UEBER ASYMMETRIE BEI “GELASIMUS PUGILATOR” LATR.

VON GEORG DUNCKER, Ph.D.

DIE vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur Kenntniss der Abhängigkeit der individuellen Symmetrieverhältnisse verschiedener Paare bilateral-homologer Merkmale von einander liefern. Bei symmetrischen sowohl wie bei asymmetrischen derartigen Merkmalpaaren bilateral gebauter Organismen sind die Unterschiede ihrer Einzelmerkmale mit Nothwendigkeit variabel, sofern diese Einzelmerkmale selbst variabel sind und zu einander in unvollständiger Korrelation stehen. Man erhält also bei der statistischen Untersuchung numerisch ausdrückbarer, bilateral-homologer Merkmale ungleiche individuelle Differenzen derselben, deren Zusammenstellung eine den Variationsreihen ähnliche Reihe, die Differenzreihe des Merkmalpaares, ergibt. Die Differenzen verschiedener Grösse entsprechen den verschiedenen Graden individueller Symmetrie resp. Asymmetrie des Merkmalpaares; seine Kollektiv-Symmetrie, resp. Asymmetrie bei der untersuchten Formengemeinschaft wird nach dem durchschnittlichen Verhalten der Differenzreihe beurtheilt. Dadurch dass man bisher ausschliesslich das letztere, nicht aber die thatsächlich existirenden Einzeldifferenzen zu berücksichtigen pflegte, entstand z. B. die irrige Auffassung von der spiegelbildlichen Aehnlichkeit bilateral-homologer Organe bei symmetrischen Thierarten.

Wie ich bereits an einzelnen Beispielen nachgewiesen habe [1.] und demnächst an einem umfangreicheren Vergleichsmaterial darzuthun beabsichtige, sind in der Regel die individuellen Symmetrieverhältnisse verschiedener Merkmalpaare von einander mehr oder weniger unabhängig; es besteht keine nennenswerthe Korrelation zwischen ihren Differenzreihen. Das im Folgenden zu besprechende Material bietet gewisse Abweichungen von dieser Regel und ist überdies dadurch besonders instruktiv, dass bei ihm Dimorphismus der Kollektiv-Asymmetrie vorliegt; es kommen entweder rechts- oder linksseitig asymmetrische, dagegen keine symmetrischen Individuen vor.

1901 veröffentlichte Robert M. Yerkes eine Abhandlung [2.]: “A study of Variation in the Fiddler-Crab (*Gelasimus pugilator* Latr.).” Die Männchen der

Gelasimus-Arten sind durch den Besitz zweier hochgradig differenzierter Scheeren ausgezeichnet. Eine von ihnen ist verhältnissmässig sehr gross, auffällig gefärbt, mit Zähnen bewehrt und dient nach Yerkes (p. 440) sowohl zur Vertheidigung als auch zum Graben, in vielen Fällen wohl auch zum Anlocken der Weibchen. Die andere Scheere ist zwerghaft, unscheinbar gefärbt, unbezahnt und dient zum Zuführen der Nahrung in den Mund. Wir wollen die beiden im Folgenden als Kampf- und als Fressscheere unterscheiden. Die Weibchen weisen stets nur zwei kleine, übereinstimmende Fressscheeren auf.

Die Stellung der Kampf- zu der Fressscheere bei den Männchen wechselt derart, dass jene bald der rechten, bald der linken Körperseite angehört; wir theilen dann nach der Stellung der Kampfscheere die Gesammtheit der Männchen in zwei Gruppen, die Rechts- (*R*) und die Linkshänder (*L*) ein. Beide sind ungefähr gleich häufig, denn Yerkes (p. 424, Tab. III, IV) fand in West Falmouth Harbor:

am	bei <i>Gelasimus pugilator</i>		<i>Gelasimus pugnax</i>	
	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>
18—22. VIII. 99	501 = 51·9%.	485 = 48·1%.	—	—
16. VII. 00	431 = 50·0%.	431 = 50·0%.	552 = 48·6%.	578 = 51·1%.

Aus Yerkes' Untersuchungen ergeben sich neben den sehr ausgeprägten Ungleichheiten der bilateral-homologen Scheerendimensionen auch noch schwächere der Längen der beiden Lateralränder (*M*) des Cephalothorax-Panzers und der beiderseitigen Meropoditen (*G*) des zweiten Beinpaares (= 1. Gangbeinpaares). Die an dem Scheerenpaare gemessenen Dimensionen sind Längen der Meropoditen (*Ch*), der Carpopoditen (*C*) und der Propoditen (*P*) von ihrer Basis bis zum Gelenk des Daktylopoditen. Endlich waren an jedem der je 400 untersuchten rechts- und linkshändigen Thiere die Medianlänge des Panzers (*T*) und seine Orbitofrontalbreite (*F*) zwischen den vorderen Seitenzähnen auf 0·1 mm. gemessen worden; cf. Yerkes' Figg. 1 u. 2 (pp. 419—420), sowie seine Beschreibung des Messungsverfahrens (p. 420).

Es lag nun der Gedanke nahe, dass die Ungleichheiten der einzelnen Dimensionen Folgen der Scheerendifferenzirung seien, da ja bereits die Gewichtsverschiedenheit der Scheeren sehr wohl zu Ungleichheiten der einzelnen Merkmale auf den beiden Körperseiten Anlass geben könnte. War diese Annahme richtig, so stand zu erwarten, dass auch ihre individuellen Unterschiede, im Gegensatz zu anderweitigen Befunden, korrelativ von einander abhängig seien. Auf diesen Punkt also richteten sich die Untersuchungen, deren Resultate im Folgenden mitgetheilt werden sollen.

