

and related groups. Bull. Torrey Bot. Club **71**, 498–516 (1944). — 7. HAGERUP, O.: Studies on polyploid ecotypes in *Vaccinium uliginosum*. Hereditas **18**, 122–128 (1933). — 8. HARA, H.: *Vaccinium uliginosum* L. in Japan, with reference to variations in widespread northern species (2). J. Jap. Bot. **28**, 83–92 (1953). — 9. LONGLEY, A. E.: Chromosomes in *Vaccinium*. Science (n.s.) **66**, 566–568 (1927). — 10. LÖVE, A., and DORIS LÖVE: Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. Acta Horti Gotoburg. **20**, 65–290 (1956). — 11. LÖVE, A., and DORIS LÖVE: Taxonomic remarks on some American alpine plants. Univ. of Colorado Stud. Ser. in Biol. **17**, 1–43 (1965). — 12. NEWCOMER, E. H.: Chromosome numbers of some species and varieties of *Vaccinium* and related genera. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. **38**, 468–470 (1941). — 13. RITCHIE, J. C.: A natural hybrid

in *Vaccinium*. I. The structure, performance and chorology of the cross *Vaccinium intermedium* Ruthe. The New Phytol. **54**, 49–67 (1955a). — 14. RITCHIE, J. C.: A natural hybrid in *Vaccinium*. II. Genetic studies in *Vaccinium intermedium* Ruthe. The New Phytol. **54**, 320–335 (1955b). — 15. ROUSI, A.: Hybridization between *Vaccinium uliginosum* and cultivated blueberry. Ann. Agric. Fenn. **2**, 12–18 (1963). — 16. ROUSI, A.: Biosystematic studies on the species aggregate *Potentilla anserina* L. Ann. Bot. Fenn. **2**, 47–112 (1965). — 17. ROUSI, A.: The use of North-European *Vaccinium* species in blueberry breeding. IV. Congr. Eucarpia (1966, in print). — 18. SORSA, V.: Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten I. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A IV Biol. **58**, 1–14 (1962). — 19. STEBBINS, G. L., JR.: Variation and evolution in plants. New York 1950.

Hat J. G. MENDEL bei seinen Versuchen „zu genau“ gearbeitet? — Der χ^2 -Test und seine Bedeutung für die Beurteilung genetischer Spaltungsverhältnisse*

F. WEILING

Institut für landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn

Has J. G. MENDEL been “too accurate” in his experiments? The χ^2 test and its significance to the evaluation of genetic segregation

Summary. In a statistical analysis of GREGOR MENDEL's experiments R. A. FISHER (1936) expresses the opinion that from a statistical point of view MENDEL's experimental results are too exact. Assuming that MENDEL recognized the regularities of segregation already from his first seed counts in 1858, Fisher believes that further experimentation by MENDEL was only of demonstrative value. Several authors, f.i. C. Zirkle (1964) share this opinion.

However, FISHER and the other authors have overlooked that in judging F_3 analyses of MENDEL's experiments, when not seed characteristics were tested but plant traits that made raising an F_3 necessary, the number of progeny available for classification could hardly be equal to the 10 seeds planted or presumably planted, since one has to count on losses through poor germination, birds, or other causes. We show that with an assumed average number of 8 plants in these progenies the probability of agreement with expectation in all of MENDEL's experiments is numerically equal to the probability calculated from experiments with peas by CORRENDS (1900), TSCHER-MAK (1900), BATESON and KILLBY (1905), as well as by DARBISHIRE (1908, 1909), the latter totaled.

The too great seeming exactness of the experiments with peas could be explained in the following manner: The distribution of genetic segregation data, obviously different for each plant or animal species, is not binomial but “semirandom”, therefore the calculated χ^2 value will be too small.

We try to estimate the factor c by which the χ^2 value in experiments on peas is too small, and to determine the consequences of this fact to the validity of the χ^2 test. For comparison we point out results from similar investigations on several plant and animal species, again using data from the literature.

Einleitung

Im Jahre 1936 veröffentlichte R. A. FISHER einen Aufsatz unter dem Titel: „Ist MENDELs Arbeit eigent-

lich wiederentdeckt worden?“ In ihr geht er dem statistischen Gehalt der MENDELSchen Arbeit nach.

FISHER stellt fest, daß nicht nur MENDELS Zeitgenossen ihn nicht verstanden, da sie in seiner Arbeit nur eine Wiederholung bereits allgemein bekannter Kreuzungsergebnisse sahen, sondern daß auch die Wiederentdecker ihn nur insoweit begriffen, als ihnen der Stand der Forschung die Voraussetzungen für ein Verständnis gab.

A. Die statistischen Einwände gegen MENDELs Arbeit

Auch MENDEL gegenüber meldet FISHER Vorbehalte an. Er prüft die Frage, ob die Versuche in der Weise durchgeführt werden konnten, wie MENDEL sie geschildert hat, und kommt zur Feststellung, daß MENDELS Ausführungen zur Versuchsdurchführung zwar wörtlich genommen werden müssen. Indessen ergibt die mit Hilfe des χ^2 -Testes durchgeführte Prüfung, daß der Genauigkeitsgrad der Versuche zu hoch ist, andererseits MENDEL in zwei Fällen, nämlich bei der Beurteilung der F_3 -Spaltungen der mono- und trihybriden Kreuzungen von falschen Erwartungswerten ausgeht.

Die übergroße statistische Genauigkeit aller Versuche sowie der Umstand, daß die Übereinstimmung der beobachteten mit den auf Grund falscher Erwartung sich ergebenden Vergleichswerten gleichfalls eine recht gute ist, läßt ihn die Frage stellen, ob die angegebenen Zahlen echt seien. Zwar zweifelt FISHER die Ehrlichkeit MENDELS nicht an; aber er meint, MENDEL habe vielleicht eine Hilfe gehabt und diese habe möglicherweise in Kenntnis der erwarteten Werte die beobachteten Daten leicht frisiert. Da MENDEL ein guter Pädagoge gewesen sei, andererseits der Gedanke nahe liege, daß MENDEL bereits zu Beginn seiner Arbeit (etwa nach Auszählung der im Jahre 1858 im Verhältnis 3:1 spaltenden Samenmerkmale) die dem Vererbungsgeschehen zugrunde liegende Gesetzmäßigkeit erkannt habe, sei anzunehmen, daß

* Nach Vorträgen auf dem 13. Biometrischen Colloquium der Deutschen Region der Internationalen Biometrischen Gesellschaft in Mainz (31. 3. – 2. 4. 1966) und der II. Internationalen Berliner Tagung über Mathematische Statistik und ihre Anwendungen (Berlin 9. – 13. 5. 1966).

die Versuchsergebnisse für ihn mehr demonstrativen als realen Charakter gehabt hätten.

