

VERÄNDERUNG DER MERKMALE BEI CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA MG. UNTER DEM EINFLUSS VERKÜRZTER ERNÄHRUNGSPERIODE DER LARVE.

Von

EUGEN SMIRNOV (Moskau) und A. N. ZHELOCHOVTSEV (Moskau).

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Juli 1926.)

I.

Die Untersuchungen verschiedener Forscher (1, 2, 3) haben gezeigt, daß die Larven der Schmeißfliegen, darunter auch *Calliphora erythrocephala* Mg., unter dem Einfluß ungenügender Ernährung ihre Entwicklungszeit bedeutend verkürzen können. Das entsprechende Experiment ist sehr einfach. Man entfernt die Larven von ihrer Nahrung — faulendem Fleisch — früher, als sie dieselbe freiwillig verlassen. In diesem Falle kommt es zu vorzeitiger Verpuppung, und die Puppe ist kleiner als unter normalen Verhältnissen entstandene. Auch die ausschlüpfende Imago ist kleiner als die nicht unterernährte. Durch Veränderung der larvalen Entwicklungszeit können wir Imagines von der verschiedensten Größe, von sehr großen bis Zwergen, erhalten.

I. JEZHNIKOV (3, 4) hat festgestellt, daß eine Verkürzung der larvalen Entwicklungszeit nicht nur zu einer allgemeinen Verringerung der Körpergröße der Imago führt, sondern auch von bedeutenden Veränderungen der inneren Organisation begleitet wird. So sinkt z. B. die Zahl der Eiröhren, und der histologische Bau der Ovarien verändert sich.

Unsere Versuche hatten den Zweck, mathematisch analysierbares Material für eine Untersuchung der bei *C. erythrocephala* stattfindenden Veränderungen zu liefern, sowie auch eine experimentelle Beleuchtung einiger Punkte der von einem von uns (5) aufgestellten „Theorie der wahrscheinlichen Phylogenese“ zu geben.

Die Technik unseres Versuchs war der von JEZHNIKOV (3) angewandten analog. Larven, welche von *einem* Weibchen stammten, wurden in zwei Serien geteilt: die eine zum Zweck der Kontrolle, die andere fürs Experiment. Erstere Larven ernährten sich ad libitum und gaben Imagines von normaler Größe (das Larvenstadium dauerte gegen neun Tage), letztere wurden am fünften Tage vom Fleisch fortgenommen, und die aus ihnen erzielten Imagines waren bedeutend kleiner.

Ein Vergleich beider Serien zeigte, daß die Imagines der experimentellen Serie sich von den Kontrolltieren nicht nur durch ihre geringere Größe, sondern auch durch eine Reihe spezifischer Eigentümlichkeiten unterscheiden. Als Merkmale wählten wir bei diesem Versuch ausschließlich die des Flügelgeäders. Der Flügel von *Calliphora* (Abb. 1) stellt ein System von Längs- und Queradern vor. Die Stellen, wo die Adern zusammentreffen oder in den Flügelrand einmünden, bilden eine Anzahl konstanter Punkte. Die Abstände dieser Punkte voneinander sind nun für genaue Messungen sehr geeignete Merkmale. Im nachfolgenden bezeichnen wir diese Abstände mit zwei Buchstaben, wie in der Geometrie zur Bezeichnung von Abschnitten üblich. Da im Flügelgeäder ein nicht unbedeutender Geschlechtsdimorphismus zutage tritt, werden wir das Geäder beider Geschlechter getrennt betrachten.

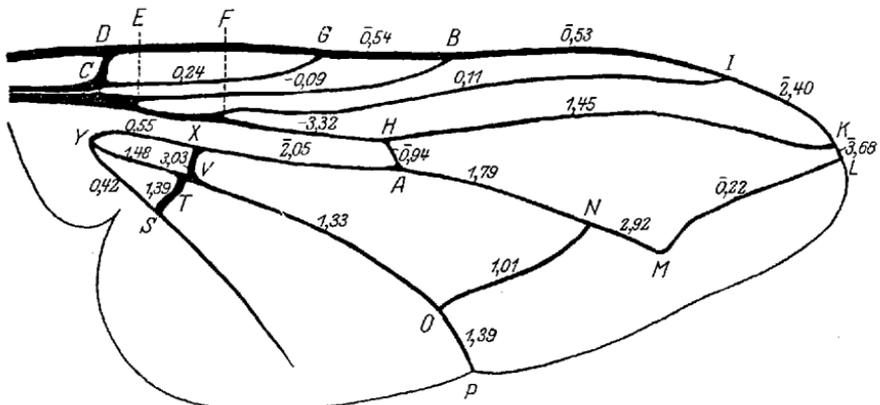


Abb. 1. Flügel von *Calliphora erythrocephala* Mg.

Beachten wir vor allem, wie sich die absolute Größe der Merkmale verändert. Tabelle 1 zeigt, wie sich die Durchschnittswerte von 28 Merkmalen der experimentellen Gruppe von 37 ♂♂ im Vergleich mit 42 Kontrollexemplaren verringert haben. Die absoluten Größen der Merkmale werden zweifellos kleiner, aber diese Verkleinerung verteilt sich über den Flügel ungleichmäßig. In der vierten Kolonne (von links gezählt) unserer Tabelle finden wir Zahlen, welche angeben, um wieviel vH dieses oder jenes Merkmal der experimentellen Serie sich im Vergleich mit der Kontrollserie vermindert hat. Die mittlere Verringerung ist gleich 12 vH. Die Abweichungen von dieser Ziffer sind, in positiver wie negativer Richtung, recht bedeutend. Die fünfte Kolonne enthält die Werte dieser Abweichungen. Die stärkste Verringerung (+ 2,92 vH) fällt auf das Merkmal NM, die schwächste — auf KL (— 3,68 vH). Verfolgen wir die Verteilung dieser Ziffern über die Flügelfläche, so finden wir eine recht ausgesprochene Gesetzmäßig-

Tabelle 1 (♂♂).