Herr Yerkes hatte die grosse Liebenswürdigkeit, mir auf meine Bitte seine handschriftlichen Messungstafeln, welche 400 *R*- und 400 *L*-Thiere enthalten, leihweise zu überlassen. Die auf 0·1 mm. ausgeführten Einzelmessungen derselben fasste ich zu solchen von 0·5 mm. Varianteneinheit derart zusammen, dass z. B. 7·3—7·7 mm. = 7·5 mm. = $15 \frac{\text{mm.}}{2}$, 7·8—8·2 mm. = 8·0 mm. = $16 \frac{\text{mm.}}{2}$

gesetzt wurden, und berechnete aus den so entstandenen reducierten Variationsreihen deren Bestimmungswerte sowie die Korrelationskoeffizienten der paarigen Merkmale. Aus den für die Berechnung der letzteren nothwendigen Kombinations-schemata ergaben sich durch einfache Auszählung die absoluten Differenzreihen der bilateral-homologen Merkmalpaare (s. Anhangstab.), deren Bestimmungswerte zu denen der beiden Variationsreihen der Einzelmerkmale I und II in folgenden einfachen Beziehungen stehen:

$$\begin{aligned} A_D &= A_I - A_{II}, \quad \sigma_D = \sqrt{\sigma_I^2 + \sigma_{II}^2 - 2\rho \sigma_I \sigma_{II}}, \\ \beta_{3D} &= \frac{\Sigma(x_I^3) - \Sigma(x_{II}^3) - 3 \Sigma(x_I^2 x_{II} - x_I x_{II}^2)}{n(\sigma_I^2 + \sigma_{II}^2 - 2\rho \sigma_I \sigma_{II})^{\frac{3}{2}}}, \\ \beta_{4D} &= \frac{\Sigma(x_I^4) + \Sigma(x_{II}^4) + 6 \Sigma(x_I^2 x_{II}^2) - 4 \Sigma(x_I^3 x_{II} + x_I x_{II}^3)}{n(\sigma_I^2 + \sigma_{II}^2 - 2\rho \sigma_I \sigma_{II})^2}. \end{aligned}$$

Die benannten Bestimmungswerte (A und σ) der Variations- und der Differenzreihen sind, wie die Varianten derselben, im Folgenden stets in der Varianteneinheit $u = 0.5$ mm. ausgedrückt.

Die Berechnung der Korrelationskoeffizienten erfolgte nach Bravais' Formel in Pearson's Vereinfachung des Rechenprozesses

$$\rho = \frac{\Sigma(x_I x_{II})}{n \sigma_I \sigma_{II}} = \frac{\frac{1}{n} \Sigma([V - V_0]_I \cdot [V - V_0]_{II}) - V_I V_{II}}{\sigma_I \sigma_{II}},$$

wo $x_I = (V - A)_I$ und $V_I = \frac{1}{n} \Sigma(V - V_0)_I$.

Die Beziehung zwischen ρ , σ_D , σ_I und σ_{II} diente zur Kontrolle der vorherigen Rechnung nach der Formel

$$\rho' = \frac{\sigma_I^2 + \sigma_{II}^2 - \sigma_D^2}{2\sigma_I \sigma_{II}}.$$

Häufig stimmten die für ρ und ρ' gefundenen Werthe noch auf fünf Dezimalen überein und niemals erreichte die Differenz derselben eine Einheit der vierten Dezimalstelle. Ihr wahrscheinlicher Fehler nach der Formel

$$p \cdot \Sigma_p = \frac{(1 - \rho^2) \cdot 0.67449}{\sqrt{n}}$$

ermittelt, wurde den einzelnen Korrelationskoeffizienten hinzugefügt. Sämmtliche für die vorliegende Arbeit in Betracht kommende Kombinationsschemata (30) sind bei dem Herausgeber dieser Zeitschrift hinterlegt.

Da zwischen der Totallänge und der Orbitofrontalbreite sehr hohe Korrelation besteht, nämlich für

	Rechtshändige	Linkshändige
ρ	0.91711 ± 0.00536	0.90085 ± 0.00636

so benutzte ich diese beiden Dimensionen gleichzeitig, um das Material in drei Grössengruppen zu zerlegen, für deren mittlere T 23 bis $26 \frac{\text{mm.}}{2}$, F 30 bis $32 \frac{\text{mm.}}{2}$ inclusive beträgt. Ein Uebergreifen der kleinsten Gruppe mit einer dieser Dimensionen in das Gebiet der grössten oder umgekehrt fand in Folge der bedeutenden Korrelation nicht statt.

Soweit bisher statistische Untersuchungen bilateral-homologer Merkmalpaare vorliegen, ergeben dieselben ausnahmslos unvollständige Korrelation variabler Merkmale. Hieraus und aus den Beziehungen der Bestimmungswerte der Differenzreihe zu denen der Variationsreihen der Einzelmerkmale folgt, dass der Grad der individuellen Asymmetrie variabel ist, dass also neben symmetrischen stets auch asymmetrische Individuen hinsichtlich des Merkmalpaares auftreten müssen. Die Kollektiv-Symmetrie eines Merkmalpaares kann daher nicht wohl auf dem "spiegelbildlich gleichen Verhalten der beiden Körperseiten zu einander" beruhen, sondern sie ist, wie in [1.] gezeigt, definiert durch eine symmetrische Differenzreihe mit dem Mittel Null. Ist nun eine Differenzreihe um Null als Mittel symmetrisch, so ist auch ihr Centralwerth gleich Null, folglich sowohl die Anzahl als auch die Summe der positiven gleich der der negativen Differenzen, wenn letztere ihrem absoluten Zahlenwerth nach gerechnet werden. Für dies Verhalten aber haben wir als einfachen Ausdruck den *Asymmetrieindex* der Differenzreihe