Strenger ist das Urteil ZIRKLES (1964), das sich wahrscheinlich auf die Untersuchung FISHERS stützt. Er schreibt:

„Einige moderne Statistiker haben mit den mathematischen Hilfsmitteln der modernen Statistik festgestellt, daß MENDELS Ergebnisse signifikant waren – allerdings ein wenig zu signifikant. Sie waren ein wenig zu gut, besser als wir sie rein auf Grund des Zufallsgeschehens erwarten können. Könnte der gute Pater MENDEL seine Ergebnisse nicht wohl ein wenig zurechtfrixiert haben? Könnte er nicht wohl einige etwas ungewöhnliche Zahlenverhältnisse unberücksichtigt gelassen haben?“

Auch DE BEER (1964) teilt in etwa diese Ansicht.

B. Prüfung der Einwände

Die Ausführungen FISHERS und ZIRKLES enthalten eine Kritik nicht nur der Arbeit, sondern auch der Persönlichkeit MENDELS, deren Abklärung von Bedeutung erscheint.

Wer MENDELS Arbeit sowie seine Briefe, die R. A. FISHER nicht berücksichtigt hat, nicht nur oberflächlich gelesen hat, dem fällt die Annahme schwer, MENDEL habe an seinen Daten irgendwie herumkorrigiert. Auch scheint die Annahme unwahrscheinlich, daß MENDEL beim Auszählen seiner Spaltungen eine Hilfskraft zur Verfügung gestanden hat. Da er besonders erwähnt, daß die Analyse der Trihybridkreuzung „unter allen Versuchen die meiste Zeit und Mühe in Anspruch“ nahm, so muß es unverständlich erscheinen, wenn er eine Hilfeleistung Dritter beim Auszählen nicht angibt, während er sonst alle wichtigen Umstände in seinen Angaben aufführt.

Ich wies bereits darauf hin, daß FISHER die Briefe MENDELS an NÄGELI nicht berücksichtigt hat. Dies erklärt, daß er sich bei der Rekonstruktion der Versuche um ein Jahr geirrt hat, indem er die Versuche 1857 statt 1856 beginnen läßt. Aber auch in zwei weiteren Punkten muß man FISHERS Ausführungen wohl vorsichtig aufnehmen, wie die weiteren Ausführungen zeigen werden.

Die entscheidende Frage, die wir uns zu stellen haben, scheint mir folgende zu sein: Inwieweit entsprechen die dem χ^2 -Test zugrunde liegenden Voraussetzungen den bei genetischen Spaltungen vorliegenden Verhältnissen.

1. Kurze Übersicht über MENDELS Versuche

Bevor wir dieser Frage näher treten, sei ein kurzer Überblick über die Versuche MENDELS gegeben:

MENDEL hat in seiner Arbeit mono-, di- und trihybride Kreuzungen analysiert. Bei den monohybriden Kreuzungen befassen sich die beiden ersten Versuche mit der Analyse von Samenmerkmalen (1. Samengestalt: rund – runzelig, 2. Samenfarbe: gelb – grün). Die Wahl dieser Merkmale war besonders geschickt, da sie nach einer Kreuzung bereits am reifen Samen, d. h. bereits in der gleichen Generation überprüfbar sind. Für die Analyse der F_2 und F_3 war unter diesen Umständen die Aufzucht relativ weniger F_1 - bzw. F_2 -Pflanzen erforderlich, da je

Pflanze im Durchschnitt etwa 30 Samen anfielen und damit eine Auslesewirkung nicht ins Gewicht fiel.

Die Versuche 3 bis 7 betreffen Merkmale der Pflanzengestalt und Blüte: 3. die Farbe der Samenschale (graubraun – weiß) bzw. die Blütenfarbe (violettrot – weiß); 4. die Gestalt der Hülsen (einfach gewölbt – eingeschnürt); 5. die Färbung der unreifen Hülse (grün – gelb); 6. die Stellung der Blüten (achsenständig – endständig); 7. die Länge der Sproßachse (lang – kurz).

Die Nachkommenschaftsanalyse der F_2 erfolgte sowohl bei Nachkommen der das rezessive wie der das dominante Merkmal aufweisenden Pflanzen. Während die ersten konstant blieben, traten bei den zweiten Spaltungen auf. Besondere Schwierigkeiten ergaben sich bei der Analyse der Pflanzenmerkmale (Versuch 3 bis 7). Hier war die Aufzucht einer F_3 erforderlich. Dabei mußte die Größe der einzelnen Nachkommenschaften aus Platzgründen beschränkt werden. MENDEL analysierte je Versuch 100 Nachkommenschaften, für deren Anzucht 10 Samen je Nachkommenschaft ausgelegt wurden. Dabei hatte er mit Ausleseeffekten, d. h. mit Nachkommenschaften zu rechnen, die infolge ihrer geringen Pflanzenzahl nicht aufspalteten, obwohl sie nicht erbrein waren.

Der Erwartungswert dieser Spaltungsverhältnisse betrug daher nicht 2:1, sondern, falls alle Samen aufgingen, 1,8874:1,1126.

Für die Dihybridkreuzung wählte MENDEL gleichfalls Samenmerkmale (Samengestalt rund – runzelig, Samenfarbe gelb – grün). Die F_3 -Analyse konnte somit an den Samen der F_2 -Pflanzen erfolgen, ohne daß merkliche Auslesewirkung zu berücksichtigen war. Die Pflanzen spalteten im Verhältnis 1:1:1:1:2:2:2:2:4.

Die Trihybridkreuzung berücksichtigte neben den eben genannten Samenmerkmalen die Farbe der Samenschale (graubraun – weiß) resp. die Blütenfarbe (violettrot – weiß). MENDEL, der wahrscheinlich an Hand der Blütenfarbe bonitierte, benötigte die F_3 . Er schreibt zwar nicht ausdrücklich darüber, bemerkt jedoch, daß dieser Versuch unter allen übrigen „die meiste Zeit und Mühe in Anspruch“ nahm. Dabei scheint die von R. A. FISHER gemachte Annahme berechtigt, daß er auch in diesem Falle je Nachkommenschaft 10 Samen auslegte. Entsprechend ist bei der Analyse ein Ausleseeffekt zu berücksichtigen.

