

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

ÜBER GERICHTETE VARIABILITÄT BEI COCCINELLIDEN.
II. ENTWICKLUNG DER KOMPLIZIERTEN ZEICHNUNGSFORMEN
BEI PROPYLEA 14-PUNCTATA MULS.

Von

S. R. ZARAPKIN.

Mit 17 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. März 1930).

Inhalt.		Seite
1. Einleitung		726
2. Variabilität der Elytrenzeichnung bei <i>Propylea</i>		727
3. Biometrische Analyse der Elemente des Zeichnungsmusters		734
a) Messungen der Flecken- und Elytrengröße, Fleckenlage und ihre Korrelationen		734
b) Unabhängige Variabilität der Fleckenlage und -größe		737
c) Dynamik der Fleckenanordnung auf den Elytren		740
d) Variabilität der Fleckengröße		743
4. Gesetzmäßigkeit der Bildung komplizierter Zeichnungen		745
5. Schlußbemerkungen		749
6. Zusammenfassung		751
7. Literatur		753
8. Beilagen		754

1. Einleitung.

Im ersten Teil der Arbeit wurde der Pigmentierungsprozeß einiger Coccinelliden in drei Etappen eingeteilt: 1. Entstehung der Flecken, 2. Bildung komplizierter Zeichnungen durch Fleckenverbindung, 3. Schwarzwerden der Elytren. Bei *Propylea 14-punctata* ist bloß die zweite Etappe und ein Teil der dritten vorhanden. Die Grundform der *Propylea 14-punctata* hat sechs Flecke auf dem Halsschilde und je sieben viereckige Flecke auf jeder Flügeldecke (Abb. 1). Die sechs oberen Flecke auf den Elytren sind in drei Längsreihen und zwei Querzonen angeordnet. Der siebente Fleck liegt gesondert am Apex der Elytren und bildet die unterste, dritte Querzone. Die Längsreihen, Querzonen und einzelnen Fleckenpaare werden hier ebenso wie im ersten Teil der Arbeit bezeichnet.

Die Form, relative Größe und Lage der Flecke sind sehr konstant. Keins der Fleckenpaare kann vollständig verschwinden. Nur das zweite Fleckenpaar bildet insofern eine Ausnahme, daß es bei einigen Individuen bis auf kleine Punkte reduziert werden kann. Außer den Fleckenpaaren beteiligt sich an der Bildung des Zeichnungsmusters ein Pigmentstreifen, der, am Scutellum beginnend, sich längs der Naht herunterzieht und in stark pigmentierten Formen den Apex erreichen kann.

In der FRANCKschen Sammlung (im Besitze O. VOGTS) sind über 4000 Exemplare der *Propylea 14-punctata* vorhanden, die aus einer Population aus der Erfurter Umgebung stammen. Von diesen haben nur etwa 200 einfache Zeichnungen mit freien Fleckenpaaren; alle anderen haben komplizierte Zeichnungen mit verschiedenen Kombinationen der Flecken-

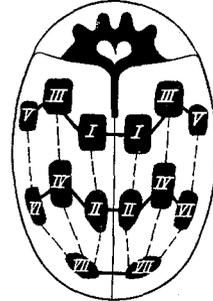


Abb. 1. Grundform der *Propylea 14-punctata*. Schema der Fleckenanordnung auf den Elytren.

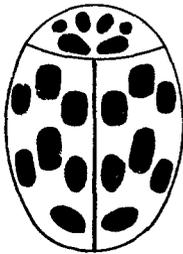


Abb. 2.

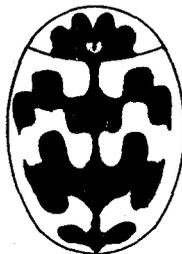


Abb. 3.