1 Einheit bei den ♂♂ = 0,04504 mm, bei den ♀♀ = 0,02439 mm.

Merkmal	Kontrolle	Experiment	vH der Verkürzung	Abweichungen vom mittleren Verringerungsprozent	Differenzen und ihre Fehler
<i>GB</i>	28,02 ± 0,20	24,81 ± 0,28	11,46	- 0,54	3,21 ± 0,34
<i>BI</i>	60,35 ± 0,37	53,43 ± 0,50	11,47	- 0,53	6,92 ± 0,62
<i>IK</i>	20,11 ± 0,11	18,18 ± 0,14	9,60	- 2,40	1,93 ± 0,18
<i>KL</i>	4,69 ± 0,06	4,30 ± 0,06	8,32	- 3,68	0,39 ± 0,08
<i>CG</i>	43,55 ± 0,24	38,22 ± 0,29	12,24	+ 0,24	5,33 ± 0,37
<i>CB</i>	71,39 ± 0,37	62,91 ± 0,53	11,88	- 0,12	8,48 ± 0,64
<i>EB</i>	67,20 ± 0,38	59,20 ± 0,51	11,91	- 0,09	8,00 ± 0,63
<i>EF</i>	19,31 ± 0,17	17,27 ± 0,23	10,57	- 1,43	2,04 ± 0,28
<i>FI</i>	107,52 ± 0,59	94,50 ± 0,80	12,11	+ 0,11	13,02 ± 0,99
<i>FH</i>	35,82 ± 0,19	32,71 ± 0,25	8,68	- 3,32	3,11 ± 0,31
<i>HK</i>	88,68 ± 0,54	76,76 ± 0,72	13,45	+ 1,45	11,92 ± 0,90
<i>HA</i>	6,24 ± 0,08	5,55 ± 0,06	11,06	- 0,94	0,69 ± 0,10
<i>YX</i>	20,40 ± 0,15	17,84 ± 0,20	12,55	+ 0,55	2,56 ± 0,25
<i>XA</i>	44,48 ± 0,23	40,06 ± 0,30	9,94	- 2,06	4,42 ± 0,37
<i>AN</i>	43,72 ± 0,27	37,69 ± 0,40	13,79	+ 1,79	6,03 ± 0,48
<i>NM</i>	17,03 ± 0,15	14,49 ± 0,15	14,92	+ 2,92	2,54 ± 0,21
<i>ML</i>	37,69 ± 0,31	33,25 ± 0,32	11,78	- 0,22	4,44 ± 0,44
<i>VX</i>	5,39 ± 0,06	4,58 ± 0,05	15,03	+ 3,03	0,81 ± 0,08
<i>ON</i>	38,28 ± 0,25	33,30 ± 0,27	13,01	+ 1,01	4,98 ± 0,36
<i>YT</i>	21,04 ± 0,13	18,28 ± 0,18	13,12	+ 1,12	2,76 ± 0,22
<i>YV</i>	22,93 ± 0,15	19,84 ± 0,22	13,48	+ 1,48	3,09 ± 0,26
<i>VO</i>	57,85 ± 0,28	51,30 ± 0,51	13,33	+ 1,33	6,55 ± 0,58
<i>OP</i>	13,70 ± 0,11	12,25 ± 0,12	10,58	- 1,42	1,45 ± 0,16
<i>ST</i>	6,50 ± 0,07	5,63 ± 0,06	13,39	+ 1,39	0,87 ± 0,09
<i>YS</i>	20,62 ± 0,12	18,06 ± 0,17	12,42	+ 0,42	2,56 ± 0,20

keit (auf Abb. 1 sind deutlichshalber die Zahlen der Verringerungen der Adern eingetragen). Gleichartige Abweichungen verteilen sich im allgemeinen zonenweise, indem diese Zonen senkrecht zur Flügelachse verlaufen, wobei Regionen mit Verlängerung und Verkürzung der Adern abwechseln. An der Flügelbasis befindet sich eine Verkürzungszone. Eine ganze Gruppe von Abschnitten (*YX*, *YT*, *YV*, *YS*, *XV*, *ST*) erleidet mehr oder weniger starke Verkürzung, wobei besonders *XV* in diesem Sinne hervortritt. Alle diese Adern begrenzen die hintere Basalzelle und die Analzelle. Näher gegen den Vorderrand zu liegt *YX*; dieser Abschnitt ist, im Gegenteil, stark verlängert im Verhältnis zum mittleren vH der Verkürzung; die Verkürzungszone wird also hier unterbrochen. Das gleiche gilt vom Merkmal *EB*, welches, wenngleich sehr schwach, verlängert ist. *CG* endlich ist wiederum verkürzt.

Die nun folgende Zone besteht aus verlängerten Adern (*GB*, *EB*,

YX, FH, HA, XA), sie erreicht doch nicht den Hinterrand des Flügels: auf den verlängerten Abschnitt XA folgt der verkürzte Abschnitt VO . Besonders stark sind FH und XA verlängert. Zwischen FH und EB reicht die lange Ader FI aus der benachbarten Verkürzungszone herein. Diese letztere Zone ist die breiteste; sie verläuft parallel mit dem Flügelhinterrande. Sie enthält die Abschnitte: FH, HK, AN, NM, NO und VO ; zu ihnen gehören die längsten derselben. Diese Zone hat keine Unterbrechung, wird aber am vorderen Rand von dem verlängerten Abschnitt BI begrenzt, welcher daher der nächsten (oder — mit gleichem Recht — der vorhergehenden) Verlängerungszone zuzählen ist.

Der Spitzenteil des Flügels ist wiederum verlängert. Hierher gehören: BI, IK, KL, LM und OP . Von ihnen ist besonders KL verlängert, obgleich dieser Abschnitt seinen absoluten Dimensionen nach am kürzesten ist.

Natürlich sind lange nicht alle angeführten Ziffern genügend zuverlässig, aber der allgemeine Charakter der zonalen Verkürzungen und Verlängerungen des Flügels tritt klar zutage.

Aus dem Dargelegten folgt, daß eine Verringerung der Flügelfläche eine unproportionelle Veränderung des Geäders nach sich zieht. Um einen strengeren Beweis für diesen Satz zu liefern, müssen wir das Verhältnis der verschiedenen Kennzeichen des „verkleinerten“ Flügels

Tabelle 2 (♂♂).

Indexe	Differenzen der Indexe
$\frac{fh}{FH} = 0,9132 \pm 0,0085$	$\frac{fh}{FH} - \frac{hk}{HK} = 0,0477 \pm 0,0129$
$\frac{hk}{HK} = 0,8655 \pm 0,0097$	$\frac{xa}{XA} - \frac{an}{AN} = 0,0385 \pm 0,0133$
$\frac{xa}{XA} = 0,9006 \pm 0,0082$	$\frac{xa}{XA} - \frac{nm}{NM} = 0,0498 \pm 0,0141$
$\frac{an}{AN} = 0,8621 \pm 0,0105$	$\frac{xa}{XA} - \frac{vx}{VX} = 0,0509 \pm 0,0156$
$\frac{nm}{NM} = 0,8508 \pm 0,0115$	$\frac{yx}{YX} - \frac{xa}{XA} = 0,0261 \pm 0,0143$
$\frac{vx}{VX} = 0,8497 \pm 0,0133$	$\frac{ml}{ML} - \frac{kl}{KL} = 0,0346 \pm 0,0242$
$\frac{yx}{YX} = 0,8745 \pm 0,0117$	$\frac{kl}{KL} - \frac{an}{AN} = 0,0547 \pm 0,0239$
$\frac{ml}{ML} = 0,8822 \pm 0,0111$	$\frac{vx}{VX} - \frac{kl}{KL} = 0,0671 \pm 0,0253$
$\frac{kl}{KL} = 0,9168 \pm 0,0215$	