Die Rückkreuzungen führte MENDEL reziprok und wiederum an Formen durch, die sich hinsichtlich ihrer Samengestalt und -farbe unterschieden.

Zur Demonstration der Variation der Spaltungsverhältnisse führt er überdies die 10 ersten Spaltungsverhältnisse der beiden ersten Versuche der monohybriden Kreuzung auf.

Die für die geschilderten Versuche erzielten Gesamt-Chi-Quadratwerte gibt FISHER in nachstehender Tabelle an (Tab. 1). Ein Ausleseeffekt ist dabei nicht berücksichtigt. Vielmehr sind die von MENDEL selbst aus den Versuchen gefolgerten theoretischen Spaltungsverhältnisse zugrunde gelegt. Die schlechteste Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Erwartung zeigt die F_3 -Analyse der monohybriden Kreuzung, und zwar bei den Pflanzenmerkmalen ($\chi^2 = 4,5750$, $P = 0,60$ bei 6 Freiheitsgraden). Das Gesamt- χ^2 aller Versuche beträgt 41,6056 mit 84

Tabelle 1. Prüfung der Spaltungen Mendels auf Übereinstimmung mit der Erwartung (nach R. A. FISHER 1936).

		Freiheitsgrade	χ^2	P
3:1-Verhältnisse	Samen-Merkmale	2	0,2779	0,95
	Pflanzen-Merkmale	5	1,8610	
2:1-Verhältnisse	Samen-Merkmale	2	0,5983	0,74
	Pflanzen-Merkmale	6	4,5750	
Bifaktorieller Versuch		8	5,1733	0,94
		8	2,8110	
Gameten-Verhältnisse		15	3,6730	0,9987
		26	15,3224	
Trifaktorieller Versuch	Gesamt	64	29,1186	0,99987
	Beispiel der Variation der Einzelpflanzen	20	12,4870	
	Gesamt	84	41,6056	0,99993

Freiheitsgraden. Ihm entspricht eine Wahrscheinlichkeit von 99,993%.

2. Beurteilung des MENDELSchen Zahlenmaterials

MENDEL legt bei der F_3 -Analyse der Versuche 3 bis 7 der monohybriden sowie der trihybriden Kreuzung falsche Erwartungswerte zugrunde, indem er den Ausleseeffekt nicht berücksichtigt. Nehmen wir mit FISHER an, ihm hätten je Nachkommenschaft 10 Pflanzen zur Verfügung gestanden, so hätte er damit rechnen müssen, daß $(0,75)^{10} = 5,63\%$ der Nachkommenschaften heterozygoter F_2 -Pflanzen als solche nicht erkannt werden konnten, da sie nicht aufspalteten. Legen wir das in diesem Falle zu erwartende Spaltungsverhältnis 1,8874:1,1126 zugrunde, so ergibt sich für alle Versuche ein Gesamt- χ^2 von 48,910 mit 84 Freiheitsgraden¹. Auch dieser Wert ist noch sehr signifikant ($P \sim 0,999$).

Es ist daher jetzt zu fragen: Inwieweit wird der χ^2 -Test den bei genetischen Spaltungen vorliegenden Verhältnissen gerecht?

a) Der χ^2 -Test und seine Bedeutung für die Beurteilung von Spaltungsverhältnissen. Die χ^2 -Verteilung stellt die Verteilung der Quadrate normal verteilter Daten dar. Spaltungszahlen sind jedoch in der Regel nicht normal, sondern binomial, nein, wir müssen feststellen, im Idealfall binomial verteilt.

Der Binomialverteilung liegt das „Urnensmodell mit Zurücklegen“ bei einem festen Verhältnis der in der Urne befindlichen Kugelarten zugrunde. Dieses Modell paßt jedoch auf genetische Spaltungsverhältnisse nur bedingt. Eine wesentliche Voraussetzung des Urnenmodells ist die gute Durchmischung der Kugeln, resp. die Forderung, daß die Wahl der Kugeln völlig zufällig erfolgt.

Die genetischen Spaltungsverhältnisse ergeben sich bei den Pflanzen auf Grund der Vereinigung bestimmter Pollenzellen mit bestimmten Eizellen. Damit das Urnenmodell anwendbar sei, muß diese Vereinigung völlig zufällig erfolgen.

Diese Bedingung ist hinsichtlich der Eizellen wohl erfüllt, da bei der Reifeteilung ohne Zweifel der Zufall darüber entscheidet, welches von verschiedenen Allelen jeweils in die Eizelle gelangt. Anders liegen die Verhältnisse dagegen im Androeceum. Hier gehen aus den Pollenmutterzellen normalerweise 4 Tetraden- und schließlich 4 Pollenzellen hervor, von denen bei Aufspaltung eines heterozygoten Merkmals Aa zwei Pollenzellen das Merkmal A, die restlichen zwei a erhalten. Entsprechend weist der Inhalt eines Pollenfaches einer heterozygoten Pflanze zur Hälfte A-, zur Hälfte a-Pollen auf. Diese sind jedoch keineswegs wie die Kugeln beim Urnenmodell gut durchmischt, sondern sie liegen, so wie sie entstanden sind, in Tetradenverbänden, d. h. sie werden in der Regel „halb zufällig“ geordnet sein.

Bei einigen Pflanzenspezies, z. B. Arten aus der Familie der Ericaceen, Apocynaceen, Asclepiadaceen und Juncaceen, ferner bei den Arten *Drosera*, *Anona*,

¹ Alle Berechnungen wurden mit Hilfe der Großrechenanlage IBM 7090 des Institutes für Instrumentelle Mathematik der Universität Bonn durchgeführt. Dem Direktor dieses Institutes, Herrn Professor Dr. UNGER, und seinen Mitarbeitern sei für bereitwillige Unterstützung verbindlichst gedankt.

Elodea, *Typha*, *Drimys* u. a. bleiben die reifen Pollen im Tetradenverband oder in größeren Gruppen von etwa 8 bis 64 Zellen (z. B. bei Mimosenarten) fest miteinander verbunden (MAHESHWARI 1950). Bisweilen wird gar der Inhalt eines ganzen Sporangiums, wie etwa bei gewissen Orchidaceen, auf die Narbe einer Blüte übertragen. Selbst wenn die Einzelpollen nicht fest miteinander verbunden sind, kleben sie in vielen Fällen mittels feiner Ölträpfchen zusammen. Oder sie haften evtl. mit einer warzig-stacheligen Exine aneinander. D. h., die bestäubende Biene trägt in solchen Fällen ganze Ballen oder Pakete nicht durchmischter Pollen von Blüte zu Blüte.