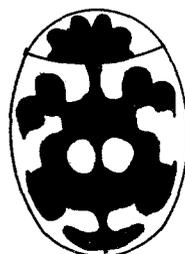


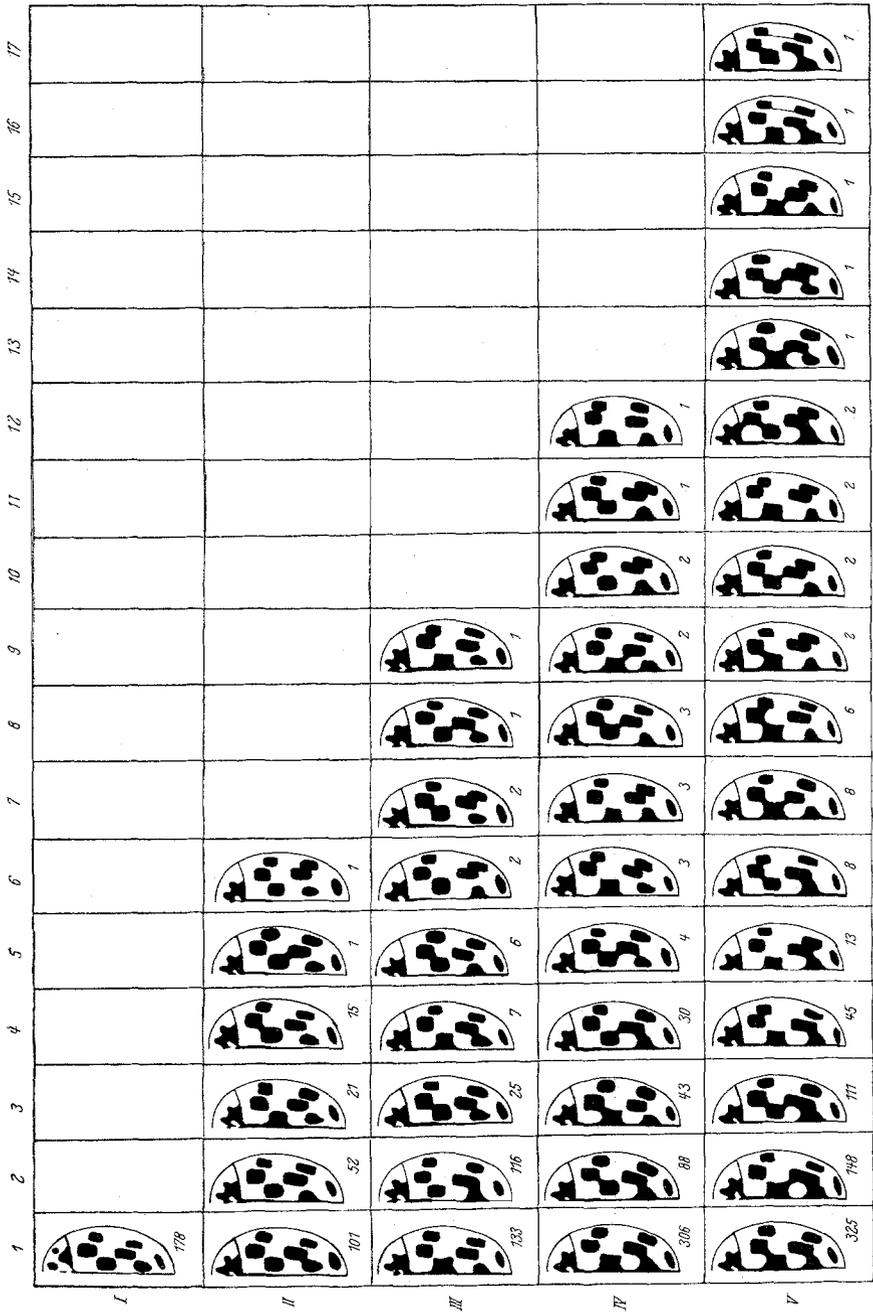
Abb. 4.

Abb. 2—4. Drei typische Grundformen der *Propylea*. 2: Die Form mit freien Flecken. 3 und 4: Zwei verschiedene Formen mit verschmolzenen Flecken.

verbindungen. Auf den Abb. 2, 3 und 4 sind verschiedene typische Formen wiedergegeben.

2. Variabilität der Elytrenzeichnung bei *Propylea 14-punctata*.

Die Anzahl der verschiedenen Formen mit komplizierten Zeichnungen ist sehr groß. Es werden fast alle vorstellbaren und theoretisch möglichen Formen verwirklicht. Alle Formen, die mir vorlagen (83) sind auf Abb. 5 dargestellt. Sie sind ebenso angeordnet wie die verschiedenen Formen der *Coccinella 10-punctata* im ersten Teil der Arbeit (ZARAFKIN 1930, Abb. 21). Alle Formen mit gleicher Zahl von verbundenen Fleckenpaaren bilden eine Querreihe. In jeder Reihe sind die abnehmenden Individualzahlen von links nach rechts angeordnet. Die Zahlen über jeder Form geben die Anzahl der betreffenden Exemplare an. Im ganzen sind es zehn Querreihen, die durch römische Ziffern bezeichnet sind. Die Stellen



jeder Form in der Reihe sind durch arabische Ziffern bezeichnet, die über und unter der Tabelle stehen.

In der Reihe I steht die eine Form mit freien Flecken. In Reihe II sind sechs verschiedene Formen. Bei der ersten dieser Formen (II_1) sind die Flecke II und IV verbunden. Bei der nächsten (II_2) sind es die Flecke II und II, bei II_3 die Flecke I+I, bei II_4 die Flecke I und III, bei II_5 die Flecke I+IV und bei II_6 die Flecke IV+VI. Die Formen der Reihe II treten in folgenden Zahlenverhältnissen auf: 101 : 52 : 21 : 15 : 1 : 1. Daß das Auftreten einzelner Formen nicht zufällig ist, ersieht man aus der Stärke der Gradation.

In Analogie zu den Ergebnissen bei *Coccinella 10-punctata* stellen wir uns die Frage, ob diese Gradation sich auch in den nächsten Pigmentierungsstufen äußern wird. Wenn dieser Gradation eine Gesetzmäßigkeit des Pigmentierungsprozesses zugrunde liegt, so müssen auch weiterhin Formen mit wahrscheinlicheren Fleckenverbindungen öfter vorkommen als solche mit unwahrscheinlichen. Z. B. muß die Kombination der Zeichnungsformen II_1 und II_2 häufiger sein als II_4 und II_5 .