$$\alpha = \frac{\Sigma(f') \cdot \Sigma(D') - \Sigma(f'') \cdot \Sigma(D'')}{n[\Sigma(D') + \Sigma(D'')]} = 0,$$

wo mit f' und D' Frequenz- resp. Differenzwerthe des positiven, mit f'' und D'' die entsprechenden Werthe des negativen Abschnittes der Differenzreihe bezeichnet sind. Existieren dagegen nur positiv oder nur negativ asymmetrische, aber keine symmetrischen Individuen, so wird $\alpha = \pm 1$, d. h., es liegt vollkommene positive oder negative Asymmetrie des Merkmalpaares bei der untersuchten Individuengemeinschaft vor. Das Vorzeichen des Asymmetrieindex entspricht den bei bilateralen Organismen denkbaren einander entgegengesetzten Möglichkeiten der Kollektiv-Asymmetrie, z. B. rechts- oder linksseitig, oder, in unserem Falle, auf der Kampf- oder der Fressscheerenseite überwiegende Entwicklung der homologen Merkmale. Der Asymmetrieindex* stellt somit den kürzesten Ausdruck der Kollektiv-Asymmetrie eines Merkmalpaares bei einer Individuengemeinschaft dar.

* Rechnungsbeispiel: Absolute Differenzen der Lateralränder bei den Rechtshändern. (Of. Anhangstab.)

$$\begin{array}{cccccc} D = Md - Ms: & -1 & 0 & 1 & 2 & 3 \\ f: & 1 & 63 & 310 & 23 & 3 \end{array}$$

$$\Sigma(D') = 310 \times 1 + 23 \times 2 + 3 \times 3 = 365, \quad \Sigma(f') = 336,$$

$$\Sigma(D'') = 1, \quad \Sigma(f'') = 1, \quad n = 400,$$

$$\alpha = \frac{336 \times 365 - 1 \times 1}{400 \times 366} = \frac{122639}{146400} = 0.83770.$$

Da die Variationsreihen der untersuchten Merkmale gegenüber den in Yerkes' Arbeit angeführten ([2.], p. 42 Tab. I u. Figg. 1—12) durch die Reduktion der Messungen auf 0·5 mm. etwas verändert erscheinen, gebe ich zunächst eine Zusammenstellung ihrer Bestimmungswerthe, nämlich ihr arithmetisches Mittel (A), ihren Variabilitätsindex (σ), beides in halben Millimetern als der Varianten-einheit ausgedrückte Zahlen, ihren dritten* (β_3) und ihren vierten Momentquotienten (β_4), welche unbenannte Zahlen sind. Ferner habe ich die Quartilwerthe Q_1 und Q_3 , deren arithmetisches Mittel q , und den Medianwerth M für Totallänge und Orbitofrontalbreite aufgeführt.

TABELLE I.

R , L , = rechtshändige resp. linkshändige Thiere. s (sinister), d (dexter) = linke oder rechte Körperhälfte.

			A	σ	β_3	β_4	δ
Dimensionen des Panzers	Medianlänge (T)	R	24·48750	1·76489	0·57873	3·46339	—
		L	24·45000	1·82414	0·47809	3·36645	—
	Orbitofrontalbreite (F) ...	R	31·44250	2·24537	0·73608	3·42996	—
		L	31·26750	2·44457	0·58306	3·32595	—
	Lateralränder (M) ...	R	16·76750	1·46234	0·54573	3·21308	} 25·11°/.
		s	17·67750	1·54386	0·60112	3·45931	
		L	17·37750	1·57321	0·49973	3·38461	} 25·18°/.
		s	17·37750	1·57321	0·49973	3·38461	
		d	16·54250	1·47587	0·64010	3·37943	
		d	16·54250	1·47587	0·64010	3·37943	
Meropoditenlänge des 1. Gangbeinpaars (G) ...	R	s	14·22750	1·25329	0·63178	3·29739	} 29·17°/.
		d	15·14500	1·39247	0·57075	3·39429	
		L	15·11250	1·49159	0·52587	3·25918	} 30·84°/.
		d	13·95750	1·32125	0·40979	3·11063	
	L	d	13·95750	1·32125	0·40979	3·11063	
Dimensionen des Scheerenpaars	Meropoditenlänge (Ch)	R	11·08750	1·02462	0·45204	2·96605	} 97·88°/.
		d	17·50500	1·59540	0·39896	3·09451	
		L	17·27000	1·68288	0·34230	3·25285	} 98·03°/.
		d	10·59500	1·02761	0·42801	3·23408	
		s	6·09750	0·63482	0·32710	3·48979	} 100·00°/.
	Carpoditenlänge (C)	R	14·23750	1·50036	0·60851	4·09883	
		d	13·72000	1·38802	0·35723	3·29010	} 100·00°/.
		L	5·94000	0·66813	0·32044	3·07763	
		d	5·43750	0·54872	0·29404	2·26207	} 100·00°/.
	Propoditenlänge (P)	R	18·45500	1·89023	— 0·06681	3·72480	
		d	18·05750	1·82049	— 0·04050	3·22911	} 100·00°/.
		L	5·50750	0·59156	— 0·01074	2·53760	
		d	5·50750	0·59156	— 0·01074	2·53760	

* $\beta_3 = \frac{\sum(x^3)}{n\sigma^3} = \pm \sqrt{\beta_1}$ (Pearson).