Gänzlich anders sind die Verhältnisse bei vielen windbestäubenden Pflanzen. Hier werden die Pollen im allgemeinen einzeln vom Winde verfrachtet.

Liegen mehrere Samenanlagen in einem Fruchtknoten zusammen, so wird die genetische Varianz natürlich kleiner sein, wenn zu Tetraden fest verbundene Pollen zur Bestäubung gelangen. Auch der von einem Pollenfach in Form lockerer Massen übertragene Pollen wird eine geringere genetische Varianz bedingen als etwa einzelne vom Wind zufällig übertragene Pollen.

Im χ^2 -Test, dessen allgemeine Form

$$\frac{\chi^2}{n} = \frac{s^2}{\sigma^2} \quad (1)$$

lautet, wird nun bei der Beurteilung von Spaltungsverhältnissen die Merkmals- resp. genetische Varianz zur Varianz einer Binomialverteilung in Relation gesetzt; d. h. bei Spaltung nach zwei Merkmalen lautet der χ^2 -Test:

$$\chi^2 = \frac{(x - Np)^2}{Np(1-p)}, \quad (2)$$

wobei N die Anzahl der Individuen der untersuchten Stichproben und p den erwarteten Anteil der Individuen mit dem gesuchten Merkmal darstellt.

Dieser Ansatz entspricht jedoch nicht den oben geschilderten biologischen Verhältnissen. Um diesen gerecht zu werden, haben wir unseren Test durch eine zunächst unbekannte Größe c zu erweitern. Wir schreiben:

$$\chi^2 = \frac{(x - Np)^2}{c \cdot Np(1-p)}, \quad (3)$$

wobei $0 < c < 1$ ist.

b) Bestimmung der Größe c . Die einfachste Methode, festzustellen, ob die Größe c von 1 signifikant verschieden ist, und einen Schätzwert für c zu erhalten, besteht wohl in der Durchführung einer entsprechend großen Anzahl reziproker Rückkreuzungen

1. Aa \times aa
2. aa \times Aa.

Im ersten Falle sind alle für die Rückkreuzung verwendeten Pollen gleichwertig, während die Verteilung der Anlagen A und a in den Eizellen als völlig zufällig, d. h. einer Binomialverteilung folgend angesehen werden kann. Der Faktor c ist in diesem Falle erwartungsgemäß gleich 1. Im zweiten Falle sind die Eizellen gleichwertig; dagegen ist die genetische Varianz der zur Bestäubung gelangenden Pollen unter Umständen kleiner als die einer Binomialverteilung.

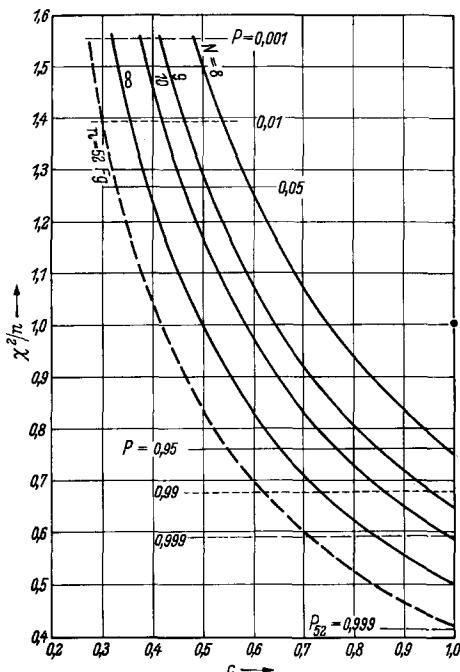


Abb. 1. Prüfung der von MENDEL beobachteten Segregationsverhältnisse nach Gleichung (3) bei wechselnder Größe von c . Als Ordinate ist die Größe χ^2/n ($=$ Freiheitsgrad, im vorliegenden Falle 84), als Abszisse die Größe c aufgetragen. Die Hinweise ($N = \infty, 10$ usw.) bei den Kurven besagen, daß die F_3 -Nachkommenschaften unbegrenzt groß oder aus 10, 9 bzw. 8 Individuen bestehend angenommen wurden. Die ausgezogenen waagerechten Linien geben die verschiedenen Grenzwahrscheinlichkeiten an. Im Idealfall, d. h. bei $c = 1$, sollte die zutreffende Kurve in der Nähe des Punktes $c = 1, \chi^2/n = 1$ verlaufen. Die unterbrochen gezeichnete Kurve stellt die Verhältnisse bei Nicht-Berücksichtigung der F_3 -Analysen dar ($n = 52$ Freiheitsgrade). Als zugehörige Überschreitungswahrscheinlichkeit ist lediglich die Grenze $P = 0,999$ (unten rechts) eingezeichnet.

Bei Benutzung des üblichen χ^2 -Testes (Gleichung (2)) sind im zweiten Falle Werte für χ^2 zu erwarten, die das c -fache des im ersten Falle erzielten χ^2 -Wertes darstellen. Der Vergleich der χ^2 -Werte dieser Rückkreuzungen vermittelt somit einen Schätzwert für c .

Leider ist es mir zur Zeit nicht möglich, derartige Versuche durchzuführen. Um jedoch einen Eindruck zu erhalten, wie sich die Größe χ^2 resp. χ^2/n in Abhängigkeit von c ändert, wurde unser Test (Gleichung (3)) bei den Daten MENDELS mit fallenden Werten von c durchgeführt. Abb. 1 zeigt das Ergebnis (siehe die Kurve für $N = 10$). Wichtig ist, daß die Größe χ^2/n bei den Gesamtspaltungen nicht linear von c abhängt, sondern daß sie bei Werten nahe 1 zunächst nur langsam und erst bei Werten, die merklich kleiner sind als 1, deutlich ansteigt. Eine geringfügige Abweichung der genetischen Varianz von der einer Binomialverteilung wird sich somit noch nicht erheblich auf die Größe χ^2 resp. χ^2/n auswirken.

3. Der Einfluß der Auslesewirkung auf die Beurteilung der MENDELSchen Daten

Wie erwähnt, hat MENDEL für die F_3 -Analyse der Pflanzenmerkmale sowie wahrscheinlich auch der Trihybridspaltung je Nachkommenschaft 10 Samen ausgelegt.