In Reihe III stehen die Formen mit je zwei Fleckenverbindungen. An erster Stelle steht die Form mit den Fleckenverbindungen I+I, II+II, die eine Kombination der Formen II_2 und II_3 ist. Die zweite Form (III_2) entsteht aus II_1 und II_2 . Die Form III_3 ist eine Kombination aus II_1 und II_4 ; die nächste Form (III_4) ist eine Kombination aus II_1+II_3 . Die Form III_5 ist eine Kombination aus II_2 und II_4 . Die nächste Form der Reihe III ist eine Kombination aus II_4+II_6 , die Form III_7 ist eine Kombination von II_4 und II_5 usw. Wir sehen also, daß die Gesetzmäßigkeit der ersten Reihe sich hier unklar äußert. Die Kombination aus II_1 und II_2 , die an erster Stelle der Reihe III stehen müßte, steht aber an der zweiten.

Trotz der Störung der vermuteten Gesetzmäßigkeit in Reihe III zeigt Reihe IV eine fast vollkommene Übereinstimmung mit den Gradationen der Formen aus den Reihen II und III. Die erste Form der Reihe IV kann entweder aus II_1 mit III_1 oder aus III_1 mit III_2 abgeleitet werden. Die Form IV_2 ist eine Kombination aus II_2 mit III_3 , III_2 mit III_3 . Die Form IV_3 ist III_1 mit III_5 . Die Form $IV_4 = III_2$ mit III_8 , $IV_5 = II_4$ mit III_8 , die übrigen Formen der Reihe IV sind sehr selten. Die Formen der Reihe V sind ebenso gesetzmäßig geordnet wie die der Reihe IV. Sie sind folgenderweise abzuleiten: V_1 aus der Kombination IV_1+IV_2 oder IV_1+IV_3 , V_2 aus IV_1+IV_4 ; V_3 aus IV_2+IV_4 , V_4 aus IV_1+III_9 , V_5 aus IV_1+IV_7 . Die übrigen Formen kommen seltener vor.

Weiter folgen die Reihen VI und VII, deren Formen ebenso gesetzmäßig gebildet und geordnet sind. Die Form VI_1 ist eine Kombination der V_1+V_2 oder V_1+V_3 ; $VI_2 = V_1+V_4$; $VI_3 = V_4+V_5$; $VI_4 = V_5+V_9$. Die übrigen Formen dieser Reihe sind seltener als bei je zehn Exemplaren

vorhanden und bleiben deshalb unberücksichtigt. Die erste Form der Reihe VII entspricht der Kombination $VI_1 + VI_2$; $VII_2 = VI_2 + VI_3$ oder $VI_2 + VI_4$ oder $VI_3 + VI_4$; $VII_3 = VI_1 + VI_4$; $VII_4 = VI_3 + VI_6$ usw. Die Form $VIII_1$ ist eine Kombination aus $VII_1, VII_2, VII_3, VII_4$; $VIII_2$ aus $VII_2 + VII_6$; $VIII_3 = VII_1 + VII_6$; die zwei letzteren Formen sind Ausnahmen: $VIII_2$ müßte die Stelle von $VIII_3$ haben. Form $VIII_4$ ist aus $VII_4 + VII_2$ abzuleiten. Die Form IX_1 ist eine Kombination aus $VIII_1, VIII_2, VIII_3, VIII_4$ und $VIII_5$; $IX_2 = VIII_3 + VIII_5$; $IX_3 = VIII_1 +$

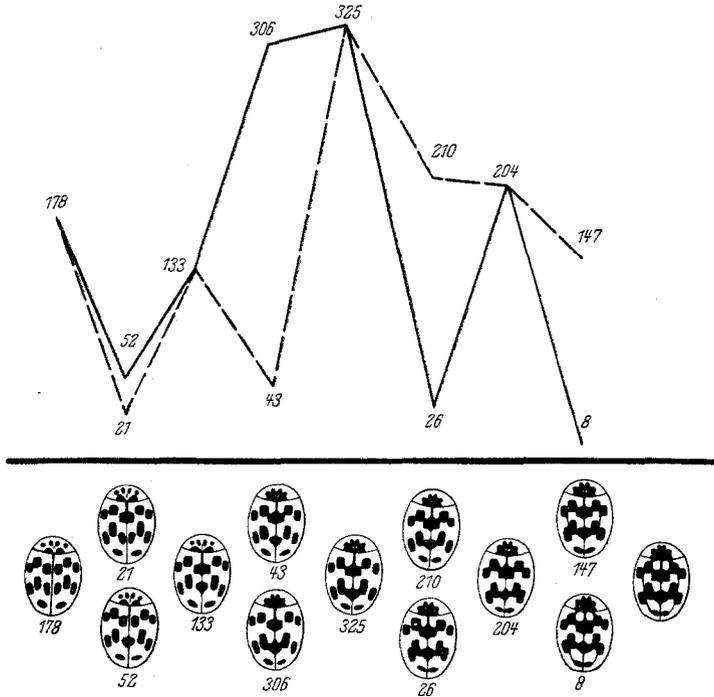


Abb. 6. Die erste gerichtete Reihe der Zeichnungsformen der *Propylaea*.

