

Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* Pall. in ihren Wechselbeziehungen.

Von **Th. Dobzhansky**, Petrograd, Universität.

Mit 2 Abbildungen.

Jeder Systematiker weiß, daß eine Art, welche ein weites Verbreitungsgebiet hat, nicht selten in eine Reihe von geographisch getrennten Rassen (subspecies) zerfällt; die Unterarten unterscheiden sich oft so scharf voneinander, daß man in ihnen ein Übergangsstadium zu Formenkomplexen erblicken kann, welche schon als Arten in Linnés Sinne qualifiziert werden. Hieraus wird der Schluß gezogen, daß die Artbildung durch Rassenbildung vor sich geht. Die Mehrzahl der Systematiker legt den Prozeß der Rassen- und Artbildung als Resultat der unmittelbaren Einwirkung des Milieus aus; für die meisten Genetiker ist diese Auslegung unannehmbar. Obgleich die Frage selbst vom genetischen Standpunkt noch als sehr ungenügend erforscht angesehen werden muß, so sind doch schon mehrfach Ansichten geäußert worden, daß man sich die Rassen- und Artbildung als Differenzierungsprozeß einer gemischten Population vorstellen kann, wobei in verschiedenen Regionen verschiedene Biotypen zur Prävalenz gelangen. Es schien mir interessant zu sein, diesen Gesichtspunkt auf ein Material anzuwenden, mit welchem die Systematiker gewöhn-

lich operieren. Als erstes Objekt meiner Untersuchungen wählte ich die asiatische *Harmonia axyridis* Pall., welche sogar unter den überhaupt sehr veränderlichen Coccinelliden durch ihre ganz enorme Variabilität der Färbung auffällt. Ich benutzte das Material der außerordentlich reichhaltigen Sammlung des Zoologischen Museums der Russischen Akademie der Wissenschaften, der Sammlungen A. P. Semenov-Tian-Shansky, W. W. Barovsky und meiner eigenen Sammlung, insgesamt etwa 2000 Exemplare *Harmonia axyridis* Pall. aus verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes dieser Art, darunter aus so wenig erforschten, wie Zentralchina.

Es ist mir eine Pflicht den Herren Zoologen des Zoolog. Museums der Russ. Akad. d. Wiss., G. G. Jacobson, A. P. Semenov-Tian-Shansky und W. W. Barovsky für die Überlassung des Materials zur Arbeit, und Herrn Prof. J. A. Philiptschenko für die erteilten Ratschläge meinen tiefsten Dank zu sagen.

Die geographische Verbreitung der Art *Harmonia axyridis* Pall.

Die Literaturangaben über die Verbreitung von *H. axyridis* Pall. sind ziemlich karg, obgleich die Art an Orten ihres Vorkommens sehr gewöhnlich ist. Das von mir bearbeitete Material gestattet ihre Verbreitungsgrenzen etwas genauer zu präzisieren. Meines Wissens verläuft die Westgrenze des Verbreitungsgebietes etwa längs dem Mittellaufe des Irtytsch innerhalb der Grenzen des Semipalatinsker Gebiets (nächste Fundorte: Riddersk 1896; Ulbinsk; Station Altaiskaja am Fl. Narym 1906 A. Jacobson!¹⁾; Altaiskaja 26. VI. 1899 Kozlov!) und erreicht im Nordwesten den Kreis Tjukalinsk des Gouv. Tobolsk (Kreis Tjukalinsk, VI. Bartschewsky!).

Die Nordgrenze unserer Art verläuft nördlich von der Linie: Tjukalinsk—Tomsk—Krasnojarsk—Kirensk an der Lena—Schantar-Inseln im Ochotischen Meer (nächste Fundorte: Tomsk 1897, A. Jacobson!; Semiluzhnoje, Kreis Tomsk, Emeljanow!; Krasnojarsk; Dorf Melrikowa an d. Lena, Gouv. Irkutsk 25. VIII. 1912 Stschergina!; Wercholensk 2. IX. 1912 Rodionoff!; Schantar-Inseln 22. VII. 1913 Soldatoff!).

Die Ostgrenze fällt in ihrem nördlichen Teil augenscheinlich mit der Tatarischen Meerenge zusammen (Sachalin-Ausbeuten enthalten unsere Art nicht) und geht weiter auf die Inseln Hokkaido (Hakodate, Albrecht!), Hondo (Hiogo²⁾; Nikko³⁾, Kiushiu (Nagasaki, Grünewald!) über.

Die Südgrenze von *H. axyridis*, welche ganz innerhalb der Grenzen Chinas verläuft, kann noch nicht als genügend untersucht gelten. Der südlichste mir bekannte Punkt ist Han-kou (10. XI. 1897, Pjasetzky!); weiter nach Westen sind Fundorte aus den Provinzen Sse-tschuan

1) ! Hinter dem Familiennamen = legit.

2) Heyden, D. E. Z. 1879, S. 365.

3) Lewis, Ann. Mag. Nat. Hist. 1896, p. 28.

(Chan 31° Br., 105° L.⁴) Pjasetzky!; Lun-ngan-fu 32° Br., 104° L., Beresovsky!), Cho-zi-gok und Mu-gua-tschì, Beresovsky!), und Kan-ssu (Choi-sjan 34° Br., 106° L., Beresovsky!; zwischen Su-tschou und Kon-tschou-fu)⁵) bekannt; westlich der soeben angegebenen Orte scheint unsere Art nicht vorzukommen, wenigstens enthalten die Ausbeuten der Kosloff-Expedition aus Ala-Schanj, Zaidam und Ost-Thibet dieselbe nicht; auch aus Ordos ist sie nicht bekannt (weder Przewalsky, noch von Potanin fanden sie dort); das Vorkommen in der Wüste Gobi ist zweifelhaft. Es muß deshalb angenommen werden, daß eine direkte Verbindung zwischen den Orten ihres Vorkommens in Kan-ssu und im südl. Altai durch die Wüsten und Steppen Westmongoliens nicht existiert. Die nächsten nördlich des 40. Breitengr. bekannten Fundorte von *H. axyridis* sind die im südlichen Teile der Gebirgskette Chingan und den anliegenden Teilen Ostmongoliens und der Westmandschurei (Khingän mer. Dounlin, Kholon-nor, Datuj Putiata 1891!), sowie im mittleren Teile derselben Kette (Tsthtalan-tun, 1905, Lackschewicz!) gelegenen. Ferner ist eine Reihe von Fundorten in der Nordmongolei, nördlich der Wüste Gobi bekannt (Urga 9. VI. 1894 Klemenz!; Thal der oberen Selenga, Radde!; Uljasutai, Klemenz!).

Das Angegebene resümierend, finden wir, daß *H. axyridis* Pall. im südwestlichen Teile des Gouv. Tobolsk, im westlichen Teile des Semipalatinsker Gebietes, im größten Teil des Gouv. Tomsk, im südlichen Teil des Gouv. Jenisseisk, wahrscheinlich im ganzen Gouv. Irkutsk, im Transbaikalischen-, Amur- und Küstengebiet, Nordmongolei, ganz Mandschurien, Korea, Japan (Hokkaido, Hondo, Kiu-shiu) und China (Provinzen Tschì-li, Schan-si, Schan-tung, Sse-tschuan, Kan-ssu) verbreitet ist, das heißt über einen bedeutenden Teil des paläarktischen Asien.

Die individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* Pall.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der individuellen Variabilität unserer Art. Hierbei ist es zweckmäßig, vor allem die Variabilität an und für sich, ohne ihre Beziehungen zur geographischen Verbreitung der betreffenden Varietäten, zu untersuchen.

Da die Farbe aller Körperteile korrelative Zusammenhänge aufweist, wählen wir als Leitmerkmal die Farbe der Flügeldecken, welche innerhalb der Artgrenzen von ockergelb ohne Flecken bis schwarz mit unbedeutenden Überbleibseln der hellen Zeichnung variiert. Es scheint mir, daß die bei *H. axyridis* vorkommenden Flügeldeckenzeichnungen eine natürliche Gruppierung in 8 Klassen zulassen, welche mit den Diagnosen der älteren Systematiker zusammenfallen, obschon

4) Die Grade sind bis zu 1° genau angegeben; die Breite ist überall nördlich, die Länge von Greenwich.