Daraus läßt sich jedoch wohl kaum mit FISHER schließen, daß ihm je F_3 -Nachkommenschaft auch 10 Pflanzen zur Verfügung standen. Denn es läßt sich wohl kaum annehmen, daß alle Samen aufgingen, und wenn sie schließlich aufgingen, auch zur Auswertung gelangten (Auflaufschäden, Vogelfraß

usw.). Entsprechend ändern sich die Erwartungswerte. Lagen etwa 9 Pflanzen je Nachkommenschaft vor, so betrug das erwartete Spaltungsverhältnis 1,8498:1,1502, bei 8 Pflanzen je Nachkommenschaft hingegen 1,7998:1,2002.

MENDEL gibt selbst an, daß beim dihybriden Kreuzungsversuch von 556 ausgelegten Samen 529 (= 95,14%), beim trihybriden Kreuzungsversuch von 687 ausgelegten Samen 639 (= 93,01%) auswertbare Pflanzen ergaben. Beim ersten Rückkreuzungsversuch erbrachten 98 runde gelbe Samen 90 (= 91,84%), beim dritten Versuch 94 runde gelbe Samen 87 (= 92,55%) auswertbare Pflanzen. Da nun die Aufzucht einer erheblich größeren Pflanzenzahl, wie sie für die F_3 -Analyse erforderlich war, wesentlich mehr Mühe kostete, besteht durchaus die Möglichkeit, daß der Anteil der bei diesen Versuchen auswertbaren Pflanzen unter Umständen noch kleiner war².

Wir haben aus diesem Grunde nicht nur die Verhältnisse für den Fall geprüft, daß je F_3 -Nachkommenschaft 10 Pflanzen zur Verfügung standen, sondern auch für den Fall, daß nur 9 oder 8 Samen aufgingen bzw. beurteilungsfähige Pflanzen ergaben.

Das Ergebnis zeigt ebenfalls Abb. 1 in Form nahezu parallel verlaufender Kurven. Es zeigt sich, daß bei Annahme von 8 Pflanzen je F_3 -Nachkommenschaft und $c = 1$ für die Gesamtheit der MENDELSchen Daten eine Wahrscheinlichkeit von 95,6% für die Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Erwartung resultiert, ein Wert mithin, der nahe an der 95%-Grenze liegt. Läßt man andererseits sämtliche F_3 -Analysen bei den Pflanzenmerkmalen (einschließlich der Trihybridanalyse) fort, so ergeben sich Verhältnisse, wie sie etwa vorliegen, wenn man für jede F_3 -Nachkommenschaft 10 Individuen annimmt. Diese

² Anlässlich eines während der Drucklegung dieses Aufsatzes in Brünn/CSSR zum gleichen Thema gehaltenen Vortrages bemerkte ein mährischer Pflanzenzüchter, daß der Anteil der nach Aussaat von Erbsen erzielten Pflanzen zwischen 80 und 90% des aufgewandten Saatgutes liege. Durch freundliche Vermittlung von Herrn Dozent Dr. J. Rod CSc., Brünn, erhielt ich daraufhin vom Landwirtschaftlichen Zentralinstitut für Kontroll- und Untersuchungswesen, Abt. Sortenprüfungen – Hauptstelle –, Brünn, nachstehende Zahlenangaben, für die ich mich auch an dieser Stelle recht herzlich bedanke:

Sortentyp	Zahl der geprüften Sorten	Untersuchungszeitraum	Zahl der Prüfahre	Durchschnittlicher Anteil der keimfähigen Erbsensamen (a) bzw. auswertbaren Pflanzen (b)	Variationsbereich
-----------	---------------------------	-----------------------	-------------------	--	-------------------

a) Anteil der im Laborversuch als keimfähig erwiesenen Erbsensamen

hochwüchs.	7	1962–1966	4(2)	96,3%	82 – 100%
zwergwüchs.	2	1962–1966	4	94,5%	91 – 98%
Palerbsen	3	1960–1966	7(4)	95,8%	90 – 99%
Markerbsen	5	1960–1966	7(4)	93,1%	80 – 100%

b) Anteil der im Feldversuch erzielten Pflanzen

hochwüchs.	7	1962–1966	4(2)	80,5%	57,5 – 100%
zwergw.	2	1962–1966	4	83,0%	67,9 – 100%

Die in Spalte 4 in Klammern angegebene Zahl gibt die Sorten an, die in allen aufgeführten Jahren geprüft wurden. Die unter b erwähnten Daten beruhen auf Auszählungen der Pflanzen von Feldparzellen, die aus gedrilltem Saatgut erzielt wurden (Durchschnittliche Zahl des von der Maschine gedrillten Saatgutes = 106 Erbsensamen je m^2).

Kurve liegt zwar in Abb. 1 unterhalb aller übrigen Kurven. Doch hängt die Lage der Kurven vom jeweiligen Freiheitsgrad ab, der in diesem Falle nur noch 52 beträgt. Um diese Verhältnisse berücksichtigen zu können, sind bei allen Kurven die Grenzen der Überschreitungswahrscheinlichkeit angegeben.

Für den Fall, daß die beobachteten Spaltungsverhältnisse exakt festgestellt wurden und die genetische Varianz überdies der Varianz einer Binomialverteilung entspricht, sollten unsere Kurven erwartungsgemäß in der Nähe des Punktes $c = 1$, $\chi^2/n = 1$ verlaufen, — die genaue Lage zu diesem Punkt hängt vom jeweiligen Freiheitsgrad ab. — Unter diesen Voraussetzungen lassen unsere Kurven für die MENDEL-Daten einen Schätzwert von c zwischen 0,4 (bzw. 0,6, sofern die Zahl der ausgewerteten F_3 -Nachkommenschaften im Durchschnitt 8 betrug) und 1,0 annehmen.

4. Vergleich mit den Daten anderer Autoren

Eine weitere Möglichkeit zur Beantwortung unserer Fragen ergibt sich, wenn wir die Daten anderer Autoren heranziehen, die mit der Erbse gearbeitet haben. Gerade in Verbindung mit und im Anschluß an die Wiederentdeckung der MENDELSchen Erbregeln sind von verschiedener Seite bei der Erbse Vererbungsversuche durchgeführt worden. Tabelle 2 gibt einen Überblick über das Gesamtergebnis der F_2 -Analysen einer Reihe derartiger Arbeiten.

Tabelle 2. Die Gesamtzahlenverhältnisse monohybrider F_2 -Spaltungen der Erbse bei verschiedenen Autoren und ihre Übereinstimmung mit der Erwartung (nach HERTWIG 1964).