$VIII_5$ (eine Ausnahme); $IX_4 = VIII_5 + VIII_6$. In der Reihe X befindet sich nur eine Form, die eine Kombination aller obigen Formen ist. Die ursprüngliche Gesetzmäßigkeit, die sich in der Ordnung der Formen der Reihe II geäußert hat, wird nur einmal gestört. Die Ausnahmeform II_1 , die unerwartet an der ersten Stelle steht, zeigt den Beginn dieser Störung an. Hätte diese Form an der dritten Stelle dieser Reihe gestanden, so würde die Reihenfolge der Formen der angenommenen Gesetzmäßigkeit entsprechen. Die Gesetzmäßigkeit besteht darin, daß die Fleckenverbindung bei den Flecken der Längsreihe I auf den Elytren (Flecke I+I und II+II) anfängt. Dann folgt die Verbindung der Flecke der Längsreihe 2 mit den entsprechenden Flecken der Längsreihe 1. Zuletzt ver-

schmelzen die Flecke der dritten Längsreihe mit den Flecken der zweiten Reihe. Bis zu einer bestimmten Stufe verwirklicht sich die Verbindung der Flecke in den mittleren Zonen noch vor den oberen. Demnach tauschen die Zonen ihre Stellen.

Zwischen den Pigmentierungsprozessen der beiden Zonen besteht eine starke positive Korrelation.

In der sechsten Querreihe der Abb. 5 wird diese Richtung dadurch gestört, daß statt der Verbindung der Flecke der dritten Längsreihe mit den Flecken der zweiten Reihe die Verschmelzung des ersten Flecks mit dem vierten stattfindet. Es entstehen dadurch eigenartige Formen, die durch einen abgeschlossenen Ring der Flecke $I+IV+II+II+IV+I$ charakterisiert sind. Diese Formen sind trotzdem auch gesetzmäßig, weil die Verbindung der Flecke I und IV schon in der Reihe II (Abb. 5) auftritt (Form II_5). Die erste senkrechte Reihe der Abb. 5 zeigt eine gemeinsame Richtung aller variierenden Zeichnungstypen (die erste Form der Reihe II muß, wie gesagt, durch die zweite Form derselben Reihe ersetzt werden).

Also verläuft die Entwicklung der komplizierten Zeichnung bei *Pro-pylea* in drei Richtungen: zwei kommen ziemlich durcheinander vor, wogegen die dritte isolierter steht. Die erste Richtung ist auf Abb. 6 wiedergegeben. Der Prozeß der Pigmentierung fängt an der Naht an und dehnt sich bis zum Elytrenrande aus. Auf den letzten Stufen verbinden sich Flecke verschiedener Querzonen miteinander durch Pigmentbrücken. Die Prozesse der Fleckenverbindung in den oberen und mittleren Querzonen verlaufen parallel. Die zu jeder Stufe gehörende Individuenzahl ist in Kurvenform dargestellt. Die ausgezogene Linie bezeichnet die Formen, bei denen die Fleckenverbindung in der mittleren Zone früher als die entsprechenden Verschmelzungen in der oberen Zone sich verwirklicht hat.

Die punktierte Linie bezeichnet die entgegengesetzten Fälle. Auf den letzten Stufen gehen diese Richtungen auseinander.

Die zweite Richtung in der Bildung des komplizierten Musters ist auf Abb. 7 dargestellt. Die ersten Stufen dieser Richtung fließen mit den entsprechenden Stufen der ersten Richtung zusammen. Auf der dritten Stufe entsteht eine Form, die der zweiten Richtung einen eigenartigen Charakter gibt. Diese Form hat die Flecke $I+I+IV$ und $II+II$ verbunden. Wie aus den beigegefügteten Individuenzahlen zu ersehen ist, äußert sich diese Richtung am Anfang sehr schwach. Von der fünften Stufe ab aber fängt sie an, eine dominierende Rolle zu spielen (Form VI_1 und VI_2 der Abb. 5).

Auf Abb. 8 ist die dritte Richtung der Pigmentierung abgebildet. Sie fängt bei der Ausnahmeform der Reihe II der Abb. 5 an und stört die ursprüngliche Gesetzmäßigkeit. Die Entwicklung des Musters in dieser Richtung führt zur Bildung einer eigenartigen „Lyraform“ (fünfte Stufe der Abb. 8), die dadurch charakterisiert ist, daß die Flecke I und I nie-

mals verschmelzen, während alle übrigen Fleckenverbindungen wie sonst verlaufen. Da die Fleckenverbindung I+I wesentlich ist, so muß diese Abweichung eine besondere Erklärung finden. Diese Störung wird wahrscheinlich durch die Entstehung eines neuen Faktors, der die ungenügende Ausbildung des Nahtstreifens verursacht, hervorgerufen. Außerdem wird die hier immer vorhandene Fleckenverbindung II+IV, die eine