5) Przewalsky 1892.

letztere die betreffenden Formenklassen zumeist als selbständige Arten beschrieben⁶⁾. Diese 8 Klassen sind (Abb. 2): 1. *succinea* Hope (Abb. 2 a), 2. *frigida* Muls. (Abb. 2 b), 3. *19-signata* Fald. (Abb. 2 c), 4. *axyridis* Pall. (Abb. 2 g), 5. *spectabilis* Fald. (Abb. 2 i), 6. *conspicua* Muls. (Abb. 2 k), 7. *aulica* (Abb. 2 o) und 8. *transversifascia* var. n. (Abb. 2 n). Aus diesen 8 Klassen lassen sich nicht weniger als 4 Gruppen zusammenstellen, zwischen welchen keine Übergangsformen existieren, und zwar folgende: I. Gruppe (*succinea* + *frigida* + *19-signata*), II. Gruppe (*axyridis*), III. Gruppe (*conspicua* + *spectabilis*), IV. Gruppe (*aulica* + *transversifascia*). Die Färbung des Halsschildes zerfällt in 5 Klassen, welche durch eine ununterbrochene Kette von Übergängen miteinander verbunden sind, obgleich in der Natur die zentralen Varietäten einer jeden Klasse häufiger vorkommen, als die Übergänge (Abb. 1). Wie aus der Abbildung ersichtlich, verteilt sich die dunkle Zeichnung in den Klassen 1—4 über den mittleren Teil des Halsschildes, wobei an den Seiten ein breiter heller Saum nachbleibt. Innerhalb des hellen Saumes kann ein Punkt oder Fleck (Abb. 1⁶⁾) vorhanden sein; dieser Punkt ist im allgemeinen nicht für die Art *H. axyridis* charakteristisch, ist jedoch als beständiges Zeichnungselement bei anderen Arten der Gattung *Harmonia* und überhaupt bei vielen Vertretern der Familie *Coccinellidae* vorhanden. Bei *H. axyridis* tritt dieser Punkt selten auf und zeigt keine Abhängigkeit von der übrigen Zeichnung, weshalb solche Halsschildzeichnungen, bei welchen er vorhanden ist, nicht als besondere Klasse abgetrennt werden können. Die Farbe der Unterseite des Körpers mit Einschluß der Beine variiert von braungelb bis dunkelbraun, ihre Einteilung in Klassen stößt auf Schwierigkeiten. Das Vorhandensein einer Korrelation zwischen der Färbung der Flügeldecken und des Halsschildes illustriert nachfolgende Tabelle I, wo die Zahlen % bedeuten. Stellen wir die Flügeldecken-

Tabelle I.

Halsschild Flügeldeck.	1	2	3	4	5
<i>Succinea</i>	78,2	21,2	0,6	—	—
<i>frigida</i>	39,6	58,4	1,7	—	0,3
<i>19-signata</i>	11,6	68,0	7,3	10,0	3,2
<i>axyridis</i>	—	—	10,2	89,0	0,8
<i>spectabilis</i>	—	—	2,1	97,9	—
<i>conspicua</i>	—	—	6,9	86,1	6,9

färbung der I. Gruppe als „hell“ den Färbungen der II. und III. Gruppe als „dunkel“ gegenüber und die Halsschildfärbung der Klassen 1, 2, 3

6) Ihre artliche Zusammengehörigkeit wurde schon von Weise festgestellt. Ich habe den Genitalapparat sämtlicher Formen von *H. axyridis* untersucht und ihre Arteneinheit bestätigt gefunden.

als „hell“ — der Halsschildfärbung 4 und 5 als „dunkel“ — so können wir den Koeffizient der Korrelation zwischen Flügeldecken- und Halsschildfärbung berechnen: $c = +0,87 \pm 0,0064$, also ein sehr hoher Korrelationsgrad. Was die Färbung der Unterseite des Körpers anbetrifft, so ist es aus oben angegebenen Grunde nicht gut möglich dieselbe genau auszudrücken.

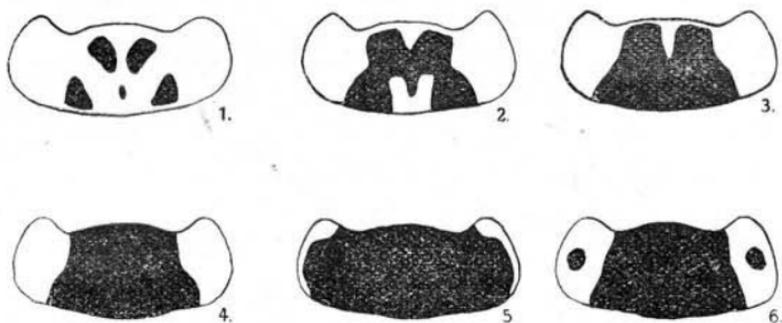


Abb. 1.

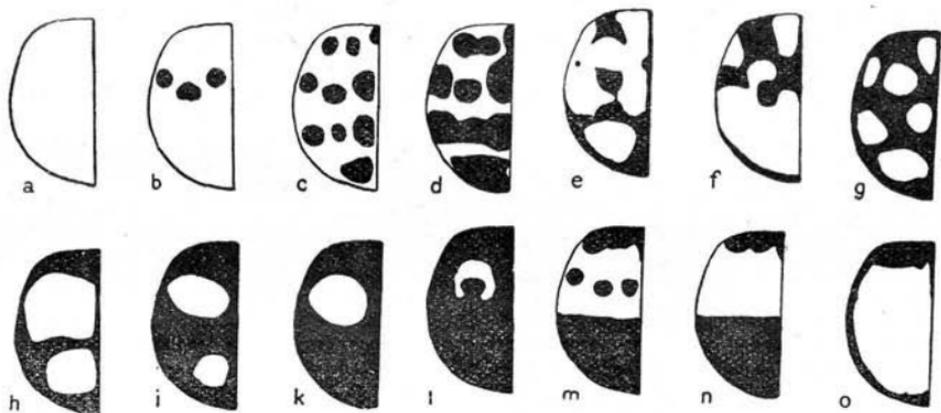


Abb. 2. a — *Harmonia axyridis succinea*; f — *H. a. frigida*; c — *H. a. 19-signata*; d — *H. a. 19-signata* Pseudoübergangsform zu *axyridis*; e und f — helle *H. a. axyridis*, Pseudoübergangsformen zu *19-signata*; g — *H. a. axyridis*, normales Aussehen; h — *H. a. spectabilis* mit großen Makeln; i — *H. a. spectabilis*, normales Aussehen; k und l — *H. a. conspicua*; m und n — *H. a. transversifacia* n; o — *H. o. aulica*.

Gruppe I.

Als Grundzeichnung der Flügeldecken in den Klassen, welche diese Gruppe bilden (*succinea*, *frigida* und *19-signata*) sind 19 schwarze Flecke auf beiden Flügeldecken anzusehen (Abb. 2c): ein Fleck befindet sich am Scutellum und wird als $\frac{1}{2}$ bezeichnet (System der Fleckenbezeichnung nach Weise), 2 Flecke sind im vorderen Teil gelegen (Fleck 1 auf der Schulterbeule und Fleck 2 zwischen dieser und dem Schildchen), 3 Flecke in einer Querreihe bei $\frac{1}{3}$ der Flügeldeckenlänge (Flecke 3, 4, 5 siehe Abb. 2c), 3 in einer Reihe bei $\frac{2}{3}$

der Flügeldeckenlänge (Flecke 6, 7, 8) und ein Fleck an der Spitze (Fleck 9). Zur Klasse *succinea* gehören Individuen, welche entweder fleckenlose Flügeldecken (Abb. 2 a) oder nur den Fleck 3 am Außenrande haben; von 193 untersuchten Exemplaren der var. *succinea* ist dieser Fleck bei 102 Exemplaren (52,8 %) vorhanden und fehlt bei 91 Exemplaren (47,2 %). Zu *frigida* gehören Individuen mit 2 bis 17 Flecken auf beiden Flügeldecken (Abb. 2 b) und zu *19-signata* solche mit vollständiger Fleckenzahl (Abb. 2 c) oder mit 18 Flecken (ohne Punkt $\frac{1}{2}$). Die Veränderlichkeit der Färbung von var. *succinea* besteht außer dem Auftreten des Punktes 3 (s. oben) noch in der Variabilität der Halsschildzeichnung. Wie aus Tabelle I zu ersehen ist, kommt bei ihr hauptsächlich Halsschildzeichnung der I. Klasse vor, wobei die für diese Klasse charakteristischen 5 Punkte manchmal sehr klein, dem Verschwinden nahe, sind, ohne daß jedoch völliges Verschwinden beobachtet wurde. Die Unterseite des Körpers ist meist von braungelber Farbe, selten gelbbraun.

Die Klasse *frigida* umfaßt eine Masse von Zeichnungsformen, welche dadurch zustande kommen, daß die Flecke, welche die *frigida*-Zeichnung bilden, einzeln oder zu mehreren verschwinden, wobei die verschiedensten Kombinationen vorkommen. Bei näherer Untersuchung erweist es sich jedoch, daß durchaus nicht alle Flecke im selben Grade zum Verschwinden neigen, und daß einige, im Gegenteil, sehr stabil sind. Dieses veranschaulicht Tabelle II.