Autoren	gefunden		auf Erwartung 3:1 berechnet		mittlerer Fehler von 3:1
	gelb	grün	gelb	grün	
MENDEL, 1865	6022	2001	3,0007	0,9993	± 0,0193
CORRENS, 1900	1394	453	3,0197	0,8803	± 0,0403
BATESON, 1900	11903	3903	3,0128	0,9872	± 0,0138
DARBISHIRE, 1909	109060	36186	3,0041	0,9959	± 0,0135

Tabelle 3. χ^2 -Werte, Freiheitsgrade und Gesamtwahrscheinlichkeiten für die Übereinstimmung mit der Erwartung bei den Erbseversuchen verschiedener Autoren.

		χ^2	Fg	P
MENDEL 1865	($N(F_3) = \infty$)	41,606	84	0,99993
MENDEL 1865	($N(F_3) = 10$)	48,910	84	0,999
MENDEL 1865	($N(F_3) = 9$)	54,074	84	0,994
MENDEL 1865	($N(F_3) = 8$)	62,997	84	0,956
MENDEL 1865	ohne F_3	21,707	52	0,9998
CORRENS 1900		1,303	5	0,92
TSCHERMAK 1900		110,528	132	0,911
BATESON und KILLBY 1905		411,101	408	0,451
DARBISHIRE 1908/09		597,689	654	0,943
Summe (ohne MENDEL)		1120,621	1199	0,947

Bei der Prüfung aller mir zugänglichen Daten (F_2 -, F_3 -Analysen und Rückkreuzungen) mit Hilfe der Gleichung (2) ergaben sich folgende Wahrscheinlichkeiten für die Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Erwartung (Tabelle 3).

Abgesehen von den Versuchen von BATESON und KILLBY (1905) liegen die erzielten Gesamtwahrscheinlichkeiten oberhalb 90%. Indessen beträgt die Gesamtwahrscheinlichkeit für die Versuche von BATESON und KILLBY etwa 45%. Die Gesamtwahrscheinlichkeit für die Versuche aller vier Autoren

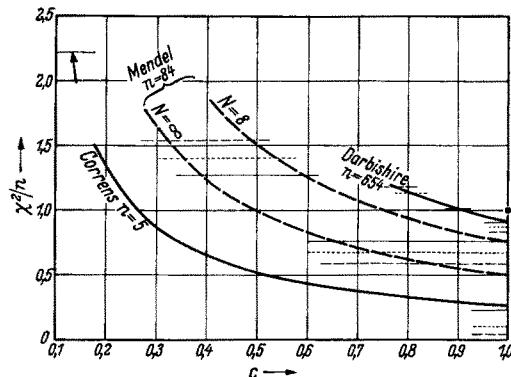


Abb. 2. Abhängigkeit der Größe χ^2/n von c bei den Erbsenspaltungen von CORRENS (1900) und DARBISHIRE (1908, 1909). Zum Vergleich die Verhältnisse bei MENDEL ($N = \infty$ und $N = 8$). Vgl. die Erläuterungen zu Abb. 1.

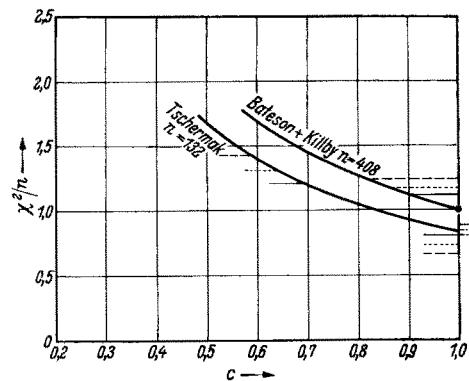


Abb. 3. Abhängigkeit der Größe χ^2/n von c bei den Erbsenspaltungen von TSCHERMAK (1900) sowie BATESON und KILLBY (1905). Vgl. die Erläuterungen zu Abb. 1.

(MENDEL ausgenommen) beträgt 94,7%. Sie steht in sehr guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen MENDELS, wenn man annehmen kann, daß MENDEL bei den untersuchten F_3 -Nachkommenschaften im Durchschnitt nur 8 oder auch 9 Pflanzen je Nachkommenschaft zur Verfügung standen, eine Annahme, die keineswegs unvernünftig erscheint.

Alle Daten zusammengenommen gestatten jedoch die Annahme, daß die mittlere Wahrscheinlichkeit für die Übereinstimmung von Beobachtung und Erwartung bei der Erbse oberhalb 50% liegen wird.

Die Abhängigkeit der Werte χ^2/n von c ist für diese Daten aus den Abb. 2 und 3 ersichtlich.

Unter Berücksichtigung aller geschilderten Umstände wird man danach wohl nicht behaupten können, daß MENDEL seine Versuchsergebnisse fälschlich habe. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist vielmehr anzunehmen, daß die Größe c von 1 verschieden ist. Dabei ist die Möglichkeit einzubeziehen, daß diese Größe für verschiedene Erbsenrassen unter Umständen unterschiedlich ist.

5. Folgerungen für die Verwendbarkeit des χ^2 -Testes zur Beurteilung genetischer Spaltungen

Ist $c < 1$, so ergibt sich die nicht unbedeutende Frage, inwieweit der χ^2 -Test in seiner ursprünglichen

Form für die Beurteilung von Spaltungsverhältnissen weiterhin brauchbar ist.

Wir haben auch diese Frage zu prüfen versucht, indem wir die Häufigkeitsverteilungen der für sämtliche Einzelspaltungen der genannten Autoren resultierenden Wahrscheinlichkeiten ermittelten. Diese müssen nach der Erwartung gleichverteilt sein.

Tabelle 4. Verteilung der bei den Erbsenspaltungen verschiedener Autoren ermittelten Einzelwahrscheinlichkeiten auf die Wahrscheinlichkeitsbereiche 0 bis 50 sowie 50 bis 100%.