zu den entsprechenden Kennzeichen des normalen Flügels berechnen und darlegen, daß dieselben sich genügend voneinander unterscheiden. Tabelle 2 enthält diese Angaben. In der ersten Kolonne stehen hier die Werte der Verhältnisse (Indexe) und ihre mittleren quadratischen Fehler, wobei die Merkmale des verkleinerten Flügels mit kleinen Buchstaben bezeichnet sind. Alle diese Zahlen stellen die arithmetischen Mittel der obenerwähnten 2 Gruppen (Kontrolle und Experiment) vor. Die zweite Kolonne enthält die Differenzen von acht Indexen und die entsprechenden Fehler dieser Differenzen. In einigen Fällen ist das Resultat durchaus zuverlässig. So z. B. verringert sich der Abschnitt hk viel stärker als fh ; dabei übertrifft die Differenz der Indexe den entsprechenden mittleren quadratischen Fehler fast um das Vierfache. Nicht vollständig zuverlässig ist die Differenz der Indexe $\frac{yx}{YX}$ und $\frac{xa}{XA}$, wo der Fehler weniger als dreifach übertroffen wird.

Im allgemeinen kann die unproportionelle Veränderung der einzelnen Adern und ihrer Abschnitte wenigstens in manchen Flügelregionen als durchaus bewiesen angesehen werden. Besonders auffällig und charakteristisch ist die Veränderung des Verhältnisses fh zu hk . Ersteres Merkmal verlängert sich gleichsam auf Kosten des zweiten. Diese Veränderung kann als eine Verschiebung des oberen Endes der Quersader HA in apikaler Richtung aufgefaßt werden (s. Abb. 1). Infolge apikaler Verschiebung des Punktes H verändert sich natürlich das Verhältnis der Abschnitte zugunsten von fh . In ähnlicher Weise geschieht das Wachstum von xa bei gleichzeitiger Verkürzung von an . Letzteres kann als eine Verschiebung des unteren Endes A der Ader HA in der Richtung der Flügelspitze aufgefaßt werden. Diese ganze Ader führt also eine Bewegung in apikaler Richtung aus. (Wir kommen auf die Veränderung des Verhältnisses $XA : AN$ später zurück.)

Das Unproportionelle der Veränderungen des Flügelgeäders kann auch auf andere Weise gezeigt werden, nämlich durch den Vergleich der Indexe einerseits der Merkmale der Kontrolle, — andererseits der Merkmale des experimentell veränderten Flügels. Z. B. ist

$$\frac{AX}{XN} = 0,9066, \text{ während } \frac{ax}{xn} = 0,9642 \text{ ist.}$$

Die Differenz der beiden Verhältnisse macht 0,0576 aus, ihr mittlerer quadratischer Fehler $m = 0,00696$; erstere ist also 8,27 mal größer als letzterer, — ein mehr als genügendes Resultat.

Uns nun zu den Veränderungen der Merkmale bei den ♀♀ wendend, müssen wir vor allem auf den recht bedeutenden Geschlechtsdimorphismus im Flügelgeäder unserer Art hinweisen. Dieses Thema wurde von uns nur teilweise berührt, verdient aber zweifellos Beach-

tung. Besonders interessant wäre es festzustellen, in welchem Grade jedes Geschlecht auf eine Verkürzung der Ernährungszeit reagiert. Außerdem entsteht die Frage, inwieweit der Dimorphismus selbst sich unter experimentellen Bedingungen verändert. Letzteren Punkt beabsichtigen wir in einem folgenden Aufsatz ausführlicher auseinanderzusetzen; hier berühren wir nur ersteren.

Vergleichen wir den Verminderungsprozentsatz einzelner Merkmale des Geäders bei ♂♂ und ♀♀, so sehen wir sofort, daß die ♀♀ durch stärkere Verkürzung der Adern auf ein- und dieselbe Einwirkung reagieren. Tabelle 3 veranschaulicht das Gesagte. In derselben sind die

Tabelle 3 (♀♀ und ♂♂).

Merkmale	vH der Verminderung (♀♀)	vH der Verminderung (♂♂)	Differenzen der Indexe und ihre mittleren quadrat. Fehler
BI	15,94	11,47	$(bi : BI) \text{ ♂} - (bi : BI) \text{ ♀} = 0,04465 \pm 0,0145$
IK	13,18	9,60	$(ik : IK) \text{ ♂} - (ik : IK) \text{ ♀} = 0,0358 \pm 0,0113$
FH	12,35	8,68	$(fh : FH) \text{ ♂} - (fh : FH) \text{ ♀} = 0,0367 \pm 0,0109$
HK	17,09	13,45	$(hk : HK) \text{ ♂} - (hk : HK) \text{ ♀} = 0,0364 \pm 0,0129$
XA	13,37	9,94	$(xa : XA) \text{ ♂} - (xa : XA) \text{ ♀} = 0,0342 \pm 0,0111$
AN	19,47	13,79	$(an : AN) \text{ ♂} - (an : AN) \text{ ♀} = 0,0468 \pm 0,0138$

Verminderungsprozente von sechs Merkmalen der ♂♂ und ♀♀, sowie die Differenzen der Indexe beider Geschlechter und die entsprechenden Fehler zusammengestellt. Man sieht, daß der Verminderungsprozentsatz bei den ♀♀ größer ist, als bei den ♂♂, wobei der Unterschied zwischen beiden Geschlechtern oft die Differenz zwischen einem Paar Merkmale ein- und desselben Geschlechts übertrifft. (Zahl der ♀♀ der Kontrollgruppe 47, der experimentellen Gruppe 50.)

An den ♀♀ konnten wir auch eine detailliertere Untersuchung der Veränderungen vornehmen, welche die Indexmerkmale erleiden. Tabelle 4 zeigt drei charakteristische Indexe, für Kontrollweibchen und solche der Experimentalgruppe berechnet.

Tabelle 4 (♀♀).