Tabelle II.

Flecken-N		$\frac{1}{2}$	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Vorhanden	Abs.	44	248	221	347	269	299	220	190	180	10
	%	12,3	69,7	62,0	97,5	75,6	84,0	61,8	53,4	50,6	2,8
Fehlend	Abs.	312	108	135	9	87	57	136	166	176	346
	%	87,7	30,3	38,0	2,5	24,4	16,0	38,2	46,6	49,4	97,2

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß am beständigsten die Flecke 3 und 5, am wenigsten beständig 9, $\frac{1}{2}$ und 8 sind. Aus der ungeheuren Anzahl der Zeichnungsformen, welche zu *frigida* gehören, lassen sich aber doch einige besonders häufige angeben; hierher gehört die aus 16 Flecken bestehende (es fehlen $\frac{1}{2}$ und 9), — sie findet sich bei 25,9 % aller Stücke der *frigida*. Die Färbung des Halsschildes von *frigida* ist in Tabelle I angegeben; es ist bemerkenswert, daß innerhalb der Grenzen dieser Klasse gleichzeitig mit der Vergrößerung der dunklen Flügeldeckenzeichnung auch eine Vergrößerung der Halsschildzeichnung beobachtet wird, so daß die Korrelation nicht gestört wird. So kommt z. B. bei der soeben erwähnten Form mit 16 Flecken (welche also schon fast an *19-signata* grenzt) die Halsschildzeichnung der I. Klasse bei 27,2 %, der II. Klasse bei 70,5 %, der III. Klasse bei 2,3 % vor;

sie nähert sich also den für *19-signata* (siehe Tab. I) geltenden Zahlen. Wenn man, andererseits, die hellen *frigida*-Stücke mit 2—8 Flecken auf beiden Flügeldecken untersucht (es wurden 113 solcher Exemplare gefunden), so findet man darunter die Halsschildzeichnung der I. Klasse bei 51,3 % und der II. Klasse bei 48,7 %, was eine deutliche Verschiebung der Zahlen im Sinne einer Aufhellung (zu *succinea* hin, vgl. Tab. I) bedeutet. Sehr selten (nur bei 2 Stücken) wurde bei *frigida* ein Zusammenfließen der Flecke beobachtet.

Bei var. *19-signata* besteht die Zeichnungsvariabilität in der Vergrößerung der Dimensionen der Flecke auf den Flügeldecken und in deren Verschmelzung, wobei entschieden die Verschmelzung in querer Richtung vorherrscht, d. h. die in einer Querreihe gelegenen Flecke fließen zu Querbinden zusammen. Ein Zusammenfließen der Flecke wurde bei 92 Exemplaren, d. h. bei 20,4 % aller untersuchten *19-signata*-Stücke konstatiert. Ebenso, wie bei *frigida* die einzelnen Flecke ungleiche Neigung zum Verschwinden zeigen, gehen bei *19-signata* einige Flecke häufiger Verbindung ein, als andere. So wurde Verschmelzung der Flecke 7 und 8 bei 37 Exemplaren beobachtet, wovon 14 Exemplare die Verschmelzung nur dieser Flecke zeigten. Das Verschmelzen von 1 und 2 wurde bei 49 Exemplaren beobachtet; nur dieses allein — bei 18 Exemplaren. Bei extrem dunklen Formen der *19-signata* geht die Vergrößerung der dunklen Zeichnung so weit, daß die helle Zeichnung auf enge zickzackartige Streifen zwischen den Flecken zusammenschmilzt, aber — und das muß nachdrücklich hervorgehoben werden — niemals treten hierbei Andeutungen oder Spuren von isolierten hellen Flecken auf dunklem Grunde auf. Alles über die Korrelation der Färbung einzelner Teile innerhalb der Grenzen von *succinea*, *frigida* und *19-signata* gesagte resümierend, gelangen wir zu folgender Tabelle (Tab. III):

Tabelle III.

y \ z		Halsschild		Σ
		Klasse 1	Klassen 2—5	
Flügeldecken	<i>succinea</i> + <i>frigida</i>	292	257	549
	<i>19-signata</i>	52	399	451
Σ		344	656	1000

Hieraus ergibt sich der Korrelationskoeffizient

$$2 = + 0,438 \pm 0,025,$$

d. h. es macht sich ein bedeutender Grad von korrelativen Beziehungen bemerkbar.

In der ersten Gruppe wurde kein Auftreten eines Punktes an den Halsschildseiten beobachtet.

Gruppe II.

Die Flügeldeckenzeichnungen der hierher gehörenden *H. axyridis* var. *axyridis* besteht aus sechs mehr oder weniger rundlichen gelben Flecken auf schwarzem Grunde: 1 nach außen von der Schulterbeule,

2 seitlich und hinter dem Schildchen, 3 bei $\frac{1}{3}$ der Flügeldeckenlänge, 4 und 5 bei $\frac{2}{3}$ derselben, 6 an der Spitze (Abb. 2 g). Ihrer Lage nach entsprechen die hellen Flecken von *axyridis* den Zwischenräumen der dunklen Flecke von *19-signata*, aber die Übereinstimmung ist keineswegs vollkommen: so verschiebt sich Fleck 6 bei *axyridis* auf die Stelle, welche bei *19-signata* vom Fleck 9 eingenommen wird. Die Variabilität von *axyridis* ist recht bedeutend, aber es tritt hierbei besonders scharf der Umstand hervor, daß die zentralen Varianten viel häufiger vorkommen, als extreme, so daß man aus der Betrachtung einer nicht großen Serie *axyridis* den entgegengesetzten Eindruck erhält, daß nämlich die Färbung dieser Varietät sehr konstant sei. Abänderungen im Sinne einer Verdunkelung führen zu progressiver Verringerung der hellen Flecke, welche schließlich zu winzigen Punkten zusammenschrumpfen; bei einem Exemplar wurde sogar völliges Verschwinden des Fleckes 1 konstatiert; dabei verringern sich die Dimensionen aller Flecke mehr oder weniger gleichmäßig (bei *frigida* hingegen ist oft das Fehlen einiger Flecke bei gleichzeitiger bedeutender Entwicklung anderer zu beobachten). Variationen im Sinne einer Aufhellung führen zur Vergrößerung und Verschmelzung der hellen Flecke miteinander. Verschmelzung wurde bei 40 Exemplaren (11,7 % der untersuchten Individuen) beobachtet; am häufigsten verschmelzen 3 und 4, dann 4 und 5. In relativ seltenen Fällen kommt es zum Zusammenfließen aller oder fast aller hellen Flecke, so daß die Flügeldecken nunmehr auf gelbem Grunde zerrissene oder unregelmäßige schwarze Flecke zeigen (s. unten). Die helle Farbe der Flecke, welche gewöhnlich gelb ist, erscheint bei manchen Exemplaren orange- bis ziegelrot; es muß angenommen werden, daß diese Erscheinung nicht durch Farbenveränderung nach dem Tode des Käfers bedingt sind; wenigstens kommen auch bei anderen Arten der *Coccinellini*, welche mir in lebendem Zustande bekannt sind, zweifellos Fälle auffallender Veränderung der Flügeldecken-Grundfarbe vor. Wie aus Tabelle I zu ersehen, haben die meisten *axyridis* die Halsschildfärbung der Klasse 4; die Halsschildfärbung von *axyridis* ist tatsächlich wenig variabel. Die Unterseite des Körpers ist meist braun, es kommen jedoch Individuen mit heller Färbung vor. Bei 3 Exemplaren wurde der Punkt an den Halsschildseiten beobachtet.

Gruppe III.

