

(Aus der Genetischen Abteilung des Kaiser Wilhelm-Instituts für Hirnforschung,
Berlin-Buch.)

ÜBER GERICHTETE VARIABILITÄT BEI COCCINELLIDEN.
I. ALLGEMEINE EINLEITUNG UND ANALYSE DER ERSTEN
PIGMENTIERUNGSETAPPE BEI COCCINELLA 10-PUNCTATA.

Von

S. R. ZARAPKIN.

Mit 26 Textabbildungen.

(Eingegangen am 12. Dezember 1929.)

	Inhalt.	Seite
I.	Variabilität der Pigmentierung bei Coccinelliden	719
1.	Einleitung.	719
2.	Gerichtete Variabilität bei Coccinelliden	720
3.	Entwicklung der Elytrenzeichnung bei <i>Adalia</i>	722
	A. <i>Adalia frigida</i>	722
	B) <i>Adalia bothnica</i>	724
4.	Der Pigmentierungsprozeß bei <i>Subcoccinella 24-punctata</i>	726
II.	Analyse der ersten Pigmentierungsetappe	727
5.	Die Variabilität der <i>Coccinella 10 punctata</i>	727
6.	Gesetzmäßigkeit der Fleckenentstehung bei <i>Coccinella 10-punctata</i>	729
7.	Hypothese zur Erklärung der gerichteten Variabilität der Fleckenzahl	732
8.	Schlußbemerkungen	734
9.	Zusammenfassung	735
10.	Literatur	736

I. Variabilität der Pigmentierung bei Coccinelliden.

1. Einleitung.

Die gerichtete Variabilität wurde schon von vielen Autoren von verschiedenen Standpunkten aus erörtert. EIMER (1898) hat auf Grund von Untersuchungen an Schmetterlingen und Vögeln seine Theorie der Orthogenese aufgestellt. Der rein phylogenetische und teleologische Inhalt dieser Theorie hat dazu beigetragen, daß die der Theorie zugrunde liegenden empirischen Tatsachen von späteren Forschern vernachlässigt wurden. Ein die Zeichnungsvariabilität bei *Coccinellidae* betreffender Erklärungsversuch findet sich bei SCHRÖDER; dieser Autor versucht die gerichtete Zeichnungsvariabilität bei Coccinelliden mit dem HAECKEL'Schen biogenetischen Gesetz in Zusammenhang zu bringen. SHELFORD (1917) hat den Mechanismus der Elytrenmusterbildung bei *Cicindeliden* untersucht; dabei hat er festgestellt, daß das Pigment den Elytrenadern folgende Längsstreifen und Querzonen bildet, die an bestimmten Stellen auftreten, wobei manche bestimmte Teile der Elytren immer pigmentfrei bleiben. Der Analyse des Flügelusters bei Schmetterlingen sind die Arbeiten von SCHWANWITSCH (1929) gewidmet. In vielen Fällen sind gerichtete Variationsreihen beschrieben worden, ohne daß auf ihre

Gesetzmäßigkeiten die Aufmerksamkeit gelenkt wurde. Der Orthogenesis bei den Vögeln wurde eine neue Arbeit von VOLČANECKIJ (1927) gewidmet. Auf botanischem Gebiet ist die interessante Arbeit von KRENKE (1927) über die Analyse der gerichteten Variabilität zu erwähnen.

Eine ausführliche Analyse der gerichteten Färbungsvariabilität bei *Hummeln* hat O. VOGT durchgeführt. Dabei hat er den Begriff der „*Eunomie*“ aufgestellt, der den phylogenetischen und teleologischen Begriff der Orthogenesis ersetzen soll. O. VOGT behandelt Merkmale, die bei Zunahme sich räumlich ausdehnen. Als eunomisch bezeichnet er dabei eine gerichtete Ausdehnung, die innerhalb einer systematischen Sippe fast keine Ausnahmen (sogenannte *Metabolen*) aufweist. Eine identische Eunomie existiert höchstens für nahe verwandte Arten eines Subgenus, meist aber nur für kleinere Sippen. O. VOGT hat ferner bei gewissen Hirnkrankheiten (also pathologischen Variationen) eine eunomische Ausdehnung des Krankheitsprozesses nachgewiesen. Für eine Reihe von Fällen hat er dabei gezeigt, daß die Ausdehnung des Krankheitsprozesses in den einzelnen Erkrankungsstadien (= Variationsklassen) jedesmal scharf mit anatomisch und physiologisch spezifischen Hirngebieten zusammenfällt. C. VOGT und O. VOGT führen in diesen Fällen, die Eunomie auf eine bestimmte, eine Kehrseite der physiologischen Differenzen darstellende Abstufung der Vulnerabilität (*Pathoklise*) zurück. Wieweit neben dieser *bioklinen* Eunomie eine Eunomie auch auf grob mechanisch wirkende Faktoren, speziell auf derartig bedingte Verschiedenheiten der Ernährung und des Stoffwechsels, etwa im Sinne der oben erwähnten SHELFORDSchen Erklärung der Elytrenfärbung der *Cicindelen*, beruhen kann, ist nach O. VOGT durch die weitere Forschung erst klar zu stellen.

Eine detaillierte Analyse der eunomischen Variabilität bei *Bombus agrorum* wurde in letzter Zeit von E. KRÜGER durchgeführt (1928). Bei *Coccinellidae* und manchen anderen Coleopteren wurden eunomische Reihen von SCHILDER aufgestellt (VOGT 1926). W. REINIG hat bei *Dros. funebris* einen Fall beschrieben, in dem die Richtung des eunomischen Variierens in der phänotypischen Manifestierung eines erblichen Faktors, der Queraderunterbrechungen an den Flügeln hervorruft, durch verschiedene Temperaturen beeinflusst werden kann (REINIG 1928).

Die vorliegende Arbeit ist der Analyse der gerichteten Zeichnungsvariabilität bei *Coccinelliden* gewidmet. Der Zweck dieser Untersuchung ist, wenn möglich, durch Anwendung statistischer Methoden allgemeine Schemen der gerichteten Variabilität bei *Coccinelliden* aufzustellen, die als Arbeitshypothesen für eine weitere experimentelle Analyse dienen können.

2. Gerichtete Variabilität bei *Coccinelliden*.

Gerichtete Variationsreihen bei *Coccinelliden* wurden, wie schon erwähnt, von SCHILDER zusammengestellt und von O. VOGT beschrieben (O. VOGT 1926). Um diese Erscheinung genau zu analysieren, habe ich eine Untersuchung der Zeichnungsvariabilität bei mehreren *Coccinelliden*-arten unternommen. Als Material diente mir die außerordentlich reichhaltige, sich im Besitze von O. VOGT befindende FRANKSche *Coccinelliden*-sammlung. Aus der großen Zahl der *Coccinelliden*-arten wählte ich diejenigen aus, die besonders stark variieren und zugleich durch eine große Individuenzahl in der Sammlung vertreten sind. Dieses sind: *Adalia bipunctata*, *Ad. bothnica*, *Ad. frigida*, *Coccinella 10-punctata*, *Subcoccinella 24-punctata* und *Propylaea 14-punctata*. Zwei von diesen Arten

Coccinella 10-punctata und *Propylaea 14-punctata*, wurden besonders eingehend analysiert.