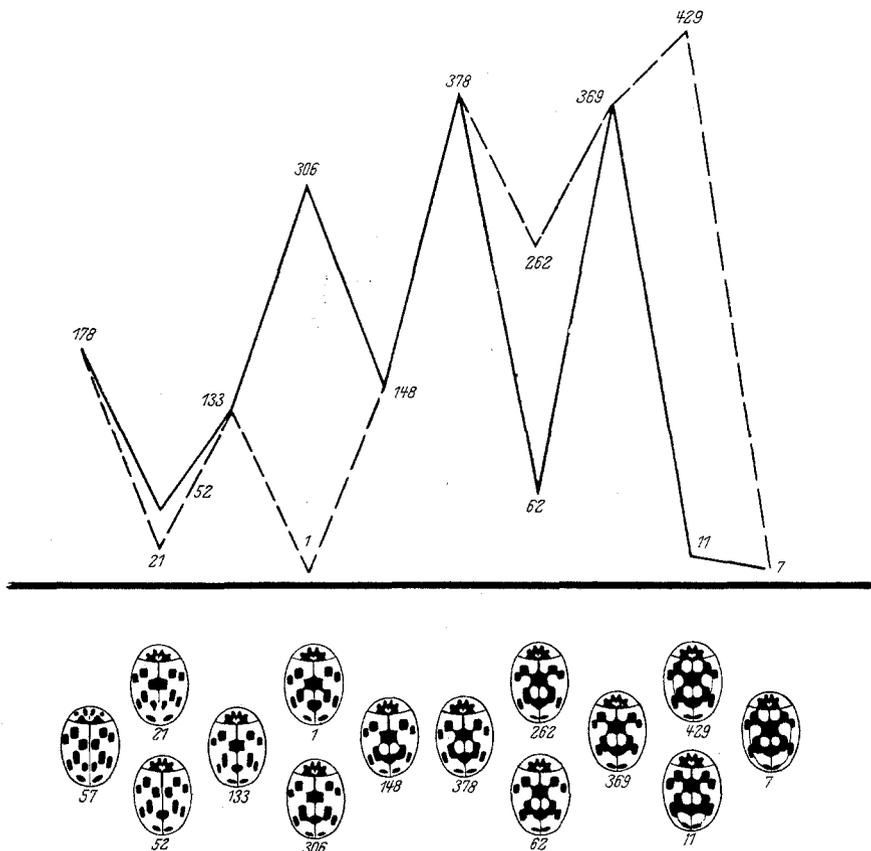


Abb. 7. Die zweite gerichtete Reihe der Zeichnungsformen der *Propylaea*.

große Rolle spielt, durch die Wirkung noch irgendeines anderen Faktors bedingt. Diese Ausnahme bedarf einer experimentellen Nachprüfung, es ist aber wahrscheinlich, daß die dritte Richtung solche Formen umfaßt, die zu einem anderen Genotypus gehören.

Zum Schluß muß noch auf folgendes hingewiesen werden. Die Abb. 5 weist eine ziemlich große Anzahl von Formen auf. Würde die Gerichtetheit der Bildung des Zeichnungsmusters absolut sein, so wären nur die Formen der ersten senkrechten Reihe geblieben. Andererseits bei ganz

zufällsmäßiger Fleckenverschmelzung müßten alle theoretisch möglichen Formen in ungefähr gleichen Individuenzahlen vorhanden sein. Der Grad der Überlastung der ersten senkrechten Reihen zeigt gewissermaßen den Grad der Gerichtetheit, welche letzterer in unserem Falle als sehr hoch bewertet werden muß.

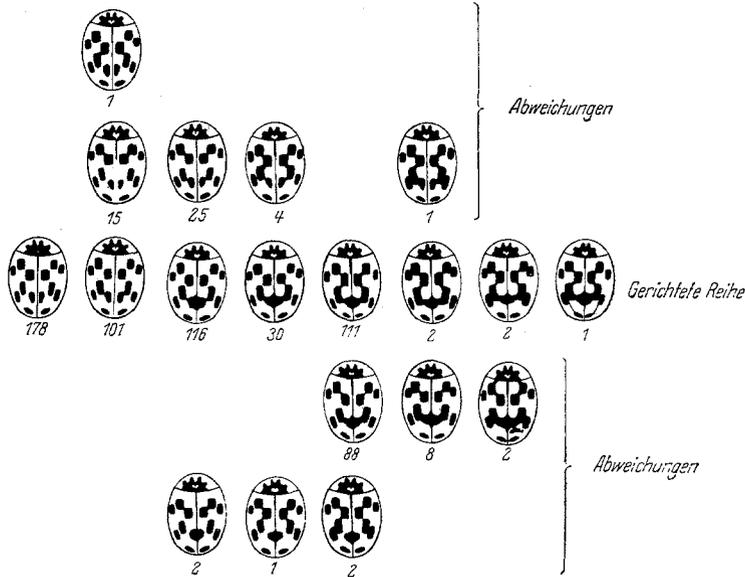


Abb. 8. Die dritte gerichtete Reihe der Zeichnungsformen der *Propylaea*.

3. Biometrische Analyse der Elemente des Zeichnungsmusters.

a) Messungen der Flecken- und Elytrengrößen, Fleckenlage und ihre Korrelationen.

In der ersten Etappe der Pigmentierung war die gesetzmäßige Entstehung der Flecke von der Zunahme des Pigments abhängig. Das Pigment verteilte sich auf die Elytren in einer bestimmten Ordnung, entsprechend der Höhe der Reizstufen jeder einzelnen Stelle. Die zunehmende Menge des Pigments spielt bei *Propylaea* in der Bildung der komplizierten Zeichnungen auch eine dominierende Rolle. Die Richtung der Zunahme des Pigments muß aber durch die Gewebestruktur bedingt sein. Diese Struktur äußert sich in der individuellen Durchschnittsgröße, Form und Lage eines jeden Flecks. Eine ausführliche Analyse der Variabilität dieser Merkmale könnte die Gerichtetheit des Pigmentierungsprozesses erklären.