Die hierher gehörenden var. *spectabilis* und *conspicua* haben glänzend-schwarze Flügeldecken mit gelben, orangefarbenen oder roten Flecken. *Conspicua* besitzt einen großen quer-ovalen Fleck bei $\frac{1}{3}$ der Flügeldeckenlänge (Abb. 2 k); seine Lage entspricht Fleck 3 (enorm vergrößert) bei *axyridis*, und die Stelle, welche Fleck 4 bei *19-signata* einnimmt. Nach allen Richtungen sich erweiternd greift der Fleck auf Partien über, welche von den Flecken 1, 3 und 5 bei *19-signata* eingenommen werden. Bei *spectabilis* (Abb. 2 i) findet sich außer diesem

Fleck noch ein anderer in der Hinterhälfte der Flügeldecken, welcher augenscheinlich Fleck 6 bei *axyridis* entspricht, aber oft viel größer ist, als bei letzterer. Die Zeichnung von *spectabilis* und *conspicua* kann also von der *axyridis*-Zeichnung abgeleitet werden, wenn man sich einen Verdunkelungsprozeß vorstellt, welcher die meisten hellen Flecke vernichtet, während einige andere, umgekehrt, sich vergrößern und erweitern. Die Veränderungen der Zeichnung bei var. *spectabilis* und var. *conspicua* bestehen darin, daß die hellen Flecke sich bald vergrößern, bald ziemlich klein werden; außerdem jedoch verändert sich auf bemerkenswerte Weise die Form des vorderen Fleckes. Derselbe gewinnt bald das Aussehen eines Halbmondes (Abb. 2 l), dessen konvexe Seite nach vorn gekehrt ist, bald erscheint innerhalb seiner ein schwarzer Fleck, während die Konturen des hellen Fleckes rundlich bleiben. Beide Veränderungen sind augenscheinlich gleicher Natur: sie sind als Erscheinen des Fleckes 4 (siehe *19-signata*) auf der ihm eigentümlichen Stelle aufzufassen; dieser Fleck 4 bleibt entweder isoliert, oder verbindet sich mit der allgemeinen schwarzen Grundfärbung; infolgedessen der vordere Fleck bei *spectabilis-conspicua* mondformig wird. Letzteres war der Fall bei 25 Exemplaren (25 %) *spectabilis* und 19 Exemplaren (18,8 %) *conspicua*. Der schwarze Fleck innerhalb des hellen wird bei *spectabilis* überhaupt nicht beobachtet, bei *conspicua* dagegen ziemlich oft, und zwar bei 13,9 % der Individuen. Sowohl bei *spectabilis*, als auch bei *conspicua* ist der Halsschild meist nach dem Typus 4 gefärbt, bei *conspicua* ist Typus 5 ziemlich häufig (siehe Tab. I). Bei einer *spectabilis* und bei 5 *conspicua* fand sich der akzessorische schwarze Fleck an den Halsschildseiten.

Gruppe IV.

Beide hierher gehörigen Varietäten — *aulica* und *transversifascia* nova — sind selten, von ersterer sind mir 10 Exemplare, von letzterer nur 3 bekannt. Die Flügeldeckenzeichnung der v. *aulica* besteht in gelber Grundfärbung und einem ziemlich breiten schwarzen Saum längs dem Vorder- und Außenrand der Flügeldecken (vom Schildchen bis zur Spitze); dieser Saum entläßt am Schildchen einen mehr oder weniger entwickelten dunklen Ast, welcher an der Naht verläuft (Abb. 2 o). Der Außenrandsaum ist bei 2 Exemplaren deutlich gewellt und zeigt mehrere nach innen gerichtete stumpfe Ausbuchtungen (entsprechend Fleck 3 und 6 bei *19-signata*). Var. *transversifascia* hat glänzend schwarze Flügeldecken mit einer breiten scharfbegrenzten hellen Binde auf der Vorderhälfte; die Binde erreicht sowohl Naht als Außenrand (Abb. 2 n). Gefunden in der Umgebung von Wladiwostok im VI. 911 (Malkoff-Panina!) und in Sidemi, südlich von Wladiwostock (Suworow!). Die mir bekannten Exemplare haben die Halsschildfärbung der 3. und 4. Klasse.

Existieren Übergangsformen zwischen den Varietäten?

Bei flüchtiger Betrachtung einer langen *Harmonia axyridis*-Serie, welche in der Reihenfolge sukzessiver Verdunkelung aufgestellt ist, kann der Eindruck gewonnen werden, daß zwischen den hellsten Formen (v. *succinea*) einerseits, und den aller dunkelsten (v. *conspicua*) andererseits, eine ununterbrochene Kette von Übergangsformen existiert. Eine nähere Untersuchung zeigt jedoch, daß dieser Eindruck irrig ist, und daß zwischen allen den angegebenen 4 Varietätengruppen ein deutlicher Hiatus existiert. Schon früher wurde bemerkt, daß bei var. *19-signata* die Flecke zu Querbinden zusammenfließen und sich hierbei derart erweitern können, daß die helle Grundfarbe der Flügeldecken in den Hintergrund verdrängt wird (Abb. 2 d), wobei aber nie Andeutungen von rundlichen hellen Flecken auf dunklem Grunde entstehen, wie sie für var. *axyridis* charakteristisch sind; die Überbleibsel der hellen Zeichnung gewinnen das Aussehen unregelmäßiger, zickzackartiger, vielfach unterbrochener Binden, die sich zwischen den Teilen der mächtig entwickelten schwarzen Zeichnung hindurchwinden. Ebenso zieht die Verschmelzung der hellen Flecke bei var. *axyridis* keinerlei Annäherung an var. *19-signata* nach sich. Die infolge Flächenvergrößerung der hellen Zeichnung hier erscheinenden dunklen Flecke auf hellem Grunde erhalten niemals die regelmäßigen rundlichen Umrisse, welche v. *19-signata* eigentümlich sind, sondern behalten stets ganz unregelmäßige Formen, mit zahlreichen, nicht selten am Ende verwischten Auswüchsen (Abb. 2 e, f). Es ist sehr charakteristisch, daß sogar sehr helle *axyridis*-Individuen den schwarzen Außenrand-, Basal- und Nahtsaum behalten, welcher dagegen bei *19-signata* sogar bei extremer Verdunkelung nie auftritt. Die Fragmente der dunklen Zeichnung von *axyridis*, deren Lage den Flecken bei *19-signata* entspricht, können bei extrem hellen *axyridis*-Individuen sogar ganz verschwinden; so ist bei einem der von mir untersuchten Exemplare die ganze hintere, bei einem anderen die ganze vordere Hälfte der Flügeldecken jeglicher dunklen Zeichnung beraubt; solche Exemplare machen schon den Eindruck heller gefärbt zu sein, als normale *19-signata*, trotzdem können sie ohne Zweifel zu *axyridis* gestellt werden. Ebenso fehlen Übergänge von *axyridis* zu *spectabilis* und *conspicua*. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß bei *axyridis* die Verdunkelung in einer Verringerung der hellen Flecke dieser Form bis zur Größe von Punkten zum Ausdruck kommt, wobei keine Spur eines Größenwachstums der Flecke zu bemerken ist, welche für *spectabilis* charakteristisch sind. Andererseits besteht bei *spectabilis* und *conspicua* die Entwicklung der hellen Zeichnung niemals im Auftreten überzähliger heller Flecke, sondern bloß in einer Vergrößerung der diesen Varietäten eigentümlichen Flecke. Bei einer von mir untersuchten var. *spectabilis* sind die hellen Flecke so stark vergrößert, daß die sie trennende Binde schwarzen Pigments zu einer engen Brücke zusammengeschrumpft ist, nichtsdestoweniger

sind die Konturen der Flecke rundlich geblieben, obgleich dieselben solche Stellen eingenommen haben, wo sich bei *axyridis* und *19-signata* dunkle Zeichnungselemente befinden (Abb. 2 h). Bei einem Exemplar der var. *aulica* sind auf hellem Grunde Spuren von schwarzen Flecken erschienen, deren Form und Stellung mit *19-signata* übereinstimmt, aber beim selben Exemplar zeigt der für *aulica* charakteristische Saum mächtige Entwicklung, was eine Annäherung dieses Exemplars an *19-signata* absolut unmöglich macht. Bei einem der drei mir bekannten Exemplare der var. *transversifascia* m. (Sidemi, Suworov!) sind innerhalb der hellen Querbinde 3 schwarze Flecke zu sehen, welche den Flecken 3, 4 und 5 bei *19-signata* entsprechen, die restliche Zeichnung dieses Exemplars ist jedoch ganz die für *transversifascia* typische (Abb. 2 m) geblieben. Es sind also die soeben beschriebenen Individuen als Pseudo-Übergangsformen aufzufassen und können bei aufmerksamerer Untersuchung leicht zu dieser oder jener Varietät gestellt werden; mit anderen Worten, die Grenzen zwischen *19-signata* und *axyridis*, zwischen *axyridis* und *spectabilis*, *19-signata* und *aulica*, d. h. zwischen den hier aufgestellten 4 „Klassengruppen“ sind natürliche, und basieren auf dem zwischen ihnen existierenden Hiatus. Anders liegen die Verhältnisse mit der gegenseitigen Abgrenzung der Varietäten innerhalb einer Gruppe: die Grenzen zwischen *succinea*, *frigida*; *19-signata*, wie auch zwischen *spectabilis* und *conspicua* sind mehr oder weniger konventionell. Aber auch hier weist eine Reihe Erscheinungen darauf hin, daß hinter der künstlichen Abgrenzung etwas Reales steckt; so z. B. das obenerwähnte Fehlen der 4. und 5. Klasse der Halsschildzeichnung bei var. *succinea* und *frigida*, — und ihr Vorkommen bei var. *19-signata*; ferner das Fehlen von Exemplaren mit schwarzem Punkt innerhalb des vorderen Flecks bei var. *spectabilis*, — was wiederum bei var. *conspicua* nicht selten ist. Das oben dargelegte resümierend, gelangen wir zum richtigen Schluß, daß jede der beschriebenen Varietäten ihre eigene Amplitude der Veränderungen hat; letztere verhalten sich zu den Färbungstypen, welche wir als ursprüngliche ansehen, wie die Glieder einer normalen Variationsreihe zu ihrer Mode. Den Terminus E. S. Smirnovs (Über den Bau der systematischen Kategorien. — Russ. Zool. Journ. 1922) benutzend, können wir sagen, daß wir innerhalb der Rahmen der Art *Harmonia axyridis* Pall. eine Reihe von Formenkongregationen beobachten und daß unsere „Grundtypen“ der Färbung „Typen“ dieser Kongregationen sind. Die Schlußfolgerung wäre also, daß jede von unseren „Varietäten“ ihre eigene Reaktionsnorm besitzt, oder, kurz ausgedrückt, daß dieselben genotypisch bedingt sind. Diese Folgerung kann vorzeitig erscheinen, da keine experimentelle Nachprüfung vorliegt, aber die Summe der gewonnenen Tatsachen zwingt uns, die Richtigkeit dieser Folgerung anzuerkennen, denn die Annahme, daß zwei oder mehr solcher durch einen Hiatus geschiedener und trotzdem zusammen vorkommender, am gleichen Tage aufzufindender, Formen keine erb-