ANHANG ZUR TABELLE I.

Erste und dritte Quartilwerthe (Q_1 u. Q_3), sowie deren Mittelwerth (q), und Medianwerthe (M) der Panzerlänge und Orbitofrontalbreite.

		Q_1	M	Q_3	q
Panzerlänge (T)	$\left. \begin{array}{l} R \\ L \end{array} \right\}$	23-20623	24-24545	25-57547	1-15462
		23-21429	24-24074	25-59434	1-19003
Orbitofrontalbreite (F)	$\left. \begin{array}{l} R \\ L \end{array} \right\}$	29-92169	31-09770	32-45588	1-26710
		29-72989	30-94000	32-46667	1-36839

Die Durchschnittswerthe fast sämtlicher untersuchten Merkmale sind bei den rechtshändigen Thieren grösser, als bei den linkshändigen; die einzige Ausnahme bildet der Propodit der Fressscheere. Die Durchschnittswerthe aller paarigen Merkmale sind auf der Seite der Kampscheere grösser, als auf der der Fressscheere.

Die Variabilität der Merkmale ist meistens bei den linkshändigen Thieren bedeutender; Ausnahmen bilden der Carpopodit der Kampscheere und vielleicht auch ihr Propodit. Wie die Durchschnittswerthe der paarigen Merkmale, so sind auch ihre Variabilitätsindizes stets grösser auf der Seite der Kampscheere.

Die dritten Momentquotienten sind meistens positiv; negativ nur für die Propoditenlänge der Kampscheere bei Rechts- und Linkshändern, sowie vielleicht bei letzteren für die der Fressscheere, wo er jedoch kaum von Null verschieden ist. Ihrem absoluten Werth nach bleiben sie sämtlich unter 0.65, sind also nur klein. Bestimmte Grössenbeziehungen hinsichtlich ihrer bei Rechts- und Linkshändern, sowie auf den homodynamen Körperseiten bestehen nicht, obwohl sie im allgemeinen bei rechtshändigen etwas höher sind als bei linkshändigen Thieren.

Die vierten Momentquotienten sind meistens bei den Rechtshändern grösser, als bei den Linkshändern; ausgenommen sind hiervon diejenigen des Lateralrandes auf der Seite der Fressscheere und der beiderseitigen Scheerenmeropoditen. Die der paarigen Merkmale sind stets auf der Seite der Kampscheere grösser, stimmen also hierin mit dem Verhalten von A und σ überein.

Die Variationsgebiete der Lateralränder und die der Meropoditenlängen des zweiten Beinpaares fallen weitgehend zusammen, wie aus der verhältnissmässig kleinen prozentualen Differenzfläche ihrer Variationspolygone hervorgeht. Die der chelaren Meropoditenlängen greifen noch ein wenig ineinander über, während jene der übrigen bilateral-homologen Merkmale vollständig getrennt sind. Demnach erscheint bei dem vorliegenden Material das gemeinsame Variationsgebiet zweier bilateral-homologer Merkmale um so grösser, je näher dieselben einander am Körper der Thiere liegen.

Parallel zu dem letzterwähnten Verhalten geht das der Korrelationsintensität zwischen den paarigen Merkmalen. Ihre nachstehend aufgeführten stets positiven

Korrelationskoeffizienten schwanken zwischen 0.95 (Laterallränder) und 0.47 (chelare Propoditen), also innerhalb eines weiten Spielraumes, bald bei Rechts-, bald bei Linkshändern etwas überwiegend. Die Beziehung der Korrelationsintensität zur räumlichen Anordnung der bilateral-homologen Merkmale erscheint mir besonders beachtenswerth.

TABELLE II.

Korrelationskoeffizienten zwischen rechter und linker Körperseite.

R=rechtshändige, *L*=linkshändige Thiere.

	<i>R</i>	<i>L</i>
Laterale Panzerränder	0.94678 ± 0.00349	0.94976 ± 0.00330
Meropoditenlänge des		
1. Gangbeinpaares }	0.91796 ± 0.00531	0.87901 ± 0.00767
Meropoditenlänge ...	0.75447 ± 0.01453	0.78895 ± 0.01276
Scheeren { Carpopoditenlänge ...	0.69750 ± 0.01732	0.69895 ± 0.01725
Propoditenlänge ...	0.47333 ± 0.02617	0.54861 ± 0.02357

Beim Vergleich der Bestimmungswerte der Differenzreihen ergibt sich Folgendes:

TABELLE III.

Differenzreihen.

R, L=rechtshändige resp. linkshändige Thiere. *D*=Differenzen.

	Laterale Panzerränder (<i>M</i>)		Meropoditenlänge d. 1. Gangbeins (<i>G</i>)		Meropoditenlänge d. Scheeren (<i>Ch</i>)		Carpoditenlänge d. Scheeren (<i>C</i>)		Propoditenlänge der Scheeren (<i>P</i>)	
	<i>D</i>		<i>D</i>		<i>D</i>		<i>D</i>		<i>D</i>	
	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>
<i>A</i>	0.91000	0.83500	0.91750	1.15500	6.41750	6.67500	8.14000	7.78000	13.01750	12.55000
<i>σ</i>	0.49689	0.49272	0.55290	0.71132	1.06216	1.07674	1.15126	1.03759	1.70065	1.57560
<i>β₁</i>	0.06026	0.03896	-0.02236	-0.23337	-0.34074	-0.16845	0.32505	0.03241	-0.60675	-0.48127
<i>β₂</i>	5.99735	7.51097	4.48052	5.26774	3.71957	3.57525	3.88292	3.75459	4.52343	4.31115
Asymmetrie-Index	0.83770	0.79263	0.81320	0.87238	1.00000	1.00000	1.00000	1.00000	1.00000	1.00000

Die Durchschnittswerte der Differenzreihen überwiegen bei den Rechtshändern in allen Fällen mit Ausnahme der Meropoditenlängen des Scheeren- und des zweiten Beinpaars. Da alle gemessenen Dimensionen auf der Seite der Kampfscheere die grösseren Durchschnittswerte ergeben, so sind sie stets positiv.