Ich habe deshalb 178 Exemplare von *Propylaea* mit freien Flecken gemessen. Es wurden bei ihnen 1. die Länge und die Breite der Flügeldecken, 2. die Entfernung der Flecke I, II, III, IV, V und VI vom Hals-

schild und von der Naht, 3. die Länge und die Breite eines jeden Flecks gemessen. Die Ergebnisse der Ausmessungen sind auf den Tabellen 1—4 in der Beilage gegeben. In den drei ersten Tabellen befinden sich Variationsreihen aller Merkmale und auf Tabelle 4 die Konstanten der Variationsreihen eines jeden Merkmals. Es wurden ferner die Korrelationen zwischen den Merkmalen berechnet, um die Variabilität jedes Merkmals genau festzustellen und dadurch die Bedeutung jedes Elements in der Bildung des Musters auszuwerten. Auf den Tabellen 1 und 2 (im Text) sind diese Korrelationen angeführt. Beide Tabellen zeigen, daß die näher zum Halsschild oder zur Naht stehenden Flecke kleinere Korrelationen mit der Größe der Elytren aufweisen als die weiter entfernten. Diese Tat-

Tabelle 1. Korrelation zwischen der Elytrengröße und Fleckenlage.

Korrelation zwischen der Elytrenlänge oder Elytrenbreite und Entfernung der Flecke vom Halsschild oder von der Naht	Korrelation (r)	Regressionskoeffizienten (R^y/x)
Fleck I vom Halsschild	0,8357	0,38
„ II „ „	0,8863	0,66
„ III „ „	0,5496	0,18
„ IV „ „	0,8617	0,60
„ V „ „	0,6871	0,28
„ VI „ „	0,8786	0,623
„ I von der Naht	0,578	0,195
„ II „ „ „	0,415	0,141
„ III „ „ „	0,7435	0,40
„ IV „ „ „	0,7782	0,51
„ V „ „ „	0,820	0,68
„ VI „ „ „	0,7129	0,5527

Tabelle 2. Korrelation zwischen der Elytrengröße und Fleckengröße.

Korrelation zwischen der Elytrenlänge oder Elytrenbreite und der Fleckenlänge oder Fleckenbreite	Korrelation (r)	Regressionskoeffizienten (R^y/x)
Länge des Flecks I	0,4331	0,1545
„ „ „ II	0,4615	0,2542
„ „ „ III.	0,5138	0,182
„ „ „ IV.	0,6696	0,2912
„ „ „ V	0,4082	0,16
„ „ „ VI.	0,3261	0,1385
Breite „ „ I	0,4175	0,1997
„ „ „ II	0,4125	0,2620
„ „ „ III.	0,5190	0,192
„ „ „ IV.	0,609	0,24
„ „ „ V	0,3712	0,132
„ „ „ VI.	0,5128	0,1943

sache tritt noch deutlicher auf Tabelle 3 hervor, auf der die mittleren Entfernungen der Flecke vom Halsschild und der Naht neben den entsprechenden Korrelationen stehen. Also die durch diese Messungen erhaltenen Variationsreihen entsprechen nicht der tatsächlichen Variabilität dieser Merkmale. Sie folgen genau allen Schwankungen der Elytrengröße. Tabelle 3 zeigt außerdem, daß die Entfernung jedes Flecks ihre eigene unabhängige Variabilität hat, die aber durch Korrelation mit der Elytrengröße verwischt wird. Bei kleineren Entfernungen ist die Korrelation mit der Elytrengröße geringer, und die eigene Korrelation tritt deutlicher hervor. Also wird die Lage eines jeden Flecks durch zweierlei Variationen charakterisiert.

Tabelle 3. Durchschnittliche Entfernungen der Flecke vom Halsschild oder von der Naht und entsprechende Korrelation zwischen denselben Merkmalen und der Elytrengröße.

Korrelation zwischen der Flügeldeckengröße und der Entfernung der Flecke vom Halsschild	Durchschnittliche Werte der Fleckenentfernung vom Halsschild (M)	Korrelationen (r)	Durchschnittliche Werte der Fleckenentfernung von der Naht (M)	Korrelationen (r)
I	23,6	0,8357	9,07	0,578
II	44,2	0,8863	5,2	0,415
III	11,11	0,5496	18,53	0,7434
IV	37,01	0,8617	18,1	0,7782
V	18,54	0,6871	29,26	0,82
VI	38,8	0,8786	27,26	0,7129

Tabelle 4. Korrelationen zwischen den Lagen verschiedener Flecke.