lichen Variationen seien, — diese Annahme erscheint weder wahrscheinlich, noch überhaupt denkbar.

Die geographische Verbreitung der Varietäten von *Harmonia axyridis* Pall.

Die Varietäten von *H. axyridis* sind über das kolossale Verbreitungsareal der Art durchaus nicht gleichmäßig verteilt. Wir finden eine Tatsache von bedeutendem Interesse: in verschiedenen Teilen des Areals der Spezies herrscht bald die eine, bald die andere Varietät vor, wodurch eine Reihe geographischer Rassen entsteht. Zur Orientierung in dieser Frage dient Tabelle IV, in welcher die geographischen Gebiete in der Richtung von Westen nach Osten und von Norden nach Süden geordnet sind.

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß der westliche Teil des Areals der Art fast ausschließlich von der Form *Harmonia axyridis axyridis* bevölkert wird; weiter nach Osten (im Gouv. Irkutsk und in Transbaikalien) kommt als Beimischung *H. axyridis 19-signata* hinzu; noch östlicher und südlicher wird die Population sehr bunt, aber *axyridis axyridis* findet sich hier nur noch als Seltenheit. Zur detaillierten Analyse der Verbreitung einzelner Varietäten übergehend, müssen wir uns darauf einigen, unter dem Verbreitungsgebiet einer jeden Varietät dasjenige Gebiet zu verstehen, wo sie vorherrscht, oder, jedenfalls recht gewöhnlich ist, denn die Tabelle zeigt ja, daß ausnahmsweise fast jede Varietät auf ihr sonst fremdem Gebiet auftreten kann. *H. axyridis axyridis* dominiert im ganzen westlichen Teil des Areals von Tjukalinsk und dem Irtytsch im Westen bis zum Baikal und Kjachta im Osten und Nordmongolei im Süden. Im Rayon des Baikal, in Transbaikalien und im anliegenden Teil Mongoliens (Urga) gibt sie eine Lokalrasse, welche bedeutende Neigung zur Vergrößerung der Flecke und ihrem Zusammenfließen zeigt: in diesem Gebiet haben 33% der Individuen teilweise verschmolzene Flecke, während im Gouv. Tomsk und Jenisseisk solches nur bei 5% beobachtet wurde. Die Altai-Rasse von *axyridis axyridis* wird dagegen durch die Neigung zur Verkleinerung der Flecke charakterisiert. Zwei *axyridis*-Exemplare aus dem Ussuri-Gebiet (Wjasemskaja 1889, Suwozov!) zeichnen sich durch außerordentlich entwickelte helle Zeichnung aus, welche die dunkle Grundfärbung verdrängt. *H. a. 19-signata* kommt im ganzen Verbreitungsareal der Art, ausgenommen West- und Zentralsibirien vor. (Die westlichsten bekannten Punkte sind: N.-W. Mongolien, Oberlauf der Selenga?, V. 1894, Clemenz!; Thal der oberen Selenga, Radde!; Moty im S.-W. von Irkutsk, 1869, Tschekanovsky!; Irkutsk, Jakovleff!; Wercholensk 2. IX. 1912, Rodionoff!; Dorf Melnikowa an der Lena südlich von Kirensk, 25. VII. 1912, Stschergina!). Nahe der Westgrenze ihrer Verbreitung (Gouv. Irkutsk, West-Transbaikalien) gibt *19-signata* eine Lokalrasse, welche Neigung zur Verschmelzung der dunklen Flecke und außerdem eine Störung

Tabelle IV.

	<i>succinea</i>		<i>frigida</i>		<i>19-signata</i>		<i>axyridis</i>		<i>spectabilis</i>		<i>conspicua</i>		<i>aulica</i>		Summe	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Gouv. Tomsk	—	—	—	—	—	—	125	100,0	—	—	—	—	—	—	125	100,0
Gouv. Jenisseisk	—	—	1	0,9	—	—	110	99,1	—	—	—	—	—	—	111	100,0
Gouv. Irkutsk	—	—	—	—	11	15,3	61	84,7	—	—	—	—	—	—	72	100,0
West-Transbaikalien (westlich v. 110° Br.)	—	—	3	5,1	96	44,1	30	50,8	—	—	—	—	—	—	59	100,0
Ost-Transbaikalien (östlich v. 110° Br.)	1	10(?)	2	20(?)	4	40(?)	—	—	3	30(?)	—	—	—	—	10	100,0
Amur-Gebiet	3	7,3	12	29,3	17	41,5	—	—	4	9,8	5	12,2	—	—	41	100,1
Küsten-Gebiet	125	16,7	236	31,5	285	38,0	6	0,8	44	6,0	47	6,3	6	0,8	749	100,1
Mandschurei	30	12,9	236	32,8	79	34,0	—	—	26	11,2	20	8,6	1	0,5	232	100,0
Korea	18	28,1	17	26,6	17	26,6	—	—	4	6,2	8	12,5	—	—	64	100,0
Japan	—	—	2	15,4	—	—	1	7,7	2	15,4	8	61,5	—	—	13	100,0
Nord-China (Chi-li, Schan-tung, Schan-si)	36	37,5	7	7,4	25	26,2	—	—	13	13,7	13	13,7	1	1,1	95	100,0
Zentral-China (Gan-ssu und Sze-tschwan)	2	3,7	14	26,0	22	40,7	—	—	6	11,1	8	14,8	2	3,7	54	100,0
Summe	215		370		486		333		102		109		10		1625	