Ihre Variabilitätsindizes verhalten sich bei links- und rechtshändigen Thieren wie die Durchschnittswerte.

Die dritten Momentquotienten sind positiv für M und C , negativ für G , Ch und P . Ihrem absoluten Zahlenwerth nach sind sie überall bei den rechts-händigen Thieren grösser, ausser für G . Sie sind meistens kleiner, als die korrespondierenden Werthe der Einzelmerkmale.

Die vierten Momentquotienten sind für die drei Paare der Scheerendimensionen grösser bei den rechts-, für die beiden anderen Merkmalpaare bei den links-händigen Thieren, und stets grösser als die korrespondierenden Werthe der Einzelmerkmale.

Die Asymmetrieindizes betragen für die drei paarigen Scheerendimensionen in Folge ihrer nahezu oder vollkommen auseinander fallenden Variationsgebiete stets Eins; die Kollektiv-Asymmetrie dieser Merkmalpaare ist demnach vollständig. Für die Lateralränder und die Meropoditen des zweiten Beinpaares ergeben sich echte Bruchwerthe, die bei Rechts- und Linkshändern etwas verschieden ausfallen.

Die Symmetrieverhältnisse der einzelnen Merkmalpaare werden durch das Wachsthum der Thiere derart beeinflusst, dass die Differenzen der bilateral-homologen Merkmale mit zunehmendem Alter an Grösse zunehmen. Die paarigen Merkmale wachsen also ungleich rasch, je nachdem sie sich auf der Seite der Fress- oder der Kampfscheere befinden, und zwar schneller auf der Seite der letzteren. Es muss daher zwischen den absoluten Differenzreihen positive Alterskorrelation bestehen.

Untersucht man die *Abhängigkeit der Kollektiv-Asymmetrie* der unvollständig asymmetrischen Merkmalpaare M und G von der hier als primär betrachteten Asymmetrie der Scheerenentwicklung, nämlich der Rechts- und Linkshändigkeit, nach dem von Pearson ([3.] pp. 435—436) für nicht numerische Merkmale angegebenen Verfahren*, so erhält man

$$\text{für } M \quad \rho = 0.95933 \pm 0.00269$$

$$\text{„ } G \quad \rho = 0.97302 \pm 0.00180$$

also nahezu vollkommene Abhängigkeit.

Für die Merkmalpaare mit vollständiger Asymmetrie ist natürlich auch diese Abhängigkeit eine vollkommene; man findet für sie stets den Werth $\rho = 1$.

Zum Vergleich füge ich die bisher unveröffentlichten korrespondierenden Werthe für paarige Merkmale zweier anderer asymmetrisch differenzierter Thierarten hier bei:

* Rechnungsbeispiel: $D(M)$. Cf. Anhangstabelle.

$D: -4 \quad -3 \quad -2 \quad -1 \quad 0 \quad 1 \quad 2 \quad 3 \quad \Sigma$											$-4 \text{ bis } C$	$C \text{ bis } 3$	Σ
f	$\left. \begin{array}{l} L \\ R \end{array} \right\}$	1	0	14	303	81	1		400		863.56	86.44	400
					1	63	810	23	8	400	86.44	863.56	400
$\Sigma (L+R)$		1	0	14	304	144	811	23	8	800	Σ	400	800

$$C = -0.5 + \frac{81}{144} = 0.06250 \quad \rho = \sin 860^\circ \cdot \frac{163.56}{800} = 0.95933.$$

a. *Pleuronectes flesus* L. 1060 rechts- und 60 linksäugige ($\sigma^7 + \text{♀}$) Individuen.

	ρ	α	
		R	L
Gesamtzahl der Brustflossenstrahlen	0.80530	0.60443	— 0.58333
Zahl der Brustflossen-Theilstrahlen	0.99782	0.97778	— 0.98305
Gesamtzahl der Bauchflossenstrahlen	0.07811	0.01957	— 0.08333
Zahl der Bauchflossen-Theilstrahlen	0.54902	0.32600	— 0.37424
Endigungsstelle der Supraoccipitaläste der Seitenlinien	0.34170	0.12403	— 0.32305

b. *Eriphia spinifrons* Herbst. 694 rechts- und 255 linkshändige σ^7 .
544 „ „ 206 „ „ ♀ .

	ρ	
	σ^7	♀
Zahl der Anterolateraldornen	0.01257	0.01885
„ „ Infraorbitaldornen	0.07533	0.10661
„ „ Facialdornen	— 0.01571	— 0.01571
„ „ Frontaldornen	0.05338	0.09411
„ „ Suprafrontaldornen	0.04711	0.00940

Die Asymmetrieindizes dieser Merkmalpaare liegen sämtlich zwischen +0.1 und — 0.1.

Aus den unter a und b aufgeführten Werthen ergibt sich, dass die Kollektiv-Asymmetrie verschiedener bilateral-homologer Merkmalpaare von der jeweils als primär betrachteten bilateralen Differenzierung in ausserordentlich ungleichem Maasse abhängig ist, ferner, dass der Grad dieser Abhängigkeit bei unvollständiger Kollektiv-Asymmetrie eines Merkmalpaares zwar im allgemeinen konform, jedoch nicht proportional dem Grade der letzteren (dem Asymmetrieindex) zunimmt.