Korrelation zwischen	Korrelation (r)	Mittl. Fehler (Er)
der Entfernung der Flecke I und II vom Halsschild . .	0,8105	$\pm 0,0256$
„ „ „ „ I „ IV „ „ . .	0,7519	$\pm 0,0187$
„ „ „ „ II „ IV „ „ . .	0,8451	$\pm 0,015$
„ „ „ „ III „ IV „ „ . .	0,8556	$\pm 0,0195$
„ „ „ „ III „ V „ „ . .	0,6031	$\pm 0,0479$
„ „ „ „ IV „ V „ „ . .	0,4275	$\pm 0,0615$
„ „ „ „ IV „ VI „ „ . .	0,8639	$\pm 0,0196$
„ „ „ „ V „ VI „ „ . .	0,7344	$\pm 0,0346$
„ „ „ „ I „ II von der Naht . . .	0,3959	$\pm 0,063$
„ „ „ „ I „ IV „ „ „ . . .	0,6379	$\pm 0,0442$
„ „ „ „ II „ IV „ „ „ . . .	0,5294	$\pm 0,0547$
„ „ „ „ III „ IV „ „ „ . . .	0,7430	$\pm 0,0337$
„ „ „ „ III „ V „ „ „ . . .	0,7945	$\pm 0,027$
„ „ „ „ IV „ VI „ „ „ . . .	0,70998	$\pm 0,03724$
„ „ „ „ V „ VI „ „ „ . . .	0,859	$\pm 0,04$

Tabelle 5. Korrelationen zwischen den Größen verschiedener Flecke.

Korrelation zwischen		Korrelation (<i>r</i>)	Mittlere Fehler (<i>Er</i>)
der Länge	der Flecke I und II	0,5554	± 0,0592
„	„ „ I „ III	0,5156	± 0,061
„	„ „ I „ IV	0,4804	± 0,0714
„	„ „ II „ IV	0,4258	
„	„ „ III „ IV	0,4861	
„	„ „ IV „ V	0,3762	± 0,0645
„	„ „ IV „ VI	0,7011	
„	„ „ V „ VI	0,4784	± 0,054
„ Breite	„ „ I „ II	0,4664	± 0,0585
„	„ „ I „ III	0,2645	± 0,0712
„	„ „ I „ IV	0,4701	
„	„ „ II „ IV	0,5045	
„	„ „ III „ IV	0,468	
„	„ „ III „ V	0,4001	
„	„ „ IV „ VI	0,4964	± 0,056
„	„ „ V „ VI	0,5325	

Korrelationen zwischen der Größe der Flecke und der Größe der Elytren sind auf Tabelle 4 dargestellt, Korrelationen zwischen den Größen verschiedener Flecke auf Tabelle 5. Die auf beiden Tabellen angeführten Korrelationen sind recht hoch: in einigen Fällen höher als 50% und nur einmal niedriger als 30%. Die Korrelationen zwischen den Fleckengrößen werden aber durch die jeweiligen Korrelationen mit der Elytrengröße verwischt. Hier bemerken wir dieselbe Regelmäßigkeit wie oben: je kleiner der Fleck ist, um so niedriger ist seine Korrelation mit der Elytrengröße. Also muß auch hier die Korrelation mit der Elytrengröße ausgeschaltet werden.

b) Unabhängige Variabilität der Fleckenlage und -größe.

Es gibt mehrere Methoden zur Bestimmung der unabhängigen Variabilität der Zeichnungselemente. Ich habe folgende zwei Methoden angewandt. Die erste besteht in der Korrektur jeder Variationsklasse durch den entsprechenden Regressionskoeffizienten. Auf Grund dieser korrigierten Variationsreihen kann man alle Elemente der Kurven und die Größe der Variation bestimmen. Dadurch wird aber nicht nur die störende Korrelation mit der Elytrengröße, sondern auch die Möglichkeit der Berechnung eigener Korrelationen zwischen den Merkmalen beseitigt. Die zweite Methode vermeidet die Nachteile der ersten. Sie besteht im folgenden: Wir entnehmen den Korrelationsnetzen, die die Abhängigkeit der Lage und Größe der Flecke von der Elytrengröße zeigen, diejenige Klasse der Elytrengröße, die die größte Anzahl von Individuen enthält.

Für die Entfernung der Flecke vom Prothorax und die Fleckenlänge ist es die Klasse von 61 Maßeinheiten Elytrenlänge. Für die Entfernung der Flecke von der Naht und der Fleckenbreite ist es die Klasse von 36 Maßeinheiten. Dementsprechend ist die Anzahl der Individuen, die zu diesen Klassen gehören = 42 bzw. 66. Kurz gesagt, wir wählen durch dieses Verfahren zwei Serien von Käfern aus: in die erste kommen nur solche mit einer Elytrenlänge von 61 Maßeinheiten, in die zweite solche mit einer Elytrenbreite von 36 Maßeinheiten. In den meisten Fällen vereinigen sich diese beiden Größen in ein und denselben Exemplaren, doch hat dies für die folgenden Berechnungen weiter keine wesentliche Bedeutung. Zur Charakteristik der Variabilität der Fleckenlage und Fleckengröße ergeben sich somit neue Variationsreihen, aus denen die Elytrenvariabilität gänzlich ausgeschlossen ist.