der Korrelation zwischen Flügeldecken- und Halsschildfärbung zeigt; in diesen Gegenden besitzen 62,5% der *19-signata*-Individuen verschmolzene Flecke, bei vielen Exemplaren ist der Verdunkelungsgrad der Flügeldecken sehr hoch, hier findet man nämlich die aller dunkelsten Exemplare von *19-signata* überhaupt (s. oben); nach Osten von Transbaikalien findet sich ein Zusammenfließen der Flecke nur bei 15,3%, wobei der Verdunkelungsgrad meist gering ist. Wie aus Tabelle I zu ersehen, verteilen sich die verschiedenen Klassen der Halsschildzeichnung unter der Gesamtheit der untersuchten *19-signata*-Stücke wie folgt: II. Kl. bei 68%, III. 7,3%, IV. 10%, V. 3,2%; bei *19-signata* aus dem Gouv. Irkutsk und Transbaikalien jedoch sind die entsprechenden Zahlen: II. 35%, III. 10,8%, IV. 27%, V. 27,3%; hierbei fällt der Umstand ins Auge, das die dunkelsten Halsschildzeichnungen (Klasse IV u. V) manchmal in Kombination mit heller Flügeldeckenfärbung auftreten, mit anderen Worten: die Korrelation zwischen Halsschild- und Flügeldeckenfärbung ist gestört. Besonderes Interesse und Bedeutung gewinnen diese Tatsachen, wenn man sich dessen erinnert, daß diese Anomalien von *19-signata* gerade in demselben Gebiet beobachtet werden, wo die oben beschriebene Rasse von *axyridis axyridis* vorkommt, welche die Tendenz zur Aufhellung durch Zusammenfließen der hellen Flecke hat, — kurz gesagt, im Gebiet, wo sich die beschriebenen zwei Varietäten (*a. axyridis* und *a. 19-signata*) vermischen; dabei ist es erwähnenswert, daß die Prozesse eine besondere Gespanntheit im Rayon von Kjachta und Troitzkossawsk erreichen, wo — nach dem untersuchten Material zu urteilen — beide uns interessierende Biotypen gleich häufig sind. Nach Osten von Tschita, im östlichen Transbaikalien verschwindet *axyridis axyridis* allmählich und gleichzeitig erlangt *axyridis 19-signata* ihren normalen Habitus; ohne denselben zu verändern erreicht sie weiter im Osten den Stillen Ozean. Das oben angeführte wird am einfachsten durch die Hypothese erklärt, daß die „normale“ Färbung der *a. axyridis* und *a. 19-signata* durch mehrere Faktoren bedingt wird, wobei einer von ihnen die Zugehörigkeit des Individuums zu dieser oder jener Varietät bedingt, während die übrigen ihn nach dieser oder jener Richtung modifizieren; im Gebiet, wo *a. axyridis* und *a. 19-signata* getrennt vorkommen, halten sich diese Faktoren die Wage, so daß „normale“ Färbung der entsprechenden Biotypen entsteht; in Gebieten wo Hybridisation möglich ist, geschieht Austausch der modifizierenden Faktoren, — daher der Effekt, den wir als Zerfall der korrelativen Beziehungen wahrnehmen. Es sei hier auch bemerkt, daß diese Erscheinungen schwerlich als Modifizierung durch den Einfluß geographischer Bedingungen ausgelegt werden können, da sie bei *axyridis* und *19-signata* in entgegengesetzter Richtung verlaufen: Aufhellung bei ersterer und Verdunkelung bei letzterer; von Saison- oder ökologischem Polymorphismus kann hier, wie bereits bemerkt wurde, nicht die Rede sein, da, nach den Fundorten zu urteilen, die verschiedensten Typen an ein und demselben Tage am selben Orte vor-

kommen. Die größte relative Häufigkeit erlangt *H. a. 19-signata* im Amur- und Küstengebiet, wo sie die gewöhnlichste Varietät ist, während sie auf den Inseln Japans ihren Vorrang an andere abtritt.

H. a. frigida spielt eine nicht unbedeutende Rolle als Bestandteil der Artpopulation im Bassin des Amur, im Küstengebiet, in der Mandshurei, Korea, China (vgl. Tabelle IV), kommt aber hin und wieder auch westlicher vor: unweit Kjachta (Ustj-Kiran, am Fluß Tshikoje 30. VI. 1903. Chomse!), in Mongolien (Thal der oberen Selenga, Radd e!) und geht sogar bis zur Sajan-Gebirgskette (Terteki, Kreis Minussinsk, 28. VIII. 1903, Langwagen!).

H. a. succinea ist östlich der Gebirgskette des Großen Chingan nicht bekannt, aber im Küstengebiet, Korea, Mandshurei und China häufig; in Nordchina (Prov. Schan-ssi) scheint sie zu dominieren. Aus Japan ist sie mir nicht bekannt.

H. a. spectabilis ist von Transbaikalien (Ingoda; Burjatsky Mir II. VI. 1898, Suworov!; Nertschinsk 17. VI. 1913, Dolf!; 13. VII. 1913, Kasakoff!), bis Japan und Zentralchina inclusiva (Lun-an-fu 1893, Beresovsky!) verbreitet, scheint jedoch nirgends bedeutende Rolle zu spielen (die Zahl für Ost-Transbaikalien in Tabelle V erklärt sich durch karges Material).

H. a. conspicua kommt vom Amur-Gebiet (Radevka am Amur, 1876, Christoph!) und vom Großen Chingan (Chingan merid., Khotan-nor, 1891, Putiata!) im Westen, bis Japan (Hakodate, Nagasaki) im Osten und Zentralchina (Hankou 19. XI. 1874, Pjassetzky!; Lun-an-fu 1893, Beresovsky!; Kan-ssu 1885, Potanin!) im Süden. Soweit man nach dem kargen Material aus Japan urteilen kann, dominiert dort *conspicua*, wenigstens steht sie in allen Japan-Ausbeuten, welche ich durchgesehen habe, an erster Stelle.

H. a. aulica ist aus dem Küstengebiet (Wladiwostok, Nikolsk-Ussurijsky, Ussuri, Khangou-sa) und Zentralchina (Gan-ssu, Hoi-sjan 20. VI. 1893, Beresowsky!; Sse-tschuan, 1885, Potanin!) benannt, überall als Seltenheit.

Das Verbreitungsareal von *H. a.* zerfällt also in 3 Teile: 1. den westlichen vom Irtysh bis West-Transbaikalien und Mongolien; in diesem Gebiet dominiert *H. a. axyridis*; 2. den östlichen: Ostsibirien, Mandshurei, China und Korea — ein Gebiet mit sehr gemischter Population, worin *H. a. 19-signata* vorherrscht; 3. den japanischen — mit wahrscheinlichem Dominieren von *H. a. conspicua*. In Sibirien verläuft die Grenze zwischen den zwei ersten Unterarealen augenscheinlich längst der Jablonny-Gebirgskette und Mittel-Transbaikalien. Hier, in der Gegend von Tschita, wird die Art selten (nach ihrem Fehlen in außerordentlich reichhaltigen Ausbeuten aus der Umgegend von Tschita zu urteilen, welche ich durchgesehen habe), obgleich sie weiter nach Westen und Osten der gewöhnlichste Gotteskäfer Sibiriens ist. Obwohl eine Detaillierung unserer Kenntnisse über die Verbreitung von *H. axyridis* äußerst wünschenswert wäre,

besonders in bezug auf China und Japan, und obwohl unsere jetzigen Kenntnisse durchaus nicht vollständig zu nennen sind, so ist es doch schon augenblicklich ganz klar, daß wir in *H. axyridis* das Beispiel einer Art erblicken, welche sich auf dem Wege zur Bildung einer Reihe geographischer Rassen durch Differenzierung derselben aus der ursprünglichen gemischten Population befindet. Eine solche gemischte Population findet sich gegenwärtig in China und Ostsibirien, während in Westsibirien der Rassenbildungsprozeß zur Bildung einer schon in bedeutendem Maße — durch einen gewissen Komplex von Merkmalen — in sich abgeschlossenen Rasse geführt hat. Diesen Differenzierungsprozeß einer gemischten Population in gleichartigere und schärfer begrenzte Gruppen kann man sich am einfachsten als Folgeerscheinung der Selektion gewisser Biotypen in den entsprechenden Gebieten vorstellen. Zur Zeit ist es nicht möglich, die biologischen Momente zu ergründen, welche als Ursache dieser Selektion gelten könnten; wenigstens gelingt es sie weder mit klimatischen, noch phytogeographischen Bedingungen zu verbinden; so dominiert z. B. der Biotyp *H. a. 19-signata* sowohl unter den klimatischen Bedingungen des Küstengebietes bei Chabarowsk (49° nördl. Br.) als auch Zentralchinas (33° nördl. Br.). Man soll aber nicht außer acht lassen, daß die Biologie unserer Art unerforscht ist, und ferner, daß die genetische Struktur, welche Ursache des Auftretens verschiedener Flügeldeckenzeichnung ist, sich gleichzeitig als Erscheinungsursache anderer Merkmale von größerem ökologischen Werte erweisen könnte.

Schlußfolgerungen und Diskussion.