Die oben erwähnten Coccinellidenarten zeigen ein mehr oder weniger kopliertes Flügeldeckenmuster. Auf der hellgelben, rötlichen oder bräunlichen Grundfärbung der Elytren und des Prothorax treten schwarze oder dunkelbraune Flecke in verschiedener Zahl auf. Die Flecke sind fast immer scharf begrenzt und haben zuweilen eine typische konstante Form (*Propylaea 14-punctata*). Bei jeder Art sind die Flecke in einer typischen und streng bestimmten Ordnung symmetrisch auf der rechten und linken Flügeldecke verteilt. Auf dem Prothorax sind die Flecke auch symmetrisch um einen zentralen Punkt herum verteilt. Die Flecke bilden auf den Elytren *Längs-* und *Querreihen*. Meistenteils sind drei bis vier Längsreihen und ebensoviel Querreihen vorhanden. Die Längsreihen bezeichne ich durch I, II, III und IV (von der Naht aus gezählt). Die Querreihen bezeichne ich als: *a-Zone*, *b-Zone*, *c-Zone* und *d-Zone* (vom Halsschild gerechnet). Nicht alle Arten zeigen eine für sie typische Fleckenzahl; bei manchen Arten variiert die Fleckenzahl von 0 bis zu einem gewissen Maximum, das meistens zugleich die für die gegebene Art typische Fleckenzahl darstellt. Bei manchen Arten trifft man außerdem Formen an, bei denen Fleckenverbindungen in verschiedenen Kombinationen auftreten, die manchmal zum fast vollständigen Schwarzwerden der Elytren führen.

SCHRÖDER beobachtete bei *Ad. bipunctata* (SCHRÖDER 1901) und JACOBSON bei *Coccinella 10-punctata* (JACOBSON 1900), daß die Käfer ungefärbt aus den Puppen entschlüpfen. Die Färbung entwickelt sich allmählich während der ersten Stunden bzw. Tage. Die einzelnen Fleckenpaare entstehen eins nach dem anderen in streng gesetzmäßiger Reihenfolge. Die Stufen, die der Zeit des Auftretens der einzelnen Fleckenpaare entsprechen, bilden also eine streng eunomische Reihe. Bei einem Teil der Individuen hört der Pigmentierungsprozeß auf der einen oder anderen Stufe auf: So entstehen die Formen mit unvollständiger Fleckenzahl. Bei anderen verläuft der Pigmentierungsprozeß bis zur Bildung der vollen Fleckenzahl: So bildet sich die *Forma typica*. Bei manchen Individuen verläuft schließlich der Pigmentierungsprozeß noch weiter: es entstehen Fleckenverbindungen und manchmal auch überzählige Flecke.

Fleckenverbindungen können auf verschiedenen Wegen zustande kommen: Entweder durch unmittelbare Berührung der nebeneinander liegenden Flecke oder durch Bildung von Pigmentbrücken, die zwei Flecke miteinander verbinden. Der Prozeß der Fleckenverbindung führt zur Bildung komplizierter Zeichnungen. Nach Vollziehung der Fleckenverschmelzungen kann der Pigmentierungsprozeß manchmal noch weiter verlaufen. Die Pigmentbrücken und die Stellen der Fleckenberührungen verbreiten sich und die hellen Flecke der Grundfärbung werden schmaler

(*Forma pustulata*). Die weitere Pigmentierung kann schließlich bei manchen Arten zur Entstehung ganz schwarzer Formen führen (*Forma unicolor nigra*). Der Pigmentierungsprozeß kann also bei gewissen Coccinelliden in drei Etappen eingeteilt werden: 1. *Etappe der Fleckentstehung*, 2. *Bildung komplizierter Zeichnungen durch Fleckenverbindungen* und 3. *Etappe des vollständigen Schwarzwerdens*. Es ist bequem, diese drei Perioden einzeln zu betrachten, denn die Gesetzmäßigkeiten, die dem Pigmentierungsprozeß während der drei Perioden zugrunde liegen, können verschieden sein.

3. Entwicklung der Elytrenzeichnungen bei *Adalia*.

Ich habe drei *Adalia*-Arten untersucht: *Ad. bipunctata*, *Ad. frigida* und *Ad. bothnica*. Die Entwicklung der Pigmentierung bei *Ad. bipunctata* wurde schon von SCHRÖDER eingehend analysiert (SCHRÖDER 1901). Nachdem hat SCHILDER die Zeichnungsvariabilität bei dieser Art in eine eunomische Reihe zusammengestellt, die von O. VOGT beschrieben wurde (O. VOGT 1926). Ich werde die Resultate meiner Arbeit mit *Adalia bipunctata* hier nicht anführen, da sie mit denjenigen der oben erwähnten Autoren übereinstimmen.

A. *Adalia frigida*.

Auf den Abb. 1, 2, 3 und 4 sind vier Grundformen der Zeichnung dieser Art schematisch dargestellt. Auf dem Halsschilde befinden sich bei *Ad. frigida* fünf Flecke, die in einem Halbkreis um den mittleren Fleck

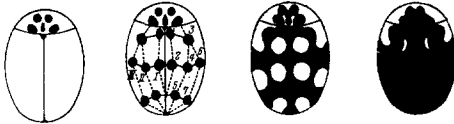


Abb. 1-4. Vier Grundformen der *Adalia frigida*.

herum symmetrisch gelagert sind. Auf jeder Flügeldecke befinden sich sieben Flecke, die in drei Längsreihen und drei Querzonen geordnet sind.

Die erste Längsreihe besteht aus zwei Flecken, die zu den Querzonen „a“ und „b“ gehören. Sie sind durch die Ziffern 1 und 2 bezeichnet. Die zweite Längsreihe hat drei Flecke (je einen in jeder Querzone), die durch die Ziffern 3, 4 und 5 bezeichnet sind. Die dritte Längsreihe besteht aus zwei Flecken (in den Querzonen „b“ und „c“), die durch die Ziffern 6 und 7 bezeichnet werden.

Die Pigmentierung des Prothoraxes verläuft typisch wie bei mehreren anderen Coccinellidenarten; ich gehe deshalb gleich zu der Elytrenzeichnung über. In der Entwicklung der Elytrenpigmentierung bei *Ad. frigida* sind alle drei Etappen vorhanden.

Die erste Etappe ergibt eine strenggerichtete Reihe, die auf Abb. 5 wiedergegeben ist. An erster Stelle stehen die Formen, bei denen die Elytren fleckenlos sind. Dann entsteht der Fleck 2, der zur Querzone

„b“ gehört. Nachdem folgt der extreme Fleck derselben Querzone (Fleck 6). Daraufhin tritt der Fleck 3 auf (in der Querzone „a“). Es schließen sich daran der Fleck 5 (Querzone „c“), Fleck 4 (Querzone „b“), Fleck 1 (Querzone „a“) und der Fleck 7 (Querzone „c“) an. Also ist die mittlere Querzone der Pigmentierung gegenüber am empfindlichsten; ihr folgen die obere und zuletzt die untere Querzone. Die erste Periode der

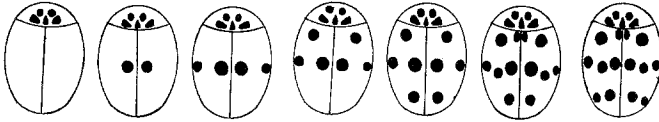


Abb. 5. Variationsreihe der ersten Etappe der Pigmentierung bei *Adalia frigida*.