Die Beilage zu dieser Arbeit enthält Tabellen, in denen alle drei Variationsreihen nebeneinander stehen, um die Verhältnisse zwischen den entsprechenden Klassen zu zeigen (Tabellen 5, 6, 7, 8, 9 und 10 der Beilage). In allen Fällen steht an erster Stelle die empirische Variationsreihe; ihr folgt die Reihe, die durch Umrechnung der Klassen auf Grund des Regressionskoeffizienten korrigiert wurde. An der dritten Stelle stehen Variationsreihen, die durch Auswahl der Exemplare mit gleichen Elytrengrößen erhalten wurden. Die Tabellen zeigen deutlich, daß die Reihen b und c fast in allen Fällen die gleichen Variationsgrenzen haben. Die Variantenzahl der dritten Reihe ist noch reichlich groß, so daß die Variationsklassen genügend belastet sind; man kann deshalb auf Grund dieser Reihen die erforderlichen Konstanten der Variationsreihe berechnen. Auf Tabelle 6 (im Text) sind diese Größen zusammen mit entsprechenden Zahlen, die früher aus den empirischen Reihen erhalten wurden, verzeichnet. Wie vorauszusehen sind die Größen, welche die Variationsgrenzen der Fleckenanordnung (die Sigmen und die Variationskoeffizienten) charakterisieren, bedeutend verkleinert. Die Medien der neuen, wagerechten Reihen sind aber den ursprünglichen fast gleich. Dies beweist, daß ungeachtet der Steigerung des mittleren Fehlers die Ergebnisse den tatsächlichen Verhältnissen nahekommen (Tabelle 6).

Auf Tabelle 7 befinden sich entsprechende Konstanten der Fleckengröße. Diese Tabelle ist der obigen analog und erfordert keine weiteren Erklärungen.

Also haben wir die gesuchten Variationskonstanten erhalten. Aber diese Konstanten allein zeigen noch nicht die Rolle eines jeden dieser Merkmale im Zustandekommen des Musters. Dazu ist es unbedingt erforderlich, die Korrelationen zwischen den Merkmalen zu finden. Die Bestimmung der Korrelationen zwischen den Lagen der Flecke führt zur Frage über die Dynamik der Verteilung der Flecke auf den Elytren und die Bestimmung der Korrelation zwischen den Fleckengrößen könnte

Tabelle 6. Korrigierte Konstanten der Variationsreihen der Lage einzelner Flecke (in den Klammern sind unkorrigierte Größen angegeben).

Die Flecke	Entfernung vom Halsschild			Entfernung von der Naht		
	Media (<i>M</i>)	Sigma (<i>σ</i>)	Variationskoeffizient (<i>C</i>)	Media (<i>M</i>)	Sigma (<i>σ</i>)	Variationskoeffizient (<i>C</i>)
Fleck I	23,1 (23,6)	1,24 (1,82)	2,76 (8,078)	8,86 (9,07)	0,69 (0,818)	7,79 (9,04)
" II	43,62 (44,2)	1,48 (3,08)	1,73 (7,15)	5,0 (5,2)	0,22 (0,817)	4,4 (15,77)
" III	10,81 (11,11)	0,91 (1,13)	8,42 (10,17)	18,17 (18,53)	0,84 (1,303)	4,48 (7,02)
" IV	36,42 (37,01)	1,08 (2,8)	2,7 (7,67)	17,53 (18,1)	0,87 (1,6)	4,95 (8,84)
" V	18,57 (18,54)	1,18 (1,597)	6,4 (8,63)	28,6 (29,26)	1,1 (2,02)	4,0 (7,18)
" VI	38,24 (38,8)	1,08 (2,82)	2,83 (7,44)	26,48 (27,26)	1,06 (2,22)	4,04 (8,37)

Tabelle 7. Korrigierte Konstanten der Variationsreihen der Fleckengröße (in den Klammern sind unkorrigierte Größen angegeben)

Die Flecke	Länge der Flecke			Breite der Flecke		
	Media (<i>M</i>)	Sigma (<i>σ</i>)	Variationskoeffizient (<i>C</i>)	Media (<i>M</i>)	Sigma (<i>σ</i>)	Variationskoeffizient (<i>C</i>)
Fleck I	11,36 (11,84)	1,25 (1,43)	19,2 (12,08)	6,79 (7,11)	0,95 (1,16)	11,7 (16,32)
" II	6,88 (8,4)	1,87 (2,19)	28,8 (28,57)	4,68 (5,19)	1,41 (1,545)	5,0 (29,87)
" III	12,4 (12,75)	1,28 (1,42)	19,7 (11,14)	7,98 (8,35)	0,75 (0,8)	9,2 (10,78)
" IV	13,43 (14,50)	1,22 (1,73)	19,0 (12,35)	6,21 (6,45)	0,9 (0,96)	11,0 (14,88)
" V	8,43 (8,77)	1,4 (1,55)	21,5 (17,67)	6,02 (6,1)	0,75 (0,87)	9,2 (14,26)
" VI	10,79 (11,26)	1,47 (1,67)	23,0 (14,83)	6,09 (6,37)	0,64 (0,925)	8,0 (14,6)

die Frage über die individuelle Variabilität einzelner Fleckenpaare oder der Verteilungsweise des Pigments unter verschiedenen Flecken beantworteten.

e) Dynamik der Fleckenanordnung auf den Elytren.

Zur Klärung der Korrelationen zwischen den unabhängigen Fleckenlagen habe ich Korrelationsnetze aufgezeichnet und Koeffizienten der Korrelation und Regression zwischen den einzelnen Fleckenentfernungen vom Halsschild und der Naht berechnet. Dabei wurden nur diejenigen Exemplare in Betracht gezogen, die eine und dieselbe Elytrenlänge oder Elytrenbreite hatten. Auf