1. $FH : HK = 0,3966 \pm 0,0018$	$fh : hk = 0,421 \pm 0,0022$	$D_1 = 0,0244 \pm 0,0029$
2. $XA : AN = 0,9066 \pm 0,0050$	$xa : an = 0,9642 \pm 0,0048$	$D_2 = 0,0576 \pm 0,00696$
3. $BI : IK = 3,0570 \pm 0,0152$	$bi : ik = 2,957 \pm 0,0155$	$D_3 = 0,1000 \pm 0,0217$

Die Veränderung der Indexe kann keinem Zweifel unterliegen, da ihre Differenzen um ein Mehrfaches die entsprechenden Fehler übertreffen. Das Verhältnis der Differenz $[(FH : FK) - (fh : fk)]$ zum mittleren quadratischen Fehler ist gleich 8,41, und das entsprechende Verhältnis für $[(XA : AN) - [xa : an]]$ und $[(BI : IK) - (bi : ik)]$ ist gleich bzw. 8,23 und 4,61. Wir sehen hierin eine weitere Bestätigung unproportioneller Veränderung, die als Resultat äußerer Einwirkung entsteht.

II.

Nicht nur die Durchschnitte, sondern auch andere Charakteristika der Verteilung unterlagen in unserem Experiment einer mehr oder weniger starken Veränderung. In der Tabelle 5 sind die mittleren quadratischen Abweichungen und Variationskoeffizienten von 25 Merkmalen der Kontroll- und Experimentgruppe zusammengestellt (♂♂).

Tabelle 5 (33).

Kontr.- Merkmal	σ	C vH	Experim.- Merkmal	σ	C vH
<i>GB</i>	1,28	4,56	<i>gb</i>	1,73	6,97
<i>BI</i>	2,38	3,94	<i>bi</i>	3,06	5,73
<i>IK</i>	0,69	3,43	<i>ik</i>	0,85	4,67
<i>KL</i>	0,40	8,53	<i>kl</i>	0,51	11,86
<i>CG</i>	1,58	3,63	<i>cg</i>	1,79	4,68
<i>CB</i>	2,42	3,39	<i>cb</i>	3,20	5,09
<i>EB</i>	2,45	3,64	<i>eb</i>	3,15	5,32
<i>EF</i>	1,09	5,64	<i>ef</i>	1,49	8,63
<i>FI</i>	3,85	3,58	<i>fi</i>	4,87	5,15
<i>FH</i>	1,25	3,49	<i>fh</i>	1,55	4,74
<i>HK</i>	3,52	3,97	<i>hk</i>	4,36	5,68
<i>HA</i>	0,50	8,01	<i>ha</i>	0,39	7,03
<i>YX</i>	0,95	4,66	<i>yx</i>	1,22	6,83
<i>XA</i>	1,50	3,37	<i>xa</i>	1,82	4,54
<i>AN</i>	1,74	3,98	<i>an</i>	2,46	6,53
<i>NM</i>	1,00	5,87	<i>nm</i>	0,93	6,42
<i>ML</i>	2,04	5,41	<i>ml</i>	1,92	5,77
<i>VX</i>	0,42	7,79	<i>vx</i>	0,28	5,57
<i>ON</i>	1,64	4,28	<i>on</i>	1,67	5,76
<i>YT</i>	0,86	4,09	<i>yt</i>	1,11	6,07
<i>YV</i>	0,98	4,27	<i>yv</i>	1,35	6,80
<i>VO</i>	1,85	3,20	<i>vo</i>	3,10	6,04
<i>OP</i>	0,70	5,11	<i>op</i>	0,73	6,10
<i>ST</i>	0,49	7,54	<i>st</i>	0,37	6,57
<i>YS</i>	0,78	3,78	<i>ys</i>	1,01	5,59

Von 25 Merkmalen zeigen 20 eine mehr oder weniger starke Vergrößerung der mittleren quadratischen Abweichungen in der Experimentserie, und nur fünf eine Verminderung derselben. Ein derartiges Verhältnis kann kein zufälliges sein, um so mehr, als die analoge Erscheinung an den ♀♀ beobachtet werden kann. Daher können wir, sogar ohne die Fehler der Differenzen der mittleren quadratischen Abweichungen der Kontroll- und Experimentgruppe zu berechnen, auf ihr regelmäßiges Anwachsen unter den Bedingungen unseres Experiments schließen. — Noch deutlicher tritt das Anwachsen der Varia-

tionskoeffizienten c hervor, welche in derselben Tabelle zu finden sind. Hier zeigen nur drei Merkmale von 25, nämlich HA , VX und ST , eine Verminderung von c .

Ein ebenso regelmäßiges Anwachsen beider Charakteristika in der Experimentalgruppe sehen wir auch bei den ♀♀ (Tabelle 6). Alle

Tabelle 6 (♀ ♀).

Kontrollgruppe			Experimentalgruppe		
Merkmal	σ	C vH	Merkmal	σ	C vH
BI	3,97	3,04	bi	6,21	5,66
IK	1,60	3,74	ik	1,86	5,01
FH	2,40	3,19	fh	2,93	4,46
HK	6,36	3,36	hk	9,81	6,25
XA	2,92	3,26	xa	3,91	5,04
AN	3,47	3,51	an	5,51	6,84

sechs untersuchten Merkmale zeigen ein Anwachsen der mittleren quadratischen Abweichung und des Variationskoeffizienten, welches sehr bedeutend ist. Daß dieser Unterschied real ist, ersieht man auch aus den Fehlern der Differenzen. So ist z. B. für die mittlere quadratische Abweichung des Merkmals AN die Differenz $D = 2,04 \pm 0,66$, d. h. sie übertrifft ihren mittleren quadratischen Fehler um mehr als das Dreifache. Für das Merkmal AX ist $D = 1,11 \pm 0,50$; hier wird derselbe um mehr als das Doppelte übertroffen, der Unterschied ist also nicht ganz zuverlässig. Alles Gesagte über σ und c bei ♂♂ und ♀♀ gegenüberstellend, können wir als allgemeine Erscheinung unter den Bedingungen des Experiments ein Anwachsen beider Charakteristika feststellen.

Einer von uns hatte bereits Gelegenheit auf die Veränderungen hinzuweisen, welche infolge verkürzter Ernährungszeit der Larven von *Calliphora* mit den Korrelationskoeffizienten geschehen (6). In vorliegender Arbeit unterwarfen wir diese Frage einer genaueren Untersuchung, wobei es uns gelang, eine Bestätigung der Korrelationsveränderung zu finden. In Tabelle 7 sind die Koeffizienten r für drei Paar

Tabelle 7 (♀ ♀).