Pigmentierung ist bei *Ad. frigida* sowohl wie in bezug auf die Reihenfolge der Fleckenentstehung wie auch auf die Empfindlichkeit einzelner Querzonen streng eunomisch.

Die zweite Etappe der Pigmentierung, während der durch Fleckenverbindungen komplizierte Zeichnungsformen entstehen, verläuft bei *Adalia frigida* nicht so streng gerichtet wie die erste. Es können aber doch gewisse modale Richtungen in der Bildung komplizierter Zeichnungsformen festgestellt werden. Die Fleckenverbindungen entstehen auf zweierlei Arten: durch unmittelbare Fleckenverschmelzung und durch Bildung von Pigmentbrücken. Die erste Art der Fleckenverbin-

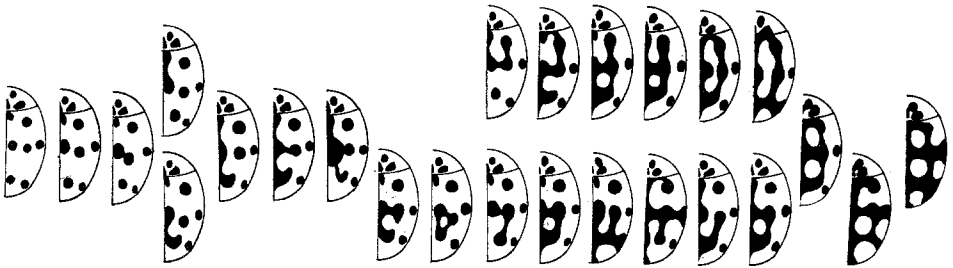


Abb. 6. Variationsreihe der zweiten Etappe der Pigmentierung bei *Adalia frigida*.

dungen findet innerhalb der Querzonen und die zweite innerhalb der Längsreihen statt. Die allgemeinen Richtungen, nach denen die Entwicklung der komplizierten Zeichnungsformen verläuft, ist auf Abb. 6 dargestellt. Die Fleckenverschmelzung beginnt nie, bevor alle Flecke sich ausgebildet haben. Wie aus Abb. 6 zu ersehen ist, verläuft die Bildung komplizierter Zeichnungsformen in sehr verschiedenen Richtungen. Man kann aber im allgemeinen bemerken, daß eine Tendenz zur Bildung von Längsstreifen, die den Längsreihen der Flecke folgen, vorhanden ist. Die für die erste Etappe charakteristische Empfindlichkeit der mittleren Querzone ist auch hier wahrzunehmen.

Die dritte Etappe der Pigmentierung verläuft dagegen wieder streng gesetzmäßig. Der Verlauf der Pigmentierung während der dritten Periode ist auf Abb. 7 wiedergegeben. Man kann sieben Stufen unterscheiden. Als erste Stufe ist die letzte Form der zweiten Periode ab-

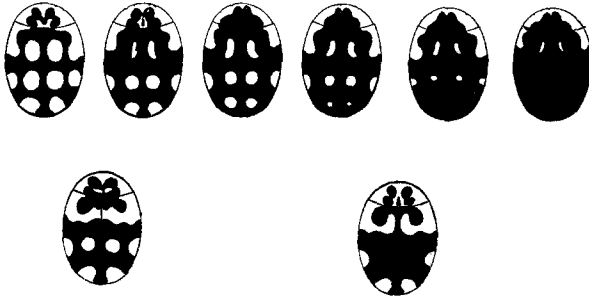


Abb. 7. Variationsreihe der dritten Etappe der Pigmentierung bei *Adalia frigida*.

gebildet. Die zweite Stufe ist durch Verminderung der hellen Makel charakterisiert. Auf der dritten Stufe werden die hellen Makel der unteren Querzone vom schwarzen Pigment ganz umschlossen. Auf der vierten Stufe bleiben unten nur ganz kleine helle Punkte, die auf der fünften Stufe verschwinden. Auf der sechsten Stufe verschwinden auch die mittleren hellen Makel und die oberen werden ganz schmal. Die letzte Stufe ist ganz schwarz. Sehr selten trifft man einzelne abnorme Abweichungen von der oben beschriebenen Richtung des Schwarzwerdens an. Zwei abweichende Formen sind auf Abb. 7 unten abgebildet.

Es sind also bei *Ad. frigida* alle drei Etappen der Pigmentierung vorhanden. Dabei ist es interessant, daß die Pigmentierung in der ersten und in der dritten Etappe streng gerichtet verläuft. Dagegen ist die zweite Etappe viel weniger streng gerichtet.



Abb. 8—10. Drei Grundformen der *Adalia bothnica*.

B. *Adalia bothnica*.

Die Zeichnung des Prothorax ist bei *Ad. bothnica* typisch und variiert nur sehr schwach. Auf den Abb. 8, 9 und 10 sind drei Grundformen schematisch dargestellt. Die *Forma typica* hat je acht Flecke auf jeder Flügeldecke. Die

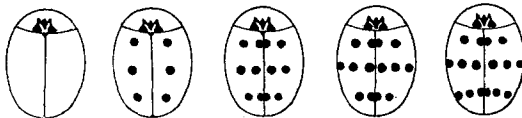


Abb. 11. Variationsreihe der ersten Etappe der Pigmentierung bei *Adalia bothnica*.

Flecke bilden drei Längsreihen und drei Querzonen; sie werden in derselben

Weise wie bei der vorigen Art durch Ziffern bezeichnet.

Die erste Etappe der Pigmentierung ist sehr charakteristisch und verläuft streng gerichtet. Man kann sie in fünf Stufen einteilen, die auf

Abb. 11 dargestellt sind. Die erste Stufe bilden Formen mit fleckenlosen Elytren. Auf der zweiten Stufe treten gleich alle drei Flecke der zweiten Längsreihe auf; Formen mit unvollkommener Zahl dieser Flecke wurden von uns nicht beobachtet. Auf der dritten Stufe sind alle drei Flecke der ersten Längsreihe gebildet; Zwischenformen wurden von mir auch hier nicht beobachtet. Die Flecke 1 und 3 der rechten und linken Flügeldecke sind bereits miteinander verbunden. Auf der vierten und fünften Stufe treten die Flecke 7 und 8 auf. Die erste Pigmentierungsperiode wird also bei *Ad. bothnica* durch folgendes charakterisiert: Die Flecke treten nicht einzeln auf, sondern die Längsreihen zwei, eins und drei (II, I, III) werden in strenger Reihenfolge nacheinander vollständig ausgebildet. Die Querzonen sind danach in bezug auf Pigmentbildung äquipotential; nur die Flecke 7 und 8 bilden hiervon eine Ausnahme.

Die zweite Etappe der Pigmentierung verläuft auch bei *Ad. bothnica* nicht so gesetzmäßig wie die erste. Fleckenverbindungen entstehen in der Längs- und Querichtung, meistens durch Bildung von Pigmentbrücken. Auf Abb. 12 sind 14 Stufen dieses Prozesses dargestellt. Die Stufen 5, 6 und 7 waren in meinem Material nicht vorhanden, sind aber theoretisch zu erwarten. In der zweiten Etappe des Pigmentierungsprozesses kann man deutlich zwei Tendenzen bemerken: die Bildung von Querverbindungen und von Längsstreifen.