Die gegenseitige Abhängigkeit der individuellen Symmetrieverhältnisse der verschiedenen Paare bilateral-homologer Merkmale von einander ergibt sich aus den korrelativen Beziehungen ihrer Differenzreihen. Hinsichtlich letzterer sind drei einander ausschliessende Möglichkeiten denkbar:

1. Mit überdurchschnittlicher Asymmetrie eines Merkmalpaares ist überdurchschnittliche eines anderen individuell verbunden und vice versa. Dies Verhalten würde seinen Ausdruck in positiver Korrelation der Differenzreihen finden.

2. Mit überdurchschnittlicher Asymmetrie eines Merkmalpaares ist unterdurchschnittliche eines anderen verbunden und umgekehrt. Individuelle Asymmetrien verschiedener Merkmalpaare gleichen sich gegenseitig aus. Hierbei würde negative Korrelation der Differenzreihen bestehen.

3. Der individuelle Grad der Asymmetrie eines Merkmalpaares ist unabhängig von demjenigen des anderen. Es besteht keine Korrelation zwischen ihren Differenzreihen.

Die wenigen, ausschliesslich von mir angestellten Untersuchungen an verschiedenartigem Material ergaben bisher übereinstimmend auffällig niedrige Korrelationskoeffizienten der Differenzreihen bilateral-homologer Merkmalpaare.

1. *Acerina cernua* L. (692 ♀).

Seitliche Kopf- und Mandibellängen in Procenten der Totallänge	ρ_D 0.10775 ± 0.02536

2. *Pleuronectes flesus* L. (1060 rechtsäugige ♂ + ♀).

Gesamt- und Theilstrahlzahlen der Brustflossen	0.11104 ± 0.02092
" " " " Bauchflossen	0.01330 ± 0.02077
Gesamtstrahlzahlen der Brust- und der Bauchflossen	0.01359 ± 0.02076
Theilstrahlzahlen der Brust- und der Bauchflossen	-0.04125 ± 0.02121
Gesamtstrahlzahlen der Brust- und Theilstrahlzahlen der Bauchflossen	0.07154 ± 0.02068
Theilstrahlzahlen der Brust- und Gesamtstrahlzahlen der Bauchflossen	-0.03568 ± 0.02120

3. *Eriphia spinifrons* Herbst (Rechtshänder; 694 ♂ und 544 ♀).

Differenzreihen der beiderseitigen Dornzahlen	
der Anterolateral- und der Infraorbitalränder	♂: -0.00024 ± 0.02583 ♀: 0.00345 ± 0.02911
der Infraorbital- und der Frontalränder	♂: 0.04880 ± 0.02584 ♀: 0.08088 ± 0.02908
der Frontalränder und der Suprafrontalleisten	♂: 0.00966 ± 0.02583 ♀: -0.06765 ± 0.02897

Somit besteht bezüglich dieser Merkmalpaare, die mit Ausnahme der beiden ersten (*Acerina*) keinen wesentlichen Altersveränderungen ausgesetzt sind, nur sehr geringe oder—in den weitaus meisten Fällen—keine mit Sicherheit nachweisbare Korrelation ihrer Differenzreihen, d. h. die individuellen Symmetrieverhältnisse der verschiedenen bilateral-homologen Merkmalpaare sind von einander unabhängig*.

* Durch Entwicklung des Ausdrucks

$$(a) \quad \rho_D = \frac{\sum (\chi_{DI} \chi_{DII})}{n \sigma_{DI} \sigma_{DII}} = \frac{\sum (\chi_{AI} - \chi_A) (\chi_{AII} - \chi_A)_{II}}{n \sigma_{DI} \sigma_{DII}}$$

erhält man

$$(b) \quad \rho_D = \frac{\rho_{AIIII} \sigma_{AII} \sigma_{AII} - \rho_{AIIII} \sigma_{AII} \sigma_{AII} - \rho_{AIIII} \sigma_{AII} \sigma_{AII} + \rho_{AIIII} \sigma_{AII} \sigma_{AII}}{\sqrt{(\sigma_A^2 + \sigma_A^2 - 2\rho_{AA})_I \cdot (\sigma_A^2 + \sigma_A^2 - 2\rho_{AA})_{II}}},$$

wobei I und II die Merkmalpaare, deren Differenzreihen kombiniert sind, bezeichnen. Dieser Ausdruck ergibt zunächst dann von Null abweichende (positive oder negative) Werthe, wenn die Variabilität der Merkmale beider Paare beträchtlich auf den beiden Körperseiten differiert. Ist die Variabilität der homologen Merkmale auf beiden Körperseiten gleich, so reduziert sich obiger Ausdruck auf die Form

$$(c) \quad \rho_D = \frac{\rho_{AIIII} - \rho_{AIIII} - \rho_{AIIII} + \rho_{AIIII}}{\sqrt{(1 - \rho_I)(1 - \rho_{II})}}$$

Bei dem vorliegenden Material ist nun von vorn herein stärkere Korrelation zwischen den Differenzreihen deshalb zu erwarten, weil die individuellen Differenzen der paarigen Merkmale mit der Grössenzunahme der Thiere wachsen. Ich habe diesen Umstand einstweilen nur an zwei Kombinationen solcher Merkmalpaare geprüft, deren Beziehungen ein besonderes Interesse boten. Die eine derselben enthält die metamer-homologen Meropoditenlängen der Scheeren und der vorderen Schreitbeine (*Ch* und *G*), die andere die Merkmalpaare stärkster Asymmetrie (*C* und *P*). Ausser den Korrelationskoeffizienten der Differenzreihen (ρ_D) wurden auch diejenigen der Einzelmerkmale ermittelt.