Wenn wir die Variabilität der *Harmonia axyridis* vom Gesichtspunkte des Systematikers und Zoogeographen bewerten, so sind wir gezwungen die einzelnen Varietäten als geographische Formen anzuerkennen; dieses kann wenigstens in bezug auf *axyridis axyridis*, bei ihrer Gegenüberstellung den anderen, keine Zweifel nachrufen, da für dieselbe ein bestimmtes Verbreitungsareal angegeben werden kann. Wollen wir jedoch die von uns untersuchte Form genauer interpretieren, so stoßen wir auf bedeutende Schwierigkeiten. In der Tat: das System der niederen (in bezug auf die Spezies) taxonomischen Einheiten, welches gegenwärtig von den meisten Systematikern akzeptiert ist (System A. Semenov-Tjan-Schanskij), enthält zwei geographische Kategorien: Unterart (Subspezies) und Nation (*natio*), und eine gewissermaßen die Mitte zwischen geographischen und nicht geographischen Kategorien haltenden: Morphe (*morpha*). Die zwei ersten Kategorien sind streng geographisch, haben ein deutlich umgrenztes Areal, an dessen Peripherie sie gewöhnlich durch eine Reihe von Übergangsformen in die „Stammform“ übergehen; endlich wird besonderes Gewicht darauf gelegt, daß Individuen, die nach ihren Merkmalen zu einer bestimmten Subspezies oder *Natio* gezählt werden müssen, nicht im Mittelpunkte des Areals anderer Subspezies oder *Nationes* vor-

kommen dürfen. Wenden wir dieses Kriterium an *H. a. axyridis* an, so können wir letztere weder als Subspezies noch als Natio ansehen, da zu dieser Varietät gehörende Individuen im Amurgebiet und in Japan — also weit entfernt vom Gebiete ihres Vorherrschens — angetroffen werden. Unter einer Morpha wird das Resultat der Einwirkung äußerer Faktoren (Temperatur, Feuchtigkeit etc.) verstanden; die Morpha kann überall im Verbreitungsareal der Art auftreten; die ihr angehörenden Individuen können unter Individuen der „typischen“ Form verstreut sein. *H. a. axyridis* kann auch nicht als Morpha gelten, erstens weil das Resultat direkter Einwirkung des Milieus nur zu nicht-erblichen Modifikationen führen kann, — wir jedoch qualifizieren die Formen unserer Art als unbedingt erbliche Einheiten; zweitens erlaubt es die ganze Gesamtheit der uns zur Verfügung stehenden Tatsachen, die Varietäten von *H. a.* weder mit irgendwelcher „Statio“ noch Saison in Verbindung zu bringen, wie dies schon früher konstatiert wurde. Nicht-geographische Formen werden als Aberrationen (nicht erbliche individuelle Abweichungen, areallose Formen) qualifiziert. Das Gesagte resümierend, kommen wir zum Schluß, daß das zur Zeit anerkannte System der taxonomischen Einheiten keine Kategorien kennt, welche zu *H. a.* passen: fassen wir nur die geographische Verbreitung der einzelnen Varietäten, z. B. *a. axyridis*, ins Auge, so kommen wir zum Resultat, daß letztere an einem Orte (Westsibirien) als Subspezies, an anderen Orten dagegen als Aberration auftreten kann. Uns zur Literatur wendend, finden wir, daß ähnliche Erscheinungen keine Seltenheit vorstellen und bei vielen Arten aus verschiedenen Gruppen des Tierreichs bekannt sind. Die Lepidopterologen haben sie bei einer Reihe von Schmetterlingen konstatiert und sogar einen besonderen Terminus: *variatio et aberratio* (*var. et ab.*, siehe Staudinger) dafür eingeführt; Heikertinger (1923, S. 22) findet dieselbe Erscheinung bei Käfern und schlägt dafür den Ausdruck „*aberratio localis*“ vor, welcher nicht als glücklich gewählt bezeichnet werden kann, da er einen inneren Widerspruch enthält (*aberratio* = nicht-geographische, nicht-lokale Form); auf dieselbe Erscheinung weist nachdrücklich Federley (1920) hin; Ridgway (1914, zitiert nach Gates 1917) teilt über die Waldohreule (*Asio otus*) mit, daß im Verbreitungsareal einer Unterart manchmal Individuen vorkommen, welche mit solchen einer anderen, geographisch sehr weit entfernten Unterart, übereinstimmen. Es ist interessant, daß auch Sumner (1920, p. 373) gezwungen ist, die gleiche Erscheinung bei *Peromyscus* festzustellen, obgleich sie in gewissem Grade mit den Ansichten des Autors selbst im Widerspruch steht. Uns auf diese wenigen Beispiele beschränkend, sehen wir doch, daß die Erscheinung, welche wir bei *H. a.* bemerkt haben, keine Seltenheit vorstellt, sondern im Gegenteil einer genügenden Anzahl von Systematikern bekannt ist; nur tritt sie möglicherweise bei *H. a.* schärfer hervor als in anderen Fällen. Von unserem Gesichtspunkt ist sie von hervorragendem Interesse, da sie uns den Weg

zeigt, auf welchem sich geographische Rassen (Subspezies, natio) aus nicht-geographischen Varietäten (Aberratio) formieren. Den gegenwärtigen Anschauungen gemäß können geographische Rassen verschiedener Natur sein: 1. rein phänotypische, durch direkte Einwirkung äußerer Faktoren bedingte Modifikationen und 2. erbliche Rassen, welche sich wahrscheinlich auf dem Wege der Selektion der (in manchen Gebieten — dieser, in anderen — jener) Biotypen gebildet haben (siehe Baur 1922, S. 365, Federley 1920, p. 254, 255). Wenn vom Gesichtspunkt des Genetikers diese beiden Rassenkategorien grundverschiedene Erscheinungen sind, so sind sie vom Gesichtspunkt eines Systematikers, welcher in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle mit totem Material operiert, allgemein gesprochen, kaum zu unterscheiden, besonders in den so häufigen Fällen, wo der Systematiker über ein an Individuenzahl sehr beschränktes Material verfügt. Und wenn die erste Rassenkategorie tatsächlich das Resultat direkter Einwirkung des Mileus ist, so kann die Herkunft der zweiten Kategorie nicht auf diese Weise ausgelegt werden; dies ist der Grund warum das gegenwärtige System der niederen taxonomischen Einheiten, welches im allgemeinen auf Lamarckistischer Grundlage aufgebaut ist, sich als unbefriedigend erweist, sobald wir zur Betrachtung der Rassen der zweiten Kategorie übergehen, während aber gerade diese Rassen, nach Ansicht der Mehrzahl zeitgenössischer Biologen, als Anlage neuer Arten, als Stadium der Artbildung besonders wichtig sind. Gerade das sind augenscheinlich die Rassen von *Harmonia axyridis*.

Wie bereits oben auseinandergesetzt, stellen wir uns die Entstehung erblicher geographischer Rassen (d. h. Rassen der zweiten Kategorie) als Folgeerscheinung des Selektionsprozesses vor. In der Sprache der Systematiker heißt das soviel, daß Aberrationen, in gewissen Teilen des Artareals vorherrschend geworden, die „typische Form“ verdrängen und zu Anfängen der Unterarten werden; das Zwischenstadium ist ein solches, wo in gewissen Teilen des Areals eine bestimmte „Aberration“ bedeutend häufiger ist, als in anderen (was gerade bei *H. a.* der Fall ist). Um Mißverständnissen vorzubeugen, muß hier gleich bemerkt werden, daß der systematische Begriff „Aberratio“ vom Gesichtspunkt der Genetik grundverschiedene Erscheinungen in sich birgt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß ein Teil der Aberrationen nichts anderes ist, als Modifikationen, hervorgerufen durch Lebensbedingungen, aber zur Zeit sind genügend viel Beispiele bekannt, wo „Aberrationen“ sich als vollständig stabile erbliche Abänderungen erweisen, welche bei einer Kreuzung mit der „typischen“ Form mendeln. So hat Harrison gezeigt, daß bei der Kreuzung von *Tephrosia crepuscularia* mit ihrer melanistischen ab. *delamerensis* und *T. bistortata* mit der melanistischen ab. *passetii* die Merkmale der Aberration bei F_1 dominieren, während bei F_2 der Zerfall 3:1 beobachtet wird (1920); dasselbe fand Bowater (1914) bei *Amphidasys betularia* und *Odontoptera bidentata* mit ihren melanistischen