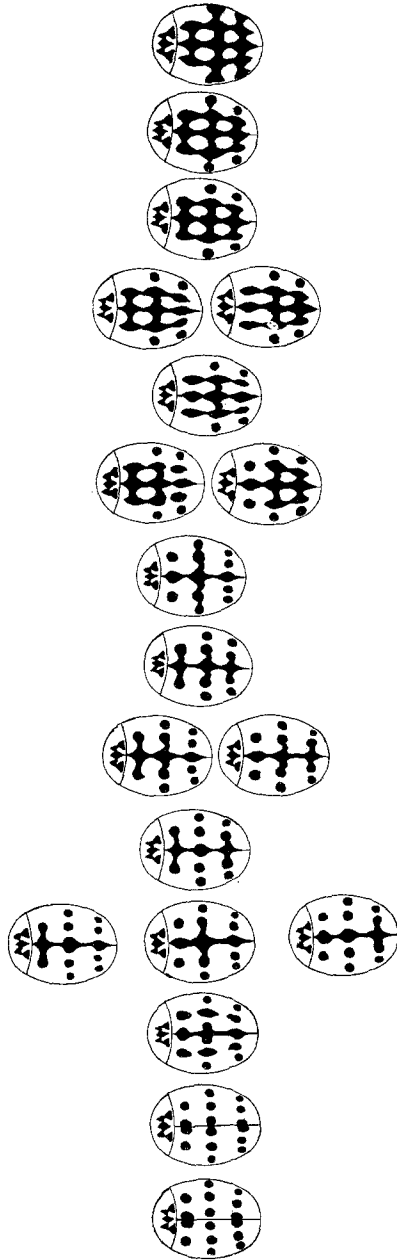


Abb. 12. Variationsreihe der zweiten Etappe der Pigmentierung bei *Adalia bothnica*.

Es hat den Anschein, daß zuerst Querverbindungen und dann Längsstreifen entstehen; man kann aber keine streng gerichteten Reihen aufstellen, denn es sind sehr viele Ausnahmen vorhanden.

Es wäre interessant festzustellen, wie die dritte Etappe der Pigmentierung bei *Ad. bothnica* verläuft; entsprechende Formen sind aber in meinem Material nicht vorhanden und sind anscheinend überhaupt sehr selten.

4. Der Pigmentierungsprozeß bei *Subcoccinella 24-punctata*.

Die Zeichnungsentwicklung ist bei *Subcoccinella* ziemlich kompliziert, was vor allem durch die große Fleckenzahl bedingt ist. Auf Abb. 13—15 sind drei Grundformen der *Subcoccinella 24-punctata* ab-

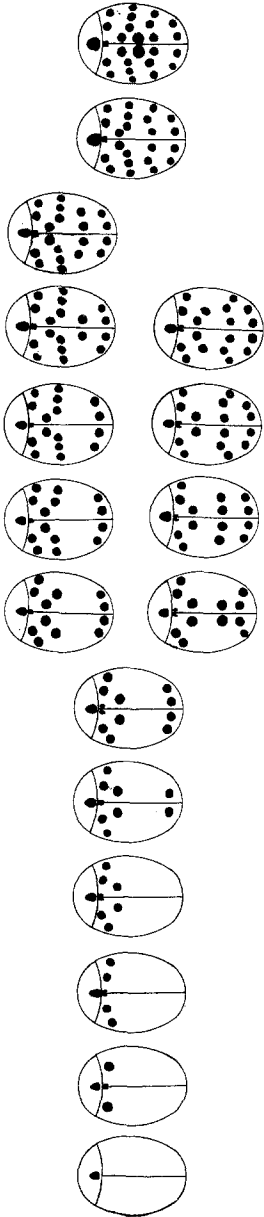


Abb. 16. Variationsreihe der ersten Etappe der Pigmentierung der *Subcoccinella 24-punctata*.



Abb. 13—15. Drei Grundformen der *Subcoccinella 24-punctata*.

gebildet. Man kann hier die Flecke in Längsreihen und Querzonen nur dann ordnen, wenn man die typischen Fleckenverbindungen bei Formen mit komplizierten Zeichnungen in Betracht zieht. Ich unterscheide bei dieser Art vier Querzonen und vier Längsreihen. Die letzteren bilden Halbboegen, die sich um das Fleckenpaar I (das die Längsreihe I bildet) ordnen. Auf dem Prothorax ist nur ein Fleck vorhanden, der in seiner Größe variiert.

Auf Abb. 16 ist die Fleckenentstehung bei *Subcoccinella* dargestellt. Am Anfang ist dieser Prozeß streng gerichtet, indem die Flecke 5, 9, 2, 8 und 12 in strenger Reihenfolge nacheinander auftreten. Nachdem beginnt das Auftreten der zu den mittleren Querzonen gehörenden Flecke;

dieses Stadium der Fleckenentstehung ist nicht so streng gesetzmäßig, da die einzelnen Flecke sowohl von oben nach unten wie von der Naht nach

außen nacheinander entstehen können. Zuletzt entsteht immer der Fleck I, dessen Erscheinen die erste Etappe der Pigmentierung bei *Subcoccinella* abschließt.

Während der ersten Etappe der Pigmentierung entstehen also bei *Subcoccinella 24-punctata* auf den ersten Stufen bestimmte Flecke in strenger Reihenfolge nacheinander. Dabei wird zuerst die oberste und dann die unterste Querzone gebildet. Ferner erscheint der Fleck I immer zuletzt. Schließlich kann man in den weniger streng gerichteten Stufen der zweiten Hälfte des Prozesses der Fleckenentstehung auch ziemlich deutlich zwei Grundtendenzen bemerken.

Die zweite Etappe der Pigmentierung (Bildung komplizierter Zeichnungen) ist bei dieser Art von mir noch nicht genügend untersucht.

Im vorhergehenden haben wir allgemein — ohne detaillierte zahlenmäßige Analyse — die Variabilität der Elytrenzeichnung bei einigen Coccinelliden geschildert. Dabei zeigte sich, daß man die Elytrenpigmentierung bei Coccinelliden in drei oben erwähnte Etappen einteilen kann. Die erste und dritte Etappe unterscheiden sich von der zweiten durch ein strenges oder strengeres Gerichtetsein ihres Variierens. Um zu einer genauen Kenntnis der Grundlagen der gerichteten Variabilität während der ersten zwei Etappen zu gelangen und die Unterschiede, die diese zwei Etappen charakterisieren, kennen zu lernen, habe ich eine ausführliche Analyse der ersten Etappe der Pigmentierung bei *Coccinella 10-punctata* und der zweiten Etappe bei *Propylaea 14-punctata* unternommen.

II. Analyse der ersten Pigmentierungsetappe.

5. Die Variabilität der *Coccinella 10-punctata*.

Coccinella 10-punctata ist sogar im Vergleich zu den anderen stark variierenden Coccinelliden außerordentlich variabel. Im Pigmentierungsprozeß sind alle drei Etappen vorhanden. Allein die ersten zwei Perioden ergeben mehr als 400 verschiedene Formen. Auf Abb. 17—19 sind drei Grundformen der *Coccinella 10-punctata* wiedergegeben. Auf dem Prothorax befinden sich fünf Flecke, die typisch gelagert sind und typisch (wie bei vielen Coccinellidenarten) variieren. Auf jeder Flügeldecke bei *Coccinella 10-punctata forma typica* befinden sich acht Flecke. Manchmal, doch sehr selten, fügt sich ein neunter Fleck hinzu. Die Flecke bilden in typischer Weise drei Längsreihen und drei Querzonen. Die erste und zweite Längsreihe besteht aus je drei Flecken und die dritte aus zwei, die zu den Querzonen „b“ und „c“ gehören.