$r_{XA, AN} = 0,356 \pm 0,123$	$D = 0,493 \pm 0,130$
$r_{xa, an} = 0,849 \pm 0,041$	$D: m_D = 3,79$
$r_{FH, HK} = 0,589 \pm 0,092$	$D = 0,243 \pm 0,103$
$r_{fh, hk} = 0,832 \pm 0,045$	$D: m_D = 2,36$
$r_{BI, IK} = 0,461 \pm 0,113$	$D = 0,321 \pm 0,144$
$r_{bi, ik} = 0,782 \pm 0,089$	$D: m_D = 2,23$

Merkmale der Kontroll- und Experimentweibchen angeführt. Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, sind alle drei Koeffizienten bei der Experimentgruppe höher, wobei für das Merkmalpaar XA und AN die Differenz D der Kontroll- und Experimentgruppe ihren Fehler fast viermal übertrifft. Bei den zwei anderen Merkmalpaaren ist das Verhältnis der Differenz zum Fehler weniger günstig, indem dasselbe die Zahl 3 nicht erreicht. Es muß bemerkt werden, daß das Anwachsen von r ungeachtet der sich vergrößernden mittleren quadratischen Abweichung geschieht. Es kann also die Veränderung der *Dichte* der Verbindung der Merkmale unter experimentellen Bedingungen als bewiesen gelten. Die Frage tritt auf, ob sich auch die Verbindungsform verändert?

Zur Lösung dieser Frage ist es notwendig, die Koeffizienten der Regression der Merkmale bei der Kontroll- und Experimentgruppe miteinander zu vergleichen. Tabelle 8 enthält die Werte von R für sechs Paar Merkmale. An und für sich sind diese Koeffizienten im Vergleich mit den entsprechenden Fehlern genügend hoch und folglich auch genügend zuverlässig. Weniger günstig steht es um die Diffe-

Tabelle 8 (♀ ♀).

$$\left. \begin{array}{l} R_{\frac{XA}{AN}} = 0,300 \pm 0,110 \\ R_{\frac{xa}{an}} = 0,603 \pm 0,055 \end{array} \right\} \begin{array}{l} D = 0,303 \pm 0,123 \\ D : m_D = 2,46 \end{array}$$

$$\left. \begin{array}{l} R_{\frac{AN}{AX}} = 0,423 \pm 0,156 \\ R_{\frac{an}{ax}} = 1,196 \pm 0,110 \end{array} \right\} \begin{array}{l} D = 0,773 \pm 0,190 \\ D : m_D = 4,07 \end{array}$$

$$\left. \begin{array}{l} R_{\frac{FH}{HK}} = 0,209 \pm 0,041 \\ R_{\frac{fh}{hk}} = 0,295 \pm 0,029 \end{array} \right\} \begin{array}{l} D = 0,086 \pm 0,050 \\ D : m_D = 1,73 \end{array}$$

$$\left. \begin{array}{l} R_{\frac{HK}{FH}} = 1,661 \pm 0,321 \\ R_{\frac{hk}{fh}} = 2,340 \pm 0,226 \end{array} \right\} \begin{array}{l} D = 0,679 \pm 0,392 \\ D : m_D = 1,73 \end{array}$$

$$\left. \begin{array}{l} R_{\frac{BI}{IK}} = 1,590 \pm 0,439 \\ R_{\frac{bi}{ik}} = 2,815 \pm 0,511 \end{array} \right\} \begin{array}{l} D = 1,225 \pm 0,673 \\ D : m_D = 1,82 \end{array}$$

$$\left. \begin{array}{l} R_{\frac{IK}{BI}} = 0,134 \pm 0,037 \\ R_{\frac{ik}{bi}} = 0,217 \pm 0,040 \end{array} \right\} \begin{array}{l} D = 0,083 \pm 0,054 \\ D : m_D = 1,54 \end{array}$$

renzen D der Kontroll- und Experimentgruppe. Vollständig zuverlässig ist die Differenz $\left(\frac{R_{AN}}{XA} - \frac{R_{xa}}{an}\right)$, da sie den Fehler 4,07 mal übertrifft. Um ein Bedeutendes übertrifft die Differenz den Fehler $\left(\frac{R_{XA} - R_{xa}}{\frac{AN}{an}}\right)$ bleibt aber immerhin hinter drei zurück. Im allgemeinen jedoch übertreffen alle sechs Differenzen die entsprechenden Fehler um ein Bedeutendes, und dieses Resultat kann nicht als Zufall angesehen werden: wir können die Veränderung der Form der Verbindung unter experimentellen Bedingungen als erwiesen ansehen.

Nebenbei sei bemerkt, daß in allen sechs Fällen der Koeffizient der Regression steigt.

Die Veränderung der Dichte und insbesondere der Verbindungsform der Merkmale beim Übergang von der Kontrollgruppe zur experi-

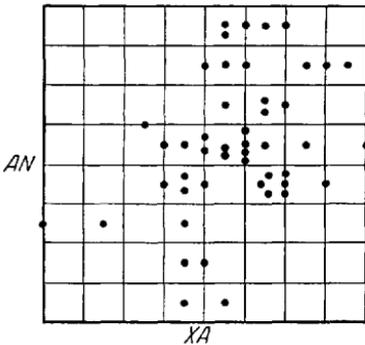


Abb. 2. Korrelation von XA und AN (Kontrollgruppe).

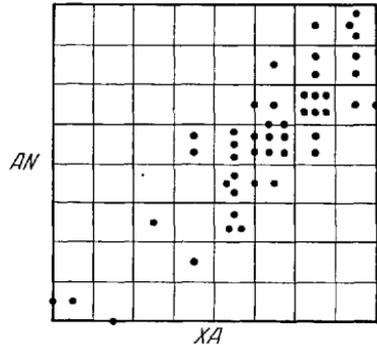


Abb. 3. Korrelation von xa und an (Experimentgruppe).

mentalentalen bietet ein großes theoretisches Interesse, wovon weiter unten die Rede ist. Abb. 2 und 3 zeigen uns, wie sich das Korrelationsfeld der Merkmale AN und XA beim Übergang von der Kontroll- zur Experimentgruppe verändert hat.

Bisher betrachteten wir Korrelation und Regression absoluter Größen. Analysieren wir nun genauer das Paar von Merkmalen XA und $(XA: AN)$, von welchen das zweite ein Indexmerkmal ist. Bei der Kontrollgruppe ist $r_{XA, \frac{XA}{AN}} = 0,546 \pm 0,099$, bei der experimentellen: $r_{xa, \frac{xa}{an}} = -0,197 \pm 0,11$.

Differenz $\left(r_{XA, \frac{XA}{AN}} - r_{xa, \frac{xa}{an}}\right) = 0,743 \pm 0,148$, d. h. sie übertrifft den mittleren quadratischen Fehler 5,02 mal. Hier findet also eine schroffe Veränderung des Koeffizienten statt und zwar unter Umänderung des Pluszeichens in das Minuszeichen.