Autor	Fg	$0 < P < 0,5$	$0,5 < P < 1,0$
MENDEL 1865 ($N(F_3) = \infty$)	84	15	27
MENDEL 1865 ($N(F_3) = 10$)	84	15	27
MENDEL 1865 ($N(F_3) = 9$)	84	16	26
MENDEL 1865 ($N(F_3) = 8$)	84	18	24
CORRENS 1900	5	1	4
TSCHERMAK 1900	132	46	44
BATESON und KILLBY 1905	408	120	116
DARBISHIRE 1908/09	654	307	347
Sa.	474	511	

Um eine eventuelle Verschiebung der berechneten Verteilungen in Richtung auf 100% deutlicher erfassen zu können, sind in Tabelle 4 nur die Gesamtsummen der für die Wahrscheinlichkeitsbereiche 0 bis 50% und 50 bis 100% sich ergebenden Einzelwerte aufgeführt. Für die Erbse ergibt sich (mit $c = 1$) weder für die Einzelautoren noch für die Gesamtsumme aller beobachteten Werte eine signifikante Verschiebung nach 100%. Dies braucht jedoch nicht allgemein der Fall zu sein und ist es sicherlich auch nicht (s. weiter unten *Coelopa frigida* (Fab.)).

Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen haben dargetan, daß R. A. FISHER bei der Beurteilung der Genauigkeit der MENDELSchen Versuche folgende Gesichtspunkte nicht berücksichtigt hat und als Mathematiker, der er von Haus aus zunächst war, wohl auch nicht berücksichtigen konnte:

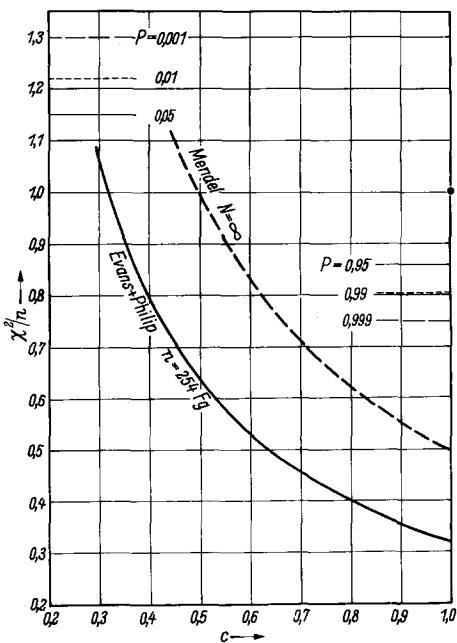


Abb. 4. Abhängigkeit der Größe χ^2/n von c bei der Tangfliege *Coelopa frigida* (Fab.) nach Untersuchungen von EVANS und PHILIP (1964).

1. Bei der Ermittlung der Erwartungswerte für die F_3 -Spaltungen kann nicht von der Zahl der für die einzelnen Nachkommenschaften ausgelegten Samen ausgegangen werden, sondern es ist zu berücksichtigen, daß die Zahl der hernach zur Verfügung stehenden Pflanzen wohl stets kleiner ist.

2. Als Modell für die Bildung von Spaltungsverhältnissen kann nur in gewissen Fällen, jedoch keineswegs allgemein eine „Urne mit Zurücklegen“ dienen. Daher fehlt nicht selten eine wesentliche Voraussetzung (die binomiale oder zufällige Verteilung der Spaltungszahlen), die die Anwendbarkeit des χ^2 -Testes erlaubt, der streng genommen normal verteilte Daten voraussetzt, deren Quadrate der χ^2 -Verteilung folgen. In manchen, vielleicht sogar vielen Fällen wird dagegen die Verteilung der Spaltungszahlen als „halb-zufällig“ anzusehen sein.

Berücksichtigt man ausschließlich den an erster Stelle genannten Umstand, so gelangt das Gesamt- χ^2 aller MENDELSchen Spaltungszahlen in den Grenzbereich einer einseitigen Überschreitungswahrscheinlichkeit von 5% (resp. einer Übereinstimmung mit der Erwartung von 95%), sofern die Annahme gemacht wird, daß bei den F_3 -Analysen von 10 ausgelegten Samen im Durchschnitt nur 8 Pflanzen zur Auswertung gelangten. Dieses Ergebnis entspricht sehr gut der Gesamtwahrscheinlichkeit von 94,7% für die Versuche von CORRENS (1900), TSCHERMAK (1900), BATESON und KILLBY (1905) sowie DARSHIRE (1908, 1909). Bereits aus diesem Grunde können die Ergebnisse MENDELS nicht als ungewöhnlich betrachtet werden. Andererseits läßt sich damit auf Grund aller Versuche als Schätzwert von c ein Wert zwischen 0,6 und 1,0 folgern.

Trotz der sich somit aus unseren Untersuchungen für alle analysierten Erbsenkreuzungen ergebenden merklichen Abweichungen der Größe c vom Wert 1,0 darf der χ^2 -Test zumindest bei der Erbse ohne Bedenken zur Beurteilung einzelner Spaltungen herangezogen werden. Denn die Prüfung der Häufigkeitsverteilung aller unseren Untersuchungen zugrunde liegenden Einzelwahrscheinlichkeiten hat keine merkliche Verschiebung in Richtung auf $P = 1,0$ ergeben, wie dies Tabelle 4 veranschaulicht.

Daraus folgt jedoch nicht, daß dies bei allen Organismen so sein muß.

Für ein zoologisches Objekt, die Tangfliege *Coelopa frigida* (Fab.), haben EVANS und PHILIP (1964) mitgeteilt, daß die Varianz der Verteilung des Geschlechtes erheblich von einer Binomialverteilung abweicht (Abb. 4). In diesem Falle ergibt die Untersuchung eine signifikante Verschiebung der Einzelwahrscheinlichkeiten in Richtung auf $P = 1,0$.

In Tabelle 5 werden überdies die Gesamtwahrscheinlichkeiten für die bei mehreren Pflanzen und dem Huhn beobachteten Spaltungen aus der Schule von BATESON mitgeteilt. Diese Analyse zeigt, daß die ausgewerteten Pflanzen (*Datura*, *Lychnis*, *Lathyrus* und *Salvia*) mit Ausnahme von *Salvia* in ihrer Gesamtwahrscheinlichkeit oberhalb von 50% liegen (die Gesamtwahrscheinlichkeit für alle eben genannten Pflanzen beträgt 66,02%). Dagegen sind die ermittelten Wahrscheinlichkeiten beim Huhn in allen drei Fällen merklich kleiner als 50% (die Gesamtwahrscheinlichkeit beträgt bei diesen Spaltungen sogar nur 0,777%).

Bei umfangreicherer genetischen Untersuchungen innerhalb einer bestimmten Gattung sollte man daher in jedem Falle sich über die Größe des Faktors c und damit die Abweichung der Spaltungen von binomialen Verhältnissen ein Bild zu verschaffen suchen.