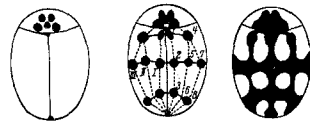


Abb. 17—19. Drei Grundformen der *Coccinella 10-punctata*.

Die erste und zweite Etappe der Pigmentierung verlaufen nicht streng

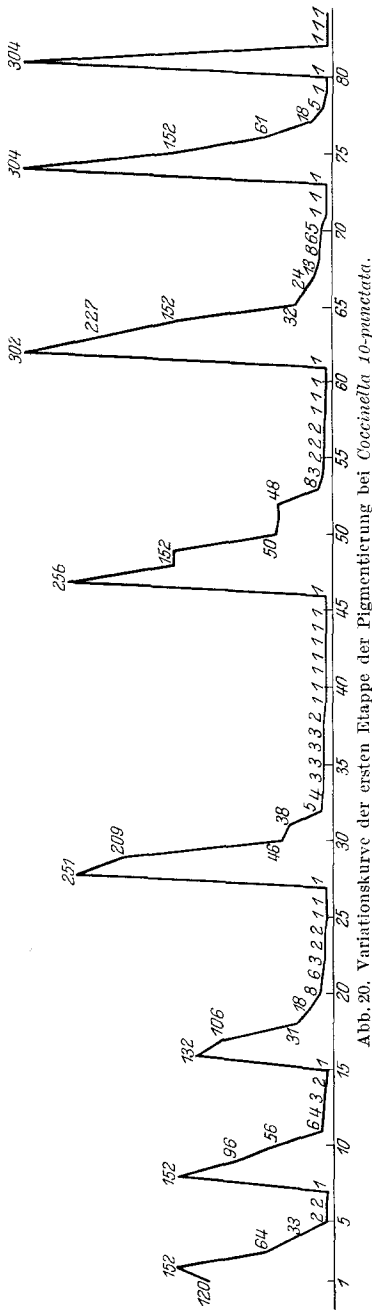


Abb. 20. Variationskurve der ersten Etappe der Pigmentierung bei *Coccinella 10-punctata*.

gerichtet. Allein in der ersten Etappe (Fleckenentstehung) findet man nahezu 90 verschiedene Formen. Auf den ersten Blick hat es den Anschein als ob sich beliebige, zufällige Fleckenkombinationen und Verbindungen verwirklichen. Um sich in diesem Chaos zurechtzufinden, muß man versuchen, diese Variabilität quantitativ zu erfassen.

Auf Abb. 20 ist die Variabilität der ersten Etappe der Pigmentierung in Kurvenform dargestellt. Auf der Abszisse sind die Formen, bei denen immer neue Fleckenpaare entstehen, nacheinander vermerkt. Die Ordinaten zeigen entsprechende Individuenzahlen, die in meinem Material vorkommen. Die verschiedenen Klassen kann man nach der Zahl der entsprechenden Individuen in Gruppen einteilen: 1. Klassen mit nicht mehr als 10 Individuen; 2. Klassen mit 10—100 Individuen; 3. Klassen mit 100—200 Individuen und 4. Klassen mit über 200 Individuen. Die erste Gruppe enthält 52 Klassen mit insgesamt 129 Individuen, die zweite Gruppe 16 Klassen mit 676 Individuen, die dritte 9 Klassen mit 1270 Individuen und die vierte Gruppe 7 Klassen mit insgesamt 1853 Individuen. Auf Tabelle I ist für jede dieser Gruppen angeführt: die Zahl der in ihr eingeschlossenen Klassen, die Gesamtzahl der Individuen, die durchschnittliche Individuenzahl pro Klasse und die daraus berechneten Wahrscheinlichkeiten des Vorkommens eines Individuums, das zu einer beliebigen Klasse dieser Gruppe und zu einer bestimmten Klasse gehört. Die letzte untere

Tabelle I.

Ordinate der	Zahl der Klassen	Allgemeine Zahl der Individuen	Durchschnittliche Zahl d. Individuen pro 1 Klasse	Wahrscheinlichkeit d. Entstehung eines Individuums in einer Gruppe	Wahrscheinlichkeit d. Entstehung eines Individuums in einer bestimmten Klasse
I. Gruppe	52	129	2,5	3,284	0,064
II. „	16	676	42	17,210	1,07
III. „	9	1270	141	32,332	3,589
IV. „	7	1853	265	47,174	0,746
III. u. IV. „	16	3123	195	79,506	4,964

Reihe der Tabelle zeigt dasselbe für die Summe der zu den Gruppen 3 und 4 gehörenden Klassen. Aus dieser Tabelle geht klar hervor, daß die Wahrscheinlichkeit des Erscheinens irgendeiner Form, die zur ersten Gruppe gehört, sehr gering ist. Dagegen gehören über 96% aller Individuen zu den Formen der Gruppen 2, 3 und 4. Daraus geht hervor, daß wenn wir über ein geringeres Material verfügten, wir nur die Formen vorfinden würden, die zu den 32 Klassen der Gruppen 2, 3 und 4 gehören. Es würde dadurch eine neue Reihe entstehen, die die Variabilität der ersten Periode der Pigmentierung charakterisieren könnte.

6. Gesetzmäßigkeit der Fleckenentstehung bei *Cocc. 10-punctata*.

Auf Abb. 21 sind alle Formen abgebildet, die während der ersten Etappe der Pigmentierung entstehen. In dieser Tabelle sind sie folgendermaßen angeordnet: In der ersten (oberen) Reihe eine Form ohne Flecken auf den Elytren. In der zweiten Reihe sechs verschiedene Formen mit je einem Fleckenpaar, in der dritten verschiedene Formen mit je zwei Fleckenpaaren usw. bis zur neunten Reihe, in der Formen mit acht Fleckenpaaren stehen. Alle diese Querreihen sind durch römische Ziffern bezeichnet. In jeder Querreihe sind die betreffenden Formen nach dem Grade ihrer Häufigkeit von links nach rechts angeordnet. Die Längsreihen sind mit arabischen Ziffern bezeichnet. Die Zahlen über den Zeichnungen geben die Häufigkeit der betreffenden Form in der FRANKSchen Sammlung an.