Für die Koeffizienten der Regression haben wir folgende Zahlen:

$$\left. \begin{aligned} R_{\frac{XA}{XA:AN}} &= 44,73 \pm 9,69 \\ R_{\frac{xa}{xa:an}} &= -23,32 \pm 13,56 \end{aligned} \right\} \begin{aligned} D &= 68,05 \pm 16,67 \\ D:m_D &= 4,08 \end{aligned}$$

$$\left. \begin{aligned} R_{\frac{XA:AN}{XA}} &= 0,0067 \pm 0,0014 \\ R_{\frac{xa:an}{xa}} &= -0,0017 \pm 0,0009 \end{aligned} \right\} \begin{aligned} D &= 0,0084 \pm 0,0017 \\ D:m_D &= 4,94. \end{aligned}$$

Abb. 4 zeigt das Korrelationsfeld, sowohl für die Kontroll- als auch Experimentgruppe nach den Merkmalen XA und $(XA:AN)$ zu-

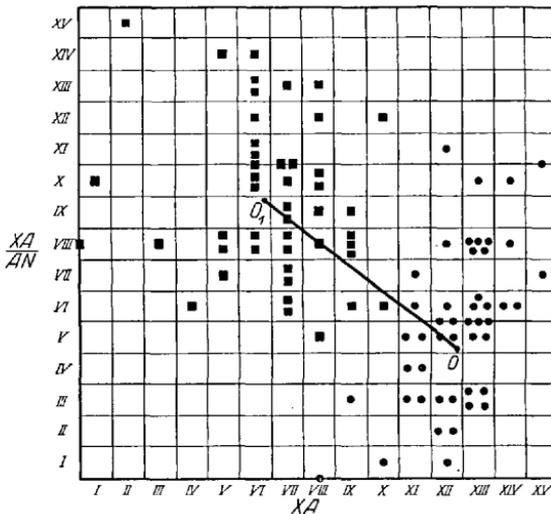


Abb. 4. Das Korrelationsfeld, sowohl für die Kontroll- als auch Experimentgruppe nach den Merkmalen XA und $(XA:AN)$ zugleich konstruiert. Rechts die Kontroll-, links die Experimentgruppe; O ist das Verteilungszentrum der ersten, O_1 der zweiten Gruppe.

gleich konstruiert. Rechts befindet sich das Feld der Kontrollgruppe, links der Experimentgruppe¹⁾. Wie aus der Zeichnung zu ersehen ist, berühren sich beide Felder gegenseitig, aber die Mittelpunkte ihrer Verteilung: O (kontr.) und O_1 (exp.), sind weit voneinander entfernt. Die Gleichungen der Regression haben für das „Kontrollfeld“ folgendes Aussehen:

$$(1) \quad \frac{XA}{AN} = \frac{\overline{XA}}{\overline{AN}} + R_{\frac{XA:AN}{XA}} (XA - \overline{XA}) \pm \frac{\sigma_{XA}}{\overline{AN}} \sqrt{1 - r^2}$$

$$(2) \quad XA = \overline{XA} + R_{\frac{XA}{XA:AN}} \left(\frac{XA}{AN} - \frac{\overline{XA}}{\overline{AN}} \right) \pm \sigma_{XA} \sqrt{1 - r^2}$$

¹⁾ Kreise bedeuten die Kontroll-, Quadrate die Experimentindividuen.

Aus der Abbildung ersieht man, daß das „Experimentfeld“ im Vergleich mit dem „Kontrollefeld“ stark nach links und nach oben verschoben ist. Das Merkmal XA ist (nach seiner absoluten Größe) stark verringert. Wie aus Gleichung (1) zu ersehen ist, muß das Merkmal $(XA:AN)$, nach dem Gesetze der Regression des Kontrollefeldes unter diesen Umständen sich ebenfalls verringern. Wenn wir das Verteilungszentrum der experimentalen Gruppe als Variante der Kontrollgruppe ansehen, so muß seine Abszisse, welche 77,64 erreicht (das arithmetische Mittel des Merkmals AN), eine Ordinate haben, welche aus der Gleichung (1) berechnet werden kann:

$$\frac{XA}{AN} = 0,9066 + 0,0067 (77,64 - 89,62) \pm 0,0299,$$

oder
$$\frac{XA}{AN} = 0,8263 \pm 0,0299.$$

Das wäre folglich die Größe des Merkmals $(XA:AN)$, wenn das Zentrum der Verteilung der experimentalen Gruppe dem Regressionsgesetz der Kontrollgruppe unterworfen wäre. In der Tat jedoch gleicht sie 0,9642, d. h. sie übertrifft die aus der Berechnung erzielte Zahl um 0,1379. Der Berechnungsfehler von $(XA:AN)$, nach AN aus der Regressionsgleichung bestimmt, ist gleich 0,0299. Also ist der vorhandene Fehler $(0,1379:0,0299) = 4,61$ mal so groß, als der berechnete. Mit anderen Worten ist eine solche Größe des Merkmals $(XA:AN)$ bei gegebener Größe von XA durchaus unwahrscheinlich für das Kontrollekorrelationsfeld, d. h. die betreffende Variante unterliegt nicht dem hier existierenden Gesetz der Regression. Uns zur Abbildung 4 wendend, sehen wir, daß hier das Zentrum der Verteilung der experimentalen Gruppe nach der Größe des Merkmals XA in die VI. Klasse zu liegen kommt. Wenn dasselbe dem Regressionsgesetz der Kontrollgruppe unterläge, welches durch die Gleichung (1) ausgedrückt wird, müßte es nach dem Merkmal $(XA:AN)$ sich eine Klasse tiefer als I. befinden; tatsächlich aber gehört es zur IX. Klasse.

Machen wir nun die entgegengesetzte Berechnung. Nehmen wir wiederum an, das Verteilungszentrum der experimentalen Gruppe sei ein Punkt des Kontrollefeldes. Seine Ordinate ist gleich 0,9642 (Durchschnitt des Merkmals $(XA:AN)$ der experimentalen Gruppe). Wie wäre die Abszisse (d. h. Durchschnitt von XA), wenn es tatsächlich dem Kontrollefeld angehören würde und seinen Gesetzen unterworfen wäre? Auf diese Frage gibt Gleichung (2) Antwort. Die entsprechenden Zahlen hineinsetzend, erhalten wir:

$$XA = 89,62 + 44,73 (0,9642 - 0,9066) = 92,196 \pm 2,448.$$

De facto jedoch ist $xa = 77,64$, folglich die Differenz $XA - xa = 14,556$, d. h. sie ist 5,94 mal größer als der mittlere quadratische Fehler der Berechnung! Daraus folgt, daß das Verteilungszentrum der experi-

mentalen Gruppe in keiner Weise dem Regressionsgesetz des Kontrollfeldes unterliegt. Wenden wir uns der Abbildung zu, so finden wir, daß der Punkt O_1 , seiner Ordinate nach, zur IX. Klasse gehört, was für die Kontrollgruppe wenig wahrscheinlich, aber immerhin nicht unmöglich ist. Unter dieser Bedingung müßte seine Abszisse zur XIV. Klasse gehören, während sie in Wirklichkeit bloß zur VI. gehört. Die Verschiebung beträgt 8 Klassen!

