeutet die in diesem Falle erfolgte Schwächung dieser Faktoren. Dieselbe führt dazu, daß hier — allem Anscheine nach — die Schaftbefiederungsfaktoren sogar in der homozygotischen Kombination ABAB in der Regel wirkungslos bleiben und höchstens ausnahmsweise eine angedeutete Befiederung zu bewirken vermögen.

Offenbar sind es nur ganz bestimmte Anlagen und nur ganz bestimmte Bedingungen, bei welchen Genasthenie eintritt: eine Gefährdung der Valenz eines Gens bedeutet aber wohl prinzipiell hetero-

zygotisches Vorkommen überhaupt. Es ist sehr wohl mit der Möglichkeit zu rechnen, daß bei solchen latent veranlagten (genasthenisch kryptomeren) Individuen ohne neue Zufuhr von ergänzenden Erbanlagen — wie sie die einfach kryptomeren Formen brauchen! — die bisher geschwächten Gene plötzlich wieder zur Wirksamkeit gelangen, sei es „spontan“, sei es im Anschlusse an eine „Erschütterung“ des Systems durch eine neuerliche Bastardierung oder durch äußere Momente. Ohne Vorkenntnis der Genealogie eines solchen Individuums würde man darin eine Mutation oder einen Atavismus sehen. So manche so bezeichnete Beobachtung mag in Wirklichkeit eine hybridogen-genasthenische Grundlage haben.

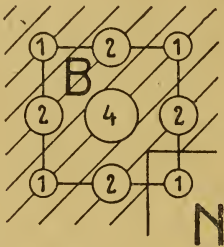


Abb. 9.

Schema der Vererbungsweise der Schaftbefiederung nach Zygotenformeln

in Reihe I:

Kochin ♀ befiedert (B)	×	Minorka ♂ nackt (N)
AB		ab

$F_1$  ABab

in  $F_2$  B : N = 15 : 1.

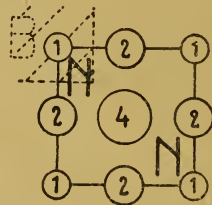


Abb. 10.

Schema der Vererbungsweise der Schaftbefiederung nach Zygotenformeln

in Reihe II:

Minorka ♀ nackt (N)	×	Kochin ♂ befiedert (B)
ab		AB

$F_1$  ab (A) (B)

in  $F_2$  B : N = 0 : 16.

Besonders bedeutsam ist der Umstand, daß es dieselben Rassen sind, deren Bastarde in der einen Verbindungsweise typisch mendeln, in der anderen Verbindungsweise hingegen mehr oder weniger Umkehrung der Spaltungsverhältnisse, ja zum Teil scheinbares Ausbleiben von Spaltung, d. h. dauernden Wegfall bestimmter Merkmale (Vollpigmentierung, Schaftbefiederung) erkennen lassen. Es liegt nahe, so manche der bisher beobachteten Fälle von scheinbarem Nicht-Mendeln, d. h. äußerlichem Fehlen von Spaltung auf Genasthenie zu beziehen und dahin zu deuten, daß genotypisch reguläre Spaltung erfolgt, diese jedoch infolge von Minderung der Entfaltungskraft oder Valenz der bezüglichen Erbanlagen nicht phänotypisch in Erscheinung tritt. Obwohl äußerlich gleich, wären gewisse der  $F_2$ -Bastarde doch genotypisch verschieden (genasthenisch-kryptomere Differenz), was durch Lieferung verschiedener Produkte bei neuerlicher Kreuzung mit einer und derselben fremden Rasse sinnfällig werden könnte. Immerhin ist auch der Extremfall von Schwächung bis zum Untergang gewisser Anlagen (Genophthise) — man denke an die Möglichkeit nachhaltigen Verschwindens

krankhafter Anlagen beim Menschen nach fremdblütiger Paarung — zu erwägen. Auch gewisse Fälle von andauerndem Fehlen beider Elternformen oder wenigstens einer von ihnen in bestimmten Bastardierungsfällen ohne große Zahl unterscheidender Faktoren und trotz großen Beobachtungsumfanges könnten auf diesem Wege eine befriedigende Deutung erfahren. Jedenfalls verliert durch die hier vertretene Auffassung der oft erörterte Gegensatz von „Mendeln“ und „Nicht-Mendeln“ als zwei prinzipiell verschiedenen Vererbungsweisen seine theoretische Berechtigung und Bedeutung.

Der typischen reinzüchtigen oder homozygotischen Befruchtung kommt nach dem Gesagten zugleich die Bedeutung zu die Erbanlagen in typischer Stärke zu erhalten. Andererseits wirkt im Falle des Erfolgtseins von Bastardierung die Genasthenie der äußerlichen Manifestation gewisser Merkmale des einen Elters entgegen und läßt somit einen größeren Prozentsatz oder gar die Gesamtheit der Deszendenten gleichmerkmalig mit dem anderen Elter erscheinen. Im Extremfalle von Genophthise wird sogar genotypische Übereinstimmung mit dem einen Elter erreicht. In gewisser Hinsicht können wir daher die hybridogene Valenzschwächung als ein Moment betrachten, welches im Sinne der phänotypischen (im Grenzfall sogar genotypischen) Konstanterhaltung gewisser elterlicher Merkmale wirkt bzw. einer im Anschlusse an „Verunreinigung“ des einen Typus erfolgten Bastardierung mehr oder weniger entgegenarbeitet.

Die vorstehenden Ausführungen sollten zeigen, daß in der Natur eine ganze Reihe von Momenten gegeben ist, welche im Sinne einer äußeren wie inneren Stabilisierung und Erhaltung von charakteristischen Merkmalen und damit auch von Elementarformen wirken. Diese und damit allgemein gesprochen die „Arten“ erscheinen uns, zum Teil wenigstens, nicht einfach als ganz zufällige Genenkomplexe, an deren Stelle ebensogut andere Kombinationen stehen könnten, sondern als durch verschiedene Momente spezifisch gefestigt und sozusagen geschützt. Allerdings darf bei einer solchen Betrachtung, welche mehr anregend als abschließend sein soll, niemals die Produzierbarkeit und tatsächliche Produktion einer Fülle andersartiger Kombinationen oder Elementarformen bis zur völlig freien Spaltung — also die produktive Seite der Bastardierung neben der reduktiven — aus dem Auge verloren werden; ebenso wie gegenüber der Dämpfung oder Hemmung der Phänovariation auch Förderungsmomente sehr wohl möglich erscheinen.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Tschermak Armin Eduard Gustav

Artikel/Article: [Über die Erhaltung der Arten 304-329](#)