Die sechs Formen der zweiten Querreihe treten in ungleicher Häufigkeit auf. Die erste Form mit dem Fleckenpaar 7 ist 152mal vertreten, die zweite (II₂) mit Fleckenpaar 2—64mal, die Form II₃ mit Fleckenpaar 4—33mal. Die übrigen drei Formen sind im untersuchten Material so selten, daß ihre Anordnung willkürlich erscheint; sie seien deshalb gleichwertig behandelt. Auf Grund der eben angeführten Zahlen kann man die Gradation im Auftreten der einzelnen Fleckenpaare bestimmen. Die Wahrscheinlichkeiten der Entstehung der Fleckenpaare 7, 2, 4, 1, 8 und 3 verhalten sich wie 152 : 64 : 33 : 2 : 2 : 1. Also sind schon auf dieser Stufe der Pigmentierung (nur ein Fleckenpaar) verschiedene Ausgangs-

punkte der gerichteten Variabilität vorhanden, aber nicht in gleichen Zahlenverhältnissen. Es ist deshalb zu erwarten, daß auch auf den folgenden Pigmentierungsstufen sich die Gradation der ersten Stufe do-

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
I																				
II																				
III																				
IV																				
V																				
VI																				
VII																				
VIII																				
IX																				

Abb. 21. Variation der Fleckenzahl und Fleckenkombination in der ersten Etappe der Pigmentierung bei *Coccinella 10-punctata*.

kumentieren wird. Zum Beispiel ist die Kombination der Flecken 7 mit 2 wahrscheinlicher als 7 mit 4 oder 2 mit 4. Die Formen mit zwei Fleckenpaaren befinden sich in der dritten Querreihe der Abb. 21 und bestätigen die oben erwähnte Annahme: Kombination der Flecke 7 mit 2 (III₁) kommt 152mal vor, 7 mit 4 (Form III₂) 96mal, 2 mit 4 (III₃) 56mal.

Alle anderen Kombinationen sind sehr selten. In der vierten Querreihe sind die Formen mit drei Fleckenpaaren angeordnet. Alle Formen außer IV_2 folgen dieser Gesetzmäßigkeit. Die erste Form (IV_1) kann aus den drei ersten Formen der vorigen Reihe abgeleitet werden. An zweiter Stelle steht eine Ausnahmeform, bei der alle drei Flecken der mittleren Querzone vorhanden sind, an dritter Stelle, wie zu erwarten, eine Form, die aus III_1 und III_4 abzuleiten ist. Die Form IV_4 wird, wie ebenfalls zu erwarten, aus III_1 und III_5 abgeleitet. Die übrigen Formen werden wegen ihrer Seltenheit außer acht gelassen. Die Form V_1 bildet sich aus IV_1 und IV_3 , die Form V_2 aus IV_1 und IV_2 , erstere ist 251mal vertreten, letztere 209mal. Nach dem Nummernverhältnis der vorigen Reihe sollten sie in umgekehrter Reihenfolge stehen, aber nach dem ursprünglich zu erwartenden Schema besteht ihre Reihenfolge zu Recht. Die zwei nächsten Formen kommen in fast gleichen Zahlen vor und an ihren richtigen Stellen. An erster Stelle der Reihe VI steht, wie zu erwarten, die Kombination aus V_1 und V_2 . Die Form VI_2 entsteht aus V_2 und V_3 , VI_3 aus V_2 und V_4 , VI_4 aus V_1 und V_3 , VI_5 aus V_1 und V_4 , VI_6 aus V_3 und V_4 , also in gesetzmäßiger Reihenfolge. Ebenso gesetzmäßig sind die drei ersten Formen der Reihe VII. Bei den drei nächsten Formen (VII 4, 5, 6), die in zu erwartender Reihenfolge auftreten, kommt ein neuer Fleck (Nr. 6) dazu. Die vier ersten Formen der Reihe VIII und die erste der Reihe IX sind gesetzmäßig. Die drei letzten der Reihe VIII und die drei letzten der Reihe IX haben abnorme Fleckenlage.

Die Analyse der Abb. 21 führt also zum Schlusse, daß die Gesetzmäßigkeit, die sich schon in der ersten Pigmentierungsstufe äußerte, auch in den folgenden Stufen in Erscheinung tritt. Die Gradation des Auftretens der Fleckenpaare 7, 2, 4 und der drei äquipotenten übrigen Fleckenpaare der ersten Reihe bleibt auch bei den Kombinationen dieser Flecke untereinander bestehen. Die Flecke 1, 8, 3 und 5 wechseln, wie wir sehen, oft die Reihenfolge ihres Auftretens. Dies wird dadurch bedingt, daß die für Fleckenpaare 7, 2 und 4 charakteristische Gradation bei ihnen fehlt oder schwach ist. Anders gesagt, sie sind annähernd äquipotentiell in bezug auf ihre Manifestierung. Um diese Annahme zu prüfen, habe ich zusammengestellt, wie oft jedes dieser Fleckenpaare einzeln oder in Kombinationen vorkommt (Tabelle 2). An erster Stelle steht Fleck 5, dann Fleck 1, 3, 8 und 6. Die Unterschiede zwischen den ersten vier sind gering, stärker unterscheidet sich von ihnen die Häufigkeit von Fleck 6. Das äußert sich auch darin, daß Fleck 6 erst am Ende der Reihe VI erscheint. Wir haben also bei *Coccinella 10-punctata* eine fünfstufige Gradation in der Reihenfolge der Fleckenentstehung.

Tabelle 2.

Die Flecke	Zahl der Fälle
5	2498
1	1954
3	1636
8	1562
6	624

Die Analyse der *Coccinella 10-punctata*-Formen zeigt, daß die erste Etappe der Pigmentierung gerichtet ist. Diese Gerichtetheit manifestiert sich aber nicht in absolut strenger Reihenfolge der Fleckenentstehung,

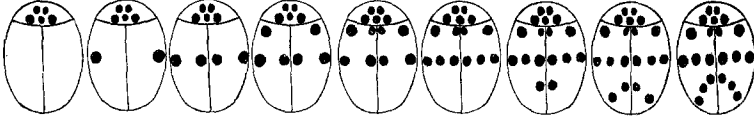


Abb. 22. Gerichtete Variabilität in der ersten Pigmentierungs-Etappe bei *Coccinella 10-punctata*.

sondern in absolut größerer Wahrscheinlichkeit des Auftretens bestimmter Fleckenpaare. Auf Grund des oben erwähnten können wir die streng gerichtete Variationsreihe der Formen von *Coccinella 10-punctata* aufstellen (Abb. 22). Die wahrscheinlichsten Kombinationen bilden die Stufen dieser Reihe, die zugleich der ersten senkrechten Reihe von Abb. 21 entspricht.

7. Hypothese zur Erklärung der gerichteten Variabilität der Fleckenzahl.

Der Pigmentierungsprozeß bei Coccinelliden wird verschiedenartig verursacht und hängt in seiner definitiven Ausbildung sowohl von inneren wie auch von Milieufaktoren ab. Den gesamten Ausbildungsprozeß bestimmter Zeichnungsmuster bei Coccinelliden kann man theoretisch in einzelne Komponenten zerlegen. Als erste kommt die *Pigmentmenge* in Betracht. Bei den meisten Coccinellidenarten ist die Pigmentmenge ein stark variierendes Merkmal, dessen Variabilität zum Teil genotypisch,

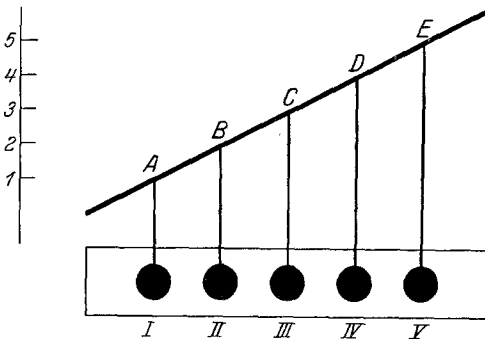


Abb. 23. Graphische Darstellung der gerichteten Variabilität. Durch die schwarzen Kreise sind die Reizstufen der Flecke I, II, III usw. bezeichnet. Die Menge von Pigment und Stimulator nehmen parallel laufend zu.