TABELLE IV.

	<i>R</i>		<i>L</i>	
	<i>Chs</i>	<i>Chd</i>	<i>Chs</i>	<i>Chd</i>
<i>Gs</i>	0.80217	0.82526	0.84841	0.79955
	± 0.01202	± 0.01076	± 0.00948	± 0.01217
<i>Gd</i>	0.79660	0.84257	0.83269	0.80305
	± 0.01182	± 0.00978	± 0.01037	± 0.01198
ρ_D	0.17358 ± 0.03721		0.18654 ± 0.03255	
	<i>Cs</i>	<i>Cd</i>	<i>Cs</i>	<i>Cd</i>
<i>Ps</i>	0.61676	0.56311	0.83941	0.63589
	± 0.02090	± 0.02303	± 0.00985	± 0.02009
<i>Pd</i>	0.59847	0.83549	0.61757	0.64632
	± 0.02162	± 0.01018	± 0.02080	± 0.01964
ρ_D	0.71636 ± 0.01715		0.67041 ± 0.01857	

Die Kollektiv-Asymmetrie des untersuchten Materials findet auch in dem Verhalten der zusammengehörigen Tetraden von Korrelationskoeffizienten der nicht homologen paarigen Einzelmerkmale ihren Ausdruck. Bei Symmetrie sind in der Regel die Korrelationskoeffizienten von derartigen Merkmalen derselben Körperseite einander gleich und meistens höher als die von solchen entgegengesetzter Körperseiten, welche ihrerseits wiederum gleich sind. Im vorliegenden

und ergibt merkbare Werthe nur dann, wenn ein Unterschied der korrelativen Beziehungen zwischen den nicht homologen Merkmalen derselben und den nicht homologen Merkmalen entgegengesetzter Körperseiten besteht.

Nach Formel (b) finde ich für ρ_D unserer Beispiele

$$\begin{array}{ll}
 G : Ch & C : P \\
 R \ 0.17860 & 0.71636 \\
 L \ 0.18656 & 0.67041.
 \end{array}$$

Die Korrelation des ersten Falles wird wesentlich durch den Unterschied der Variabilität der homologen Einzelmerkmale auf den beiden Körperseiten, die des zweiten sowohl hierdurch, als auch durch die Verschiedenheit der korrelativen Beziehungen der nicht homologen Einzelmerkmale bedingt.

Falle finden wir zwar, dass die höchste Korrelation zwischen den Merkmalen der Kampfscheerenseite besteht, dass aber diejenige zwischen den Merkmalen der Seite der Fressscheere nicht oder kaum höher ist, als die zwischen Merkmalen entgegengesetzter Körperseiten. Die beiden Paare metamer-homologer Merkmale stehen in engerer Korrelation, als die einander unmittelbar benachbarten Paare nicht-homologer Dimensionen der Scheerenglieder.

Das Gesamtergebnis unserer Untersuchungen der Symmetrieverhältnisse der verschiedenen bilateral-homologen Merkmalpaare von *Gelasimus pugilator* lässt sich etwa folgendermassen ausdrücken:

Die Kollektiv-Asymmetrie der einzelnen bilateral-homologen Merkmalpaare, welche ihren Ausdruck in den Asymmetrieindizes findet, hängt de facto gänzlich von der als primär betrachteten, als "Rechts-" oder "Linkshändigkeit" bezeichneten Differenzierung der durch die Medianebene getrennten Körperhälften ab. Trotzdem stehen die individuellen Unterschiede der einzelnen Merkmalpaare in nur schwacher oder in mittlerer Korrelation zu einander.

Demnach entwickeln sich die untersuchten bilateral-homologen Merkmale auf den beiden seitlichen Körperhälften in hohem Grade verschieden. Dies ist jedoch nicht die Folge eines die beiden individuellen Körperhälften gemeinschaftlich in dem Sinne beeinflussenden Prozesses, dass die Grösse der Unterschiede eines Merkmalpaares diejenige von solchen anderer reguliert, denn die individuellen Symmetrieverhältnisse der einzelnen Merkmalpaare sind ja von einander entweder unabhängig oder in nur mässigem Grade abhängig. Kollektiv-Symmetrie oder -Asymmetrie ist die Folge grösserer oder geringerer Ähnlichkeit des Entwicklungsganges der beiden homologen Körperhälften, deren einzelne Merkmale individuell variabel sind. Je ähnlicher die Variationsreihen der homologen Merkmale, je höher die gewöhnlich zwischen ihnen bestehende, positive Korrelation, desto grösser allerdings die Wahrscheinlichkeit, hinsichtlich ihrer vollkommen symmetrische Individuen anzutreffen. Doch steht die Grösse des individuellen Unterschiedes eines Merkmalpaares für gewöhnlich überhaupt nicht im Zusammenhang mit der eines anderen, und auch bei dem vorliegenden Material nur mittelbar, auf Grund besonderer mechanischer und trophischer Bedingungen.

Zum Schlusse möchte ich nicht verfehlen, Herrn Robert M. Yerkes auch an dieser Stelle meinen verbindlichen Dank für die lebenswürdige Bereitwilligkeit auszusprechen, mit der er mir sein interessantes Material zur Benutzung überliess.

LITTERATUR.