Aberrationen; Standfuß (1914) bei *Agria tau* mit ab. *melaina*, *ferenigra* und *subcoeca*; Onslow (1921) bei *Diaphora mendica* und var. *rustica*, ferner (1921) bei *Hemerophila abruptaria* und ab. *fuscata*; (1920) bei *Boarmia consortaria* und var. *consobrinaria*; (1919) bei *Tephrosia consonaria* und var. *nigra*; Goldschmidt (1921) zeigte, daß bei *Lymantria monacha* die Aberrationen genotypisch bedingte Formen sind, bedingt durch das Mendeln einer Reihe Faktoren; derselbe (1922) klärte auf, daß die Merkmale der *Argynnis paphia* ab. ♀ *valesina* nach dem Typus der geschlechtskontrollierten Vererbung weitergegeben werden; Nabours (1917) und Bellamy (1917) stellten die erbliche Struktur der Aberrationen bei *Paratettix* und *Tettigidea* (*Orthopt.*) fest; zur Genüge bekannt sind die Resultate der Arbeiten Jakobsons (De-Meijere) mit den Formen (Aberrationen) der ♀♀ von *Papilio memnon*. Sehr interessant sind die Resultate der Arbeiten Federleys (1920), der die Vererbung bei *Spilosoma lubricipeda* und ihrer var. (ab.) *zatima* untersuchte. *Zatima* ist nur in einem Teile des Verbreitungsareals der Art (im Nordseegebiet) gewöhnlich, in dieser Beziehung an das Verhalten der von uns beschriebenen Varietäten von *Harmonia axyridis* erinnernd. Bei Kreuzung mit der typischen Form vererbte *zatima* ihre Eigentümlichkeiten nach Mendels Gesetz, aber die Spaltung wurde durch die Polymerie der Faktoren kompliziert; hierbei zeigte sich, daß sogar unbedeutende Abänderungen der Färbung von *zatima* und der typischen Form, welche von Systematikern nicht einmal als Aberrationen, sondern als „geringe individuelle Abweichungen“ bezeichnet werden, genotypisch bedingt sind. Bei Käfern sind überhaupt wenig Fälle von erblichen Aberrationen bekannt; es sei jedoch an die Resultate der Arbeit Toners (1906) mit *Leptinotarsa* erinnert; über Coccinelliden — was für uns besonders wichtig ist — wissen wir, daß die Aberration *6-postulata* bei Kreuzung mit ihrer Stammform *Adalia bipunctata bipunctata* sich vererbt, wobei erstere dominierend ist; ich bemerke noch, daß ich bei Untersuchungen über die geographische Verbreitung der Aberrationen von *Adalia bipunctata* auf Erscheinungen stieß, welche den bei *Harmonia axyridis* beschriebenen sehr ähnlich sind. Jonson (1910) hat in seiner umfangreichen Arbeit über die Variabilität der Coccinelliden einwandfrei gezeigt, daß ihre Aberrationen erblich sind und daß in manchen beobachteten Fällen von Mendeln gesprochen werden kann, obgleich wir vom Standpunkt der gegenwärtigen Anforderungen, welche an die Resultate hybridologischer Analysen gestellt werden, die Angaben Jonsons nicht besonders hoch bewerten können, aber für unseren Zweck genügen sie vollkommen, da sie die Erbllichkeit zahlreicher Coccinelliden-Aberrationen über alle Zweifel erheben. Die oben angeführten Literaturzitate (deren Zahl sich bedeutend vermehren ließe) genügen zur Bekräftigung des aufgestellten Satzes, daß Aberrationen — wenigstens sehr viele von ihnen — erblich sind.

Die Hypothese der Rassenbildung auf dem Wege der Biotypenselektion, welche von Systematikern als Aberrationen qualifiziert werden, kann einstweilen nicht als experimentell genügend nachgeprüft angesehen werden, vor allem wegen der technischen Schwierigkeiten eines solchen Experiments.

Gegen den Zusammenhang zwischen Aberrations- und Subspezies-Kategorie wurde ein sehr ernster Einwand erhoben: eine Aberration, soweit sie erblich ist, unterscheidet sich von der Stammform durch ein Gen, eine Subspezies — wahrscheinlich durch viele. Der Systematiker faßt diese Differenz so auf, daß die Aberration durch ein (wenn auch noch so scharfes) Kennzeichen abweicht, die Subspezies aber durch einen Komplex von (wenn auch im einzelnen unbedeutenden) Merkmalen. Auf diesen Umstand weist auch Goldschmidt (1920) hin, in Anbetracht dessen er die Erscheinung „lokalisierter Mutationen“ (= lokalisierte Aberrationen) für bedeutungslos für die Artbildung hält. Hierzu muß bemerkt werden, daß erstens die Veränderung eines Gens Veränderungen einer ganzen Reihe von Kennzeichen des Organismus hervorrufen kann, von denen wir nur wenige zu bemerken imstande sind (Morgan-Nachtsheim 1921, p. 203), und daß zweitens die Selektion, welche geographische Rassen differenziert, zweifellos mit einer Reihe von Genen operiert. *Harmonia axyridis axyridis*, die in Westsibirien lebt und *Harmonia axyridis 19-signata* von der Küste des Stillen Ozeans unterscheiden sich augenscheinlich durch eine Reihe von Genen; dafür sprechen die Erscheinungen, welche sich in der Übergangszone abspielen, wo diese „Varietäten“ sich vermischen (Transbaikalien, s. oben). Also sind die vereinzelt, von uns als *axyridis axyridis* qualifizierten Exemplare von der Küste des Stillen Ozeans genotypisch wahrscheinlich keineswegs mit den westsibirischen identisch, was auch in ihrem Äußeren zum Ausdruck kommt (s. oben); wenn sie trotzdem als *axyridis axyridis* qualifizieren, so geschieht das nur darum, weil wir die „Varietäten“ *axyridis* und *19-signata* rein übereinkünftig durch ein einziges Merkmal trennen. Nichtsdestoweniger ist das Vorkommen von *axyridis axyridis* im fernen Osten Asiens von hervorragendem Interesse, da diese „Aberration“, welche wenn auch nur einen Teil der Kennzeichen der Unterart *axyridis axyridis* trägt, uns den wahrscheinlichen Weg der Subspezies-Formierung weist. Die an *Harmonia axyridis* beobachteten Tatsachen sprechen dafür, daß die bei einer geographischen Rasse integrierten Kennzeichen zerstreut bei Individuen aus dem Verbreitungsgebiet einer anderen Rasse vorkommen; dieses gestattet die Annahme, daß es sich mit den Elementen der Genotype dieser Rasse ebenso verhält; und falls die Richtigkeit dieser Annahme bei experimenteller Nachprüfung durch Kreuzungsversuche nachgeprüft würde, so wäre damit auch der Schlüssel zum Verständnis des Rassenbildungsprozesses gefunden.

Zitierte Literatur.

- Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin. 5.—6. Aufl. 1922.
- Bellamy, A. W., Studies of inheritance and Evolution in Orthoptera. IV. Multiple allelomorphs and inheritance of color patterns in Tettigidea. Journ. of genetics. VII, 1917, p. 55—70.
- Bowater, Heredity of Melanism in Lepidoptera. Journ. of genetics. III, 1914, p. 294—315.
- Federley, H., Die Bedeutung der polymeren Faktoren für die Zeichnung der Lepidopteren. Hereditas B. I, 1920, S. 221—269.
- Gates, R., The Mutation Theory and the Species Concept. Americ. Natur. LI, N. 610, 1917, p. 577—596.
- Goldschmidt, R., Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vorträge und Aufsätze . . . Entwicklungsmech. d. Organ. Roux. Heft XXIV, 1920.
- , Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. III. Der Melanismus bei der Nonne, *Lymantria monacha* L. Zeitschr. f. induct. Abst.- u. Vererbungsl. XXV, 1921, S. 89—163.
- , *Argynnis paphia-valesina*, ein Fall geschlechtskontrollierter Vererbung b. Schmetterlingen. Genetica IV, 1922, Nr. 3—4, S. 247—278.
- Harrison, H., The inheritance of Melanism in the genus *Tephrosia* (*Ectropis*) with some considerations of unit characters under crossing. Journ. of genetics. Vol. X, No. 1, 1920, p. 61—85.
- Heikertinger, F., Ein neues System der Varietätenbezeichnung. Das freie Attribut. Entomolog. Blätter, 19. Jhrg., 1923, SS. 18—29, 80—86.
- Jonson, R., Determinate evolution in the color pattern of the lady-bettles. Carnegie Inst. Publication No. 122, 1910.
- Morgan, Th. — Nachtsheim, H., Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Berlin 1921.
- Nabours, R., Studies of inheritance and Evolution in Orthoptera. Journ. of genetics. Vol. III, 1917, p. 1—54.
- Onslow, H., Melanism in *Tephrosia consonaria* (var. *nigra* Bankes). Journ. of genetics. Vol. IX, 1919, p. 53—60.
- Onslow, H., The inheritance of wing color in Lepidoptera. Melanism in *Boarmia consortaria* (var. *consobrinaria* Bhh.). Journ. of genetics. Vol. IX, 1920, p. 339—374.
- , *Diaphora mendica* Cl. and var. *rustica* Hb. Journ. of genetics. Vol. XI, 1921, p. 277—292.
- , Melanism in *Hemerophila abruptaria* (var. *fuscata* Tutt.). Journ. of genetics. Vol. XI, 1921, p. 293—298.
- Standfuß, M., Mitteilungen zur Vererbungsfrage unter Heranziehung der Ergebnisse von Zuchtexperimenten mit *Agria tau* L. Mitt. der Schweiz. Entomol. Gesellsch. Bd. XII, 1914, S. 5—6.
- Sumner, F., Geographical variation and mendelian inheritance. Journ. of experim. Zoology. Vol. XXX, 1920, No. 3, p. 369—403.
- Tower, W. L., An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. Carnegie Inst. Publication No. 48, 1906.