zum Teil von äußeren Faktoren bedingt wird. Mit der Zunahme der Pigmentmenge entstehen dunkle Formen. In Fällen, in denen keine diffuse Pigmentverteilung stattfindet, sondern ein bestimmtes Muster gebildet wird, muß man das Vorhandensein von Gewebebezirken annehmen, die dem Pigmentierungsprozeß gegenüber verschieden empfind-

lich sind. Anders gesagt, es muß jeder Gewebebezirk eine bestimmte *spezifische Reaktionsstufe* besitzen. Wie aus dem weiteren hervorgehen wird, muß man noch einen dritten Faktor annehmen: einen hypothetischen *Stimulator der Pigmentbildung*. Darunter verstehe ich einen Faktor, der in bestimmter Quantität notwendig ist, um den Pigmentbildungsprozeß auszulösen. Die Definition des reellen Wesens dieses Faktors ist

für unsere Zwecke gleichgültig: man kann sich ihn als materiell oder energetisch, enzymatisch oder als Außenfaktor vorstellen.

Die oben erwähnten drei Komponenten des Pigmentierungsprozesses können in verschiedenen Verhältnissen zueinander stehen. Untersuchen wir zuerst den Fall absoluter

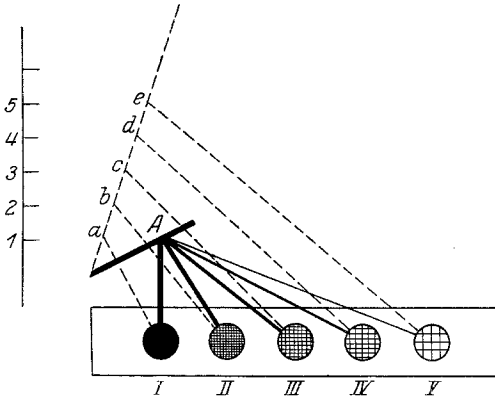


Abb. 24. Graphische Darstellung der gerichteten Variabilität von *Coccinella 10-punctata*. Spezifischer Stimulator vergrößert sich schneller, als Pigmentmenge. Spezifischer Stimulator ist durch punktierte Linie bezeichnet. Spezifischer Stimulator durch ausgezogene Linie bezeichnet.

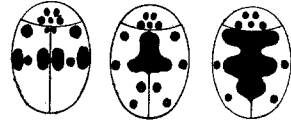


Abb. 25. Drei Ausnahmeformen aus der gerichteten Variabilität von *Coccinella 10-punctata*.

Koordinierung der drei Faktoren, der auf Abb. 23 schematisch dargestellt

ist. Durch die Kreise I—V sind fünf Flecke einer Flügeldecke schematisch dargestellt, deren Reizstufen von I—V ansteigen. Die Zunahme der Pigmentmenge ist durch die Linie A B C D E dargestellt, wobei A die für ein Fleckenpaar nötige Pigmentmenge bezeichnet, B die für zwei Fleckenpaare, C für drei usw.

Die Zunahme des spezifischen Stimulators verläuft in diesem Falle parallel mit der der Pigmentmenge, deshalb werden mit Zunahme der Pigmentmenge gesetzmäßig die Fleckenpaare nacheinander in der Reihenfolge ihrer Reizstufen auftreten. In dem Falle also, wenn alle drei Komponenten des Pigmentierungsprozesses koordiniert sind, und die Reaktionsstufen einzelner Fleckenpaare sich scharf genug voneinander unterscheiden, kommt es zu einer streng gerichteten Variation (*Ernomie*

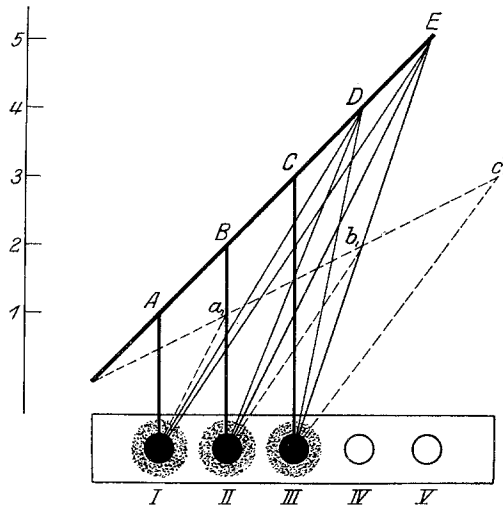


Abb. 26. Graphische Darstellung des Falles, bei dem sich die Pigmentmenge schneller vergrößert, als der spezifische Stimulator.

kommt es zu einer streng gerichteten Variation (*Ernomie*

im Sinne VOGTS). Wenn aber die Reaktionsstufen der einzelnen Fleckenpaare sich nur wenig oder gar nicht unterscheiden, wird die Verwirklichung einzelner Fleckenpaare nicht gerichtet sein.

Fälle von absoluter Koordination zwischen Pigmentmenge und Stimulator sind wahrscheinlich sehr selten. *Coccinella decempunctata* gibt zwei Beispiele der Störung solcher Koordination.

Die Ursache für das Zustandekommen aller auf Abb. 21 dargestellten Formen von *Coccinella 10-punctata* ist eine langsamere Zunahme der Pigmentmenge im Verhältnis zur Zunahme des Stimulators. Dies neue Verhältnis zwischen den drei Pigmentierungskomponenten ist auf Abb. 24 schematisch dargestellt. Die Zunahme der Pigmentmenge soll ebenso verlaufen wie im Schema Abb. 23. Im Punkte *A* ist die Pigmentmenge ausreichend für ein Fleckenpaar. Gleichzeitig ist die Menge des durch die Linie *a b c d e* dargestellten Stimulators genügend für Überwindung aller fünf Reizstufen. Ich nehme an, daß in diesem Falle für die einzelnen Fleckenpaare eine bestimmte Gradation der Wahrscheinlichkeiten des Zustandekommens vorhanden sein muß. Flecke mit niedriger Reaktionsstufe haben größere Wahrscheinlichkeit des Auftretens als solche mit hoher und umgekehrt. Der Grad der Schraffierung auf Abb. 24 soll diese Grade der Wahrscheinlichkeiten ausdrücken.

Das mir zur Verfügung stehende Material zeigt noch einen anderen Fall der Störung der Koordination der drei Pigmentierungskomponenten. Bei verschiedenen Coccinelliden gibt es vereinzelte Formen mit unvollständiger Fleckenzahl, bei denen aber einzelne Flecken hypertrophisch entwickelt sind. Drei solche Formen der *Coccinella 10-punctata* sind auf Abb. 25 dargestellt. Diese Fälle können darin ihre Erklärung finden, daß eine große Pigmentmenge sich auf eine zu kleine Fleckenzahl verteilt. Anders gesagt, die Mengen des Pigments und des Stimulators sind nicht koordiniert; trotz großer Pigmentmenge werden bloß die Flecke mit niedrigen Reaktionsstufen stimuliert. Auf Abb. 26 sind diese Verhältnisse durch ein den Abb. 23 und 24 analoges Schema veranschaulicht.