1. G. DUNCKER. Variation und Asymmetrie bei *Pleuronectes flesus* L. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. III. (Helgoland), pp. 333—404, Tafel XI—XIV. 1900.
2. R. M. YERKES. A Study of Variation in the Fiddler-Crab (*Gelasimus pugilator* Latr.). Proc. Amer. Acad. Arts Sc. Vol. XXXVI. pp. 417—422. (Contrib. Zool. Lab. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. No. 119.)
3. K. PEARSON. The Grammar of Science. 2nd ed. London, 1900.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Bei den Männchen der *Gelasimus*-Arten besteht eine ausgeprägte Differenzierung der beiden Scheeren nach Form und Grösse. Die grössere (Kampf-) Scheere kann der rechten oder der linken Körperseite angehören.

2. Die Untersuchungen von Yerkes an männlichen *Gelasimus pugilator* Latr. ergaben ungleiche Grössenverhältnisse nicht nur der korrespondierenden Scheerenglieder beiderseits, sondern auch der Lateralränder des Cephalothorax und der Meropoditen des zweiten Beinpaares, derart, dass sämtliche bilateral-homologen Dimensionen im Durchschnitt auf der Seite der Kampfscheere stets grösser als auf der Gegenseite sind.

3. Die Variabilität bilateral-homologer Dimensionen überwiegt auf der Seite der Kampfscheere.

4. Die Differenz zweier bilateral-homologer Dimensionen nimmt mit steigender Totallänge zu; es findet rascheres Wachsthum der auf der Seite der Kampfscheere befindlichen Organe statt.

5. Der wie bei bilateral-homologen Merkmalen überhaupt stets positive Korrelationskoeffizient der untersuchten Paare homologer Dimensionen ist um so grösser, je näher die gemessenen Organe einander liegen.

6. Die Scheerendimensionen verhalten sich vollständig, die übrigen zwar stark, aber unvollständig asymmetrisch. Erstere sind also ausnahmslos auf der Seite der Kampfscheere grösser als auf der der Fressscheere, während sich bezüglich letzterer vereinzelt auch symmetrische oder gegensätzlich asymmetrische Individuen finden.

7. Die Abhängigkeit der geschilderten Ungleichheiten der bilateral-homologen Merkmale von der Stellung der beiden Scheeren zu den Körperseiten (Rechts- und Linkshändigkeit) entspricht ihren Asymmetrieindizes. Sie ist nahezu vollständig bezüglich der Lateralränder und der Meropoditenlängen des zweiten Beinpaares, absolut bezüglich der bilateral-homologen Scheerendimensionen. Die Kollektiv-Asymmetrie der Formengemeinschaft ist demnach hinsichtlich der untersuchten Merkmalpaare so gut wie vollkommen.

8. Die Differenzreihen ergeben, da sie nach (4) in Wachsthumskorrelation stehen, bei dem vorliegenden Material höhere Korrelationskoeffizienten, als bei früheren Beobachtungen. Doch ist an den beiden einstweilen untersuchten Kombinationen derselben die Zunahme der Korrelationskoeffizienten nicht sehr bedeutend; insbesondere stehen trotz ihrer die individuellen Unterschiede der Meropoditenlängen des ersten und des zweiten Beinpaares in bemerkenswerth niedriger Korrelation.

9. Das Bestehen von Korrelation in den sub (8) genannten Fällen bildet eine Ausnahme von der sonst geltenden Regel, dass die individuellen Verschiedenheiten eines bilateral-homologen Merkmalpaares ihrer Grösse nach gänzlich

unabhängig von denen eines anderen erscheinen. Sie erklärt sich zum Theil durch Wachsthumskorrelation, zum Theil ist sie wahrscheinlich die Folge der ungleichen mechanischen und trophischen Bedingungen, welchen die paarigen Organe auf Grund der ausserordentlichen Grössendifferenzierung der beiden Scheerenbeine unterliegen.

10. Sind nun im vorliegenden Falle die Differenzen der verschiedenen bilateral-homologen Merkmalpaare auch nicht gänzlich unabhängig von einander, so genügt die Intensität ihrer korrelativen Beziehungen doch bei weitem nicht zur Erklärung ihrer nahezu resp. durchaus vollkommenen Kollektiv-Asymmetrie. In dieser Beziehung schliessen sich also die hier erhaltenen Befunde denen an, in welchen die individuellen Differenzen verschiedener paariger Merkmale überhaupt keine Abhängigkeit von einander aufweisen.

ANHANGSTABELLE

Differenzreihen ($u = 0.5$ mm.).

Differenzen	-2	-1	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Lateralränder des { <i>R</i>	—	1	63	310	23	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cephalothorax ... { <i>L</i>	—	1	81	303	14	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Meropoditenlängen d. { <i>R</i>	—	2	71	287	38	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1. Gangbeinpaares { <i>L</i>	2	4	39	252	91	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chelare Meropodi- { <i>R</i>	—	—	—	—	1	2	12	52	140	140	46	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
tenlängen ... { <i>L</i>	—	—	—	—	—	2	8	38	119	150	72	8	3	—	—	—	—	—	—	—	—
Chelare Carpopodi- { <i>R</i>	—	—	—	—	—	—	—	4	20	82	162	87	35	8	1	1	—	—	—	—	—
tenlängen ... { <i>L</i>	—	—	—	—	—	—	1	4	33	113	161	72	14	1	1	—	—	—	—	—	—
Chelare Propoditen- { <i>R</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0	3	11	13	31	65	118	100	31	21	4	1
längen ... { <i>L</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	3	10	27	44	88	133	53	29	9	1	—