Alles Gesagte beweist zur Genüge, daß der Übergang von der Kontrollgruppe der Individuen einen ganz anderen Charakter zeigt, als der Übergang von *Individuum* zu *Individuum* innerhalb der Kontrollgruppe. In letzterem Fall zieht eine Verringerung des Merkmals XA auch seine Verringerung hinsichtlich AN nach sich. Auf Abb. 1 (S. 580) sehen wir, was das bedeutet. Offenbar verändert sich XA schneller als sein Nachbar AN . Daher vergrößert sich, bei seiner Vergrößerung, auch sein Verhältnis zu AN , während es bei Verminderung, welche wiederum schneller vor sich geht als bei AN , sinkt.

Nummehr zum veränderten Typus übergehend, erzielen wir sofort eine plötzliche Verringerung von AX . Aber statt der ebenfalls erwarteten Verringerung seines Verhältnisses zu AN begegnen wir plötzlich einem unerwarteten Anwachsen von $(XA:AN)$.

An diesem Beispiel kann also deutlich der Widerspruch gezeigt werden, welcher zwischen individueller Variabilität und Veränderung der ganzen Gruppe existiert. Zudem finden wir in der experimentellen Gruppe bereits eine andere Verbindungsform der hier behandelten Merkmale, als in der Kontrollgruppe. Wenn wir also das Kontrollfeld und Experimentfeld der Korrelation durch Ellipsen von bestimmter Wahrscheinlichkeit begrenzen, so kann der Übergang von ersterem Feld zu letzterem als zusammengesetzte Bewegung der Ellipse dargestellt werden, welche in fortschreitende, zentrifugale und Kreisbewegung zerlegt werden kann. Die fortschreitende Bewegung besteht in einer Verschiebung des Feldes als Ganzes; das Zentrum der Ellipse nimmt nur an dieser Bewegung teil. Die Kreisbewegung kommt in einer Veränderung der Neigung der Achse unserer Ellipse zum Ausdruck; diese Bewegung beeinflusst auch die Drehung der Regressionslinien. In unserem Falle drehen sie sich um das Zentrum der Ellipse in der Richtung des Uhrzeigers. Die zentrifugale Bewegung endlich kommt in einem Sichauseinanderziehen der Ellipse zum Ausdruck, infolgedessen die Punkte der elliptischen Orbits sich vom Zentrum entfernen. Abb. 5 stellt die Bewegung der Gleichwahrscheinlichkeitsellipse schematisch dar. Die „Kontrollellipse“ (rechts unten) unterscheidet sich von der „experimentellen“ durch Lage, Größe und Form. Die Abszisse des Zentrums hat sich in negativer Richtung, die Ordinate in positiver verschoben. Die Dimensionen der Ellipse sind größer

geworden, während ihre Achse, welche mit der Abszisse einen positiven Winkel bildete, denselben in einen geringen negativen umgeändert hat.

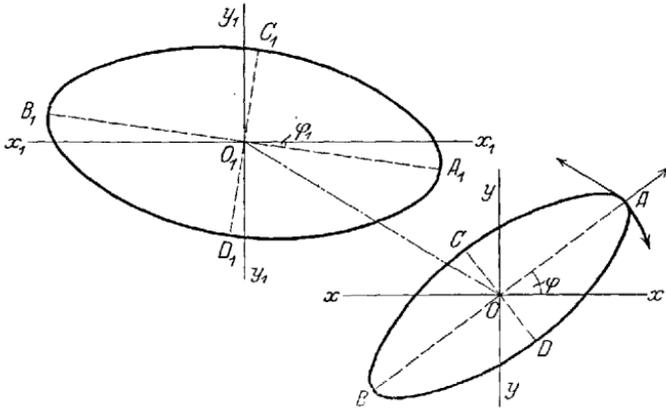


Abb. 5. Schematische Darstellung einer Veränderung des Korrelationsfeldes von *C. erythrocephala*.

Zum Schluß müssen wir noch eins hervorheben. Die absolute Größe des Merkmals XA ist auf das engste mit der Körpergröße verknüpft. Wenn also die Körpergröße wächst, so vergrößert sich mit der absoluten Größe von XA auch die Größe seines Verhältnisses zu AN . Umgekehrt, geht bei einer Verringerung der Körpermaße auch dieses Verhältnis zurück. Beim Übergang von der Kontrollgruppe zur experimentellen, was mit einer starken Verringerung der gesamten Körperdimensionen verbunden ist, ergibt sich nun eine Vergrößerung des Verhältnisses ($XA:AN$). Folglich müssen sich solche Exemplare aus der experimentellen Serie, welche Individuen aus der Kontrollserie an Größe gleichkommen, von diesen scharf durch die Größe von ($XA:AN$) unterscheiden.

III.

Zur Beurteilung der Resultate des Versuchs übergehend, müssen wir vor allem die Frage stellen: findet in unserem Falle ein *Hungern* statt? Es scheint uns, daß die Antwort negativ lauten muß, da mit dem Begriff des Hungerns stets die Vorstellung von pathologischen Veränderungen im Organismus verbunden ist. In unserem Versuch dagegen läßt sich nichts Derartiges konstatieren. Kleine *Calliphora* betragen sich im allgemeinen ebenso wie normale, sie offenbaren in ihrem Bau nichts Krankhaftes und haben, wie schon WEISMANN gezeigt hat, die Fähigkeit sich fortzupflanzen. Etwas anderes geschieht, wenn die *Calliphora*-Larven zu früh der Nahrung beraubt werden. In diesem

Falle vergrößert sich sofort der Sterblichkeitsgrad der Larven wie auch der Puppen. Die gewöhnliche Erscheinung bei einer starken Verminderung der Nahrungsmenge ist ein Nichtausschlüpfen der Imagines aus der Puppenhülle. Oft schlüpfen Imagines mit gekrümmten Flügeln oder Extremitäten aus. Hier überschreiten wir gewiß die Grenze, jenseits welcher pathologische Erscheinungen eintreten.

Es wirken ja aber auch andere ökologische Faktoren analog der Nahrungsmenge. Zahlreiche Experimente — besonders an Schmetterlingen — haben gezeigt, daß die Einwirkung übermäßig hoher oder niedriger Temperatur ebenfalls krankhafte Folgen hervorruft. Der Einfluß der Feuchtigkeit, Nahrungsart usw. ist offenbar ein ganz analoger. — Andererseits können bestimmte, relativ weite Grenzen angegeben werden, innerhalb deren die Einwirkung eines ökologischen Faktors Veränderungen des Organismus nach sich zieht, welche keinerlei krankhafte Kennzeichen aufweisen.