8. Schlußbemerkungen.

Es sind bisher wenig Arbeiten über gerichtete Variabilität vorhanden, aber sie zeigen, daß diese Erscheinung bei den verschiedensten Tiergruppen verbreitet ist. O. VOGT hat darauf hingewiesen, daß der gerichteten Variabilität vermutlich eine ungleiche Empfindlichkeit topistisch isolierter Gewebebezirke zugrunde liegt. Meine Analyse der Pigmentierung von *Coccinella 10-punctata* führte zu dem gleichen Ergebnis. Aber hierin liegt nicht die einzige Vorbedingung für die Entstehung einer absolut gerichteten Variationsreihe. Bestimmte Gradationen der Reaktionsstufen in den Flecken bei *Coccinella 10-punctata* müssen mit der Pigmentmenge und mit dem Stimulator koordiniert sein. Jede Störung

dieses Systems ruft verschiedene Abweichungen hervor. Da die Gradation der Reaktionsstufen ein physiologischer Ausdruck der Gewebedifferenzierung ist, so kann die Analyse der gerichteten Variabilität als eine Methode sowohl der genetischen wie auch der histologischen Vorarbeit dienen. Eine besondere Bedeutung erhielt sie auf dem speziellen Gebiet der Hirnarchitektonik, worauf von O. VOGT öfters hingewiesen wurde (VOGT 1925, 1926, VOGT und ZARAPKIN 1929). Meine Analyse der Coccinellidenvariabilität erlaubt mir, einige weitergehende Vermutungen auszusprechen. Solange sich die Gewebedifferenzierung auf einem frühen Stadium befindet, ist eine große Zahl von Abweichungen von der gerichteten Reihe wahrscheinlich. Dagegen sind streng gerichtete Reihen mit wenig oder gar keinen Abweichungen der Ausdruck einer fortgeschrittenen Gewebedifferenzierung. Zu erwarten ist, daß die Merkmale höherer systematischer Ordnung (gerichtet variierende Gattungs- und Familienmerkmale) besonders streng gerichtete Reihen zeigen werden.

Zum Schluß sei noch auf folgendes hingewiesen. Unser Schema war aufgestellt auf Grund der Analyse einer heterogenen, wilden Population. Seine Berechtigung mag es als Vorarbeit für experimentelle Untersuchungen finden. Erstens ist zu untersuchen, ob durch Selektion von Abweichungen mit nachfolgender Inzucht Biotypen mit neuen Variationsrichtungen isoliert werden können, und zweitens, wie weit äußere Bedingungen die Gestaltung der gerichteten Reihe beeinflussen können.

9. Zusammenfassung.

1. Der Pigmentierungsprozeß verschiedener *Coccinella*-Arten ist in verschiedenem Grade gerichtet.

2. Im Verlaufe des Pigmentierungsprozesses sind drei Etappen zu erkennen: a) Etappe der Fleckenentstehung, b) Etappe der Bildung komplizierter Zeichnungen durch Fleckenverbindungen, c) Etappe des Schwarzwerdens der Elytren.

3. Die erste Etappe ist durch eine ziemlich strenge Gesetzmäßigkeit charakterisiert, die sich verschiedenartig äußern kann: Entweder in der Gleichheit des Auftretens bestimmter Quer- oder Längsreihen der Flecke (Abb. 5 und 11), oder in der Reihenfolge des Auftretens einzelner Flecke ohne Beziehung zu solchen Reihen (Abb. 21).

4. Die zweite Etappe der Pigmentierung verläuft nicht so gesetzmäßig wie die erste. Es gibt zwei Möglichkeiten für die Entstehung komplizierter Zeichnungen: durch unmittelbare Verschmelzung von Flecken oder durch Bildung von Pigmentbrücken (Abb. 6).

5. Die dritte Etappe wurde nur oberflächlich untersucht. Bei *Adalia* verläuft sie streng gerichtet und besteht darin, daß die Bezirke der Grundfärbung allmählich schmaler werden und sich das schwarze Pigment in

streng gerichteter Weise über die ganze Oberfläche der Elytren ausbreitet (Abb. 7).

6. Besonders eingehend wurde die erste Etappe bei *Coccinella 10-punctata* untersucht. Die variationsstatische Analyse ergab, daß die Reihenfolge der Fleckenentstehung zwar gerichtet, aber nicht absolut gerichtet ist. Es zeigt sich, daß die Ausnahmen von der gerichteten Reihe derselben Gesetzmäßigkeit folgen wie die Reihe selbst. Im Anfangsstadium der gerichteten Reihe (nur ein Fleckenpaar vorhanden) treten verschiedene Fleckenpaare mit verschiedener Häufigkeit auf. Die Reihe der abnehmenden Häufigkeiten dieser Formen mit je einem Fleckenpaar entspricht der Richtung des gesamten Pigmentierungsprozesses. Die gleichen gesetzmäßigen Beziehungen zum gesamten Pigmentierungsprozeß zeigen auch jedes weitere Stadium der gerichteten Reihe (Abb. 21).

7. Eine Arbeitshypothese zur Erklärung der gerichteten Variabilität wird aufgestellt und die erhaltenen Tatsachen werden einer theoretischen Betrachtung unterzogen (Kap. 7 und 8).

Literatur.

1. Eimer, G. H. T. (1898): On Orthogenesis and the Importance of Natural Selection in Species Formation. Religion of Science Library. Chicago. — 2. Jakobson, G. G. (1900): Über Flügeldeckenmuster bei Coccinelliden. Horae Soc. Entomol. Ross. 34 (russ.). — 3. Krenke, N. P. (1927): Rules of the combination of leaf forms in opposite and alternate arrangement. Bull. Appl. Bot. a. Plant Breeding 17 (russ.). — 4. Krüger, E. R. (1928): Über die Farbenvariationen der Hummelart *Bombus agrorum* Fabr. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 11. — 5. Reinig, F. W. (1928): Über das Manifestieren zweier Genovariationen bei *Dros. funebris*. Biol. Zbl. 48. — 6. Schröder, Chr. (1901—1902): Die Variabilität der *Adalia bipunctata* L. (Col.). Allg. Z. Entomol. 6/7. — 7. Schwanwitsch, B. N. (1929): Evolution of the wing-pattern in palearctic Satyridae. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 13. — 8. Shelford, V. (1917): Color and color-pattern mechanism of tiger beetles. Illinois biol. Monogr. 3, Nr 4. — 9. Vogt, O. (1909—1911): Studien über das Artproblem. Über das Variieren der Hummeln. Mitt. 1 und 2. Sitzgsber. naturforsch. Freunde. Berl. (1909, 1911). — 10. (1925): Der Begriff der Pathoklise. J. Psychol. u. Neur. 31. — 11. (1925): Psychiatrische Krankheiten im Lichte der Genetik. Z. ges. Neur. u. Psych. 100. — 12. (1926): Psychiatrisch wichtige Tatsachen der zoologisch-botanischen Systematik. Ebenda 101. — 13. Vogt, O. u. Zarapkin, S. R. (1929): Über dysnomische Variabilität und ihre nosologische Bedeutung. J. Psychol. u. Neur. 39. — 14. Volčaneckij, J. B. (1927): Die orthogenetischen Veränderungen der Zeichnung des Vogelgefieders. C. r. Acad. Sci. d. U. d. R. S. S.