Gregor MENDEL hat selbst die Notwendigkeit noch nicht erkannt, daß bei der Beurteilung der Spaltungszahlen seiner F_3 -Analysen Ausleseeffekte zu berücksichtigen sind, soweit diesen Analysen Pflanzen- und nicht Samenmerkmale zugrunde liegen.

Zusammenfassung

R. A. FISHER (1936) hat im Zusammenhang mit einer statistischen Analyse der Versuche Gregor MENDELS die Auffassung geäußert, MENDELS Versuchsergebnisse seien statistisch gesehen zu exakt. Da MENDEL vielleicht auf Grund der ersten Spaltungen die obwaltende Gesetzmäßigkeit bereits erkannt habe, könne den weiteren Versuchen wohl nur demonstrativer Wert zuerkannt werden. Andere Autoren, z. B. ZIRKLE (1964) sowie DE BEER (1964), schließen sich diesem Urteil an.

FISHER — und mit ihm die genannten Autoren — haben jedoch übersehen, daß bei Beurteilung der F_3 -Analysen der MENDELSchen Versuche, soweit nicht Samen-, sondern Pflanzenmerkmale geprüft wurden, die die Aufzucht einer F_3 erforderlich machten, die Größe der ausgewerteten Nachkommenschaften kaum gleich der Zahl der jeweils ausgelegten oder als ausgelegt angenommenen Samen 10 gewesen sein kann, da mit Auflaufschäden, Verlust durch Vogelfraß usw. gerechnet werden muß. Unsere Untersuchung zeigt, daß bei Annahme einer effektiven Größe dieser Nachkommenschaften von durchschnittlich 8 Pflanzen sich zahlenmäßig fast die gleiche Gesamtwahrscheinlichkeit für die Übereinstimmung aller Versuche mit der Erwartung ergibt, die sich als Gesamtwahrscheinlichkeit auch für die Versuche an Erbsen bei CORRENS (1900), TSCHERMAK (1900), BATESON und KILLBY (1905) sowie DARBISHIRE (1908, 1909) — diese zusammengerechnet — ermitteln läßt. Überdies steht ein Ausfall von 10–20% des ausgelegten Erbsensaatgutes sowohl mit den Angaben MENDELS wie den Erfahrungen mährischer Pflanzenzüchter bei modernen Erbsensorten in Einklang bzw. ist leicht in Einklang zu bringen.

Die scheinbar übergroße Exaktheit der Erbsenversuche ist wohl darauf zurückzuführen, daß die

Tabelle 5. χ^2 -Werte, Freiheitsgrade und Wahrscheinlichkeiten für die Übereinstimmung mit der Erwartung bei verschiedenen Pflanzengattungen sowie beim Huhn.
Versuche der BATESON-Schule.

Autor	Species	Fg	χ^2	P
BATESON und SAUNDERS 1902	<i>Datura</i>	105	99,230	0,60 < P < 0,70
BATESON und SAUNDERS 1902	<i>Lychnis</i>	28	13,984	0,98 < P < 0,99
BATESON und SAUNDERS 1902	Huhn	60	74,951	0,05 < P < 0,10
BATESON und PUNNETT 1905	Huhn	141	172,956	0,03 < P < 0,05
HURST 1905	Huhn	31	38,576	0,10 < P < 0,20
BATESON, SAUNDERS und PUNNETT 1905	<i>Lathyrus</i>	29	26,953	0,50 < P < 0,60
BATESON, SAUNDERS und PUNNETT 1905	<i>Salvia</i>	18	31,595	P ~ 0,025

genetischen Spaltungszahlen, offensichtlich je nach Pflanzen- oder Tierart verschieden, nicht binomial, sondern „halb zufällig“ verteilt sind und aus diesem Grunde die errechnete Größe χ^2 zu klein ausfällt.

Es wird versucht, den Faktor c zu schätzen, um den der χ^2 -Wert bei der Erbse zu klein ausfällt, und die Konsequenzen zu ermitteln, die diese Verhältnisse für die Gültigkeit des χ^2 -Testes besitzen. Zum Vergleich werden die Ergebnisse mitgeteilt, die eine ähnliche Untersuchung bei mehreren Pflanzen- und Tiergattungen ergab, wobei ebenfalls Daten aus der Literatur zugrunde gelegt wurden.

Literatur

1. BATESON, W., and Miss KILLBY: Peas (*Pisum sativum*). Reports to the Evolution Committee of the Royal Society. Report II. Experimental studies in the physiology of heredity, p. 55–80 (1905). — 1a. BEER, G. DE: MENDEL, DARWIN, and FISHER (1865–1965). Notes and Records Roy. Soc. London **19**, 192–226 (1964). — 2. CORRENS, C.: G. MENDEL's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. dtsch. bot. Ges. **18**, 158–168 (1900). — 3. DARBISHIRE, A. D.: On the result of crossing round with wrinkled peas, with especial reference to their Starch-grains. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, **80**, 122–135 (1908). — 4. DARBISHIRE, A. D.: An experimental estimation of the theory of ancestral contributions in heredity. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, **81**, 61–79 (1909). — 5. EVANS, D. A., and U. PHILIP: On the distribution of Mendelian ratios. Biometrics **20**, 794–817 (1964). — 6. FISHER, R. A.: Has MENDEL's work been rediscovered? Ann. Science **1**, 115–137 (1936). — 7. HERTWIG, P.: Warum interessieren Störungen der MENDELSchen Spaltzahlen, und wie können sie im Fall der schwanzlosen Mäuse erklärt werden? Festschriften und Fortschritte **38**, 353–357 (1964). — 8. MAHESHWARI, P.: An introduction to the embryology of angiosperms. 453 S. New York: McGraw-Hill Book Comp. 1950. — 9. MENDEL, G.: Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verh. Naturf. Ver. Brünn **4**, 3–47, 1865 (1866). — 10. MENDEL, G.: Briefe an Carl NÄGELI (1866–1873), herausgegeben von C. CORRENS: Abhandl. Math. Phys. Kl. Königl. Sächs. Ges. Wiss. **29**, 189–265, und C. CORRENS: Ges. Abhandl. 1233–1297. Berlin: Springer-Verlag 1924. — 11. TSCHERMAK-SEYSENEGG, E.: Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. Z. landw. Versuchswesen in Österreich (Wien) **3**, 465–555 (1900). — 12. ZIRKLE, C.: Some oddities in the delayed discovery of Mendelism. J. Hered. **55**, 65–72 (1964).