Zurückkehrend zu den von uns bei *C. erythrocephala* erzielten Veränderungen, finden wir charakteristische Störungen der Proportionen des Geäders, welche, wie oben gezeigt wurde, von gewöhnlichen individuellen Schwankungen verschieden sind. A priori könnte man auch eine proportionelle Verkleinerung des Flügels mit allen seinen Merkmalen erwarten; doch in Wirklichkeit geschieht dieselbe in verschiedenen Zonen verschieden. Daher können wir im Flügel von *Calliphora* Regionen von ungleichem Beständigkeitsgrad konstatieren; und einige von ihnen sind besonders konservativ, da sie nur wenig der verändernden Einwirkung unterworfen sind. Beide Geschlechter reagieren auf analoge Art, dabei verändern sich aber ♀♀ mehr als ♂♂. — Die Tatsache einer unproportionellen Veränderung des Körpers bei ungenügender Ernährung oder bei absolutem Hungern ist mehrfach von verschiedenen Autoren (so z. B. 7, 8, 9, 10) an verschiedenen Tierformen festgestellt worden.

Wie oben angegeben wurde, beschränkt sich die Veränderung des Flügels bei *Calliphora* lange nicht auf einfache Verkleinerung der Merkmale oder deren Indexe. Es verändert sich der Grad ihrer Variabilität, sowie die Form und Dichte der Verbindungen der Merkmale. Das Anwachsen der Variationskoeffizienten kam einigermaßen unerwartet, denn in der experimentellen Serie waren die Lebensbedingungen für die Larven gleichartiger als in der Kontrollserie¹⁾, und man könnte erwarten, daß die Variabilität geringer werden würde.

Eine besondere Bedeutung kommt der unter experimentellen Bedingungen erfolgten Veränderung der Korrelations- und Regressions-

¹⁾ Insofern sie alle in einem und demselben Moment von der Nahrung entfernt wurden, während die Kontrolltiere das Fleisch nicht gleichzeitig verließen.

koeffizienten zu. Die bei mehreren Merkmalen beobachtete Verstärkung der Verbindungsdichte ist um so interessanter, als sie ungeachtet des starken Anwachsens der mittleren quadratischen Abweichungen stattfand, welche die Größe r verringern. — Über die Veränderung der Korrelationskoeffizienten finden wir in der Literatur nur vereinzelte Angaben.

So fand HUMBERT (11), daß bei der Pflanze *Silene noctiflora* diese Koeffizienten (innerhalb einer reinen Linie) sich stark voneinander unterscheiden, falls die eine Serie auf einem fruchtbaren Boden aufwächst und die andere auf einem schlechten.

SUMNER (12) zeigte, daß unter experimentellen Bedingungen (Einwirkung verschiedener Temperaturen auf den Nager *Peromyscus*) eine Veränderung von r stattfindet. Übrigens sind die Angaben dieses Forschers nicht zuverlässig genug infolge der geringen Individuenzahl und daher auch allzugroßer wahrscheinlicher Fehler. In der Arbeit von EUGEN SMIRNOV (6) wird die Veränderung von r bei Merkmalen des Flügelgeäders von *Calliphora erythrocephala* bei ungenügender Ernährung ihrer Larven angegeben, doch der Fehler der Differenz beider Koeffizienten der Korrelation nicht angeführt.

Als Hauptresultat unseres Versuchs ist immerhin die Veränderung der Koeffizienten der Regression anzusehen. Auf diese Weise gelingt es zu beweisen, daß die Veränderung einer Gruppe als Ganzes in entgegengesetzter Richtung erfolgen kann, als die, welche innerhalb der Grenzen dieser Gruppe stattfindet, soweit sie sich in individueller Variabilität äußert. Diese Tatsache entspricht ganz der Theorie der wahrscheinlichen Phylogenese, von E. SMIRNOV (5). Nach dieser Theorie geschieht die phylogenetische Entwicklung systematischer Gruppen verschiedener Ordnung (es sind hier die einander über- und untergeordneten Gruppen gemeint) unabhängig voneinander, und eine Veränderung der Art kann z. B. in entgegengesetzter Richtung verlaufen, als die der Gattung, welche die genannte Art einschließt.

Schon TSHEPOURKOVSKY (13) hat gezeigt, daß individuelle und Rassenkorrelation entgegengesetzte Zeichen haben können. Daher ist die Möglichkeit gegeben, die Gruppenveränderung bei *Calliphora* mit Rassenphylogenese zu vergleichen. Diese Analogie findet ihre Berechtigung dank der von uns bewiesenen Veränderung der Korrelations- und Regressionskoeffizienten unter veränderten äußeren Umständen. Damit nun diese Analogie eine größere Vollständigkeit gewinnt, ist es notwendig zu beweisen, daß die unter dem Einfluß der Nahrungsmenge erworbenen Eigenschaften erblich werden und sich in den folgenden Generationen festigen können. Die entsprechenden Experimente durchzuführen ist unsere nächste Aufgabe.

Zitierte Literatur.

1. Weismann, A.: Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894. —
2. Herms, W. B.: An Ecological and Experimental Study of *Sarcophagidae* etc. Journ. of exp. zoöl. 4. 1907. —
3. Ezhikov, I. (ЕЖИКОВ, I.): Influence de l'inanition sur la métamorphose des mouches à ver. Rev. zool. Russe. 2. 1917. —
4. Ders.: Über anatomische Variabilität unter direkter Wirkung äußerer Einflüsse. (Experimente an Schmeißfliegen.) Rev. zool. Russe. 3. 1922. —
5. Smirnov, E.: Über die Phylogenese der Kongregationen. Biol. generalis. 2. 1926. —
6. Ders.: Über den Bau der systematischen Kategorien. Rev. zool. Russe. 3. 1923. —
7. Kammerer, P.: Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguinus*. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. 33. 1911-12. —
8. Tornier, G.: Nachweis über das Entstehen von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen. Zool. Anz. 32. 1908. —
9. Podhradský, J.: Das Wachstum beim absoluten Hungern. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. 52 (97). 1923. —
10. Kříženecký, J.: Untersuchungen über die Assimilationsfähigkeit der Wassertiere für die im Wasser gelösten Nährstoffe. Biol. generalis. 1. 1925. —
11. Humbert, E. P.: A quantitative Study of Variation, Natural and Induced, in pure Lines of *Silene Noctiflora*. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 4. 1911. —
12. Sumner, F. B.: Some Studies of Experimental Influence, Correlation and Growth, in White Mouse. Journ. of exp. zoöl. 18. 1915. —
13. Tshepourkovsky, E.: Contributions to the Study of interracial Correlation. Biometrika. 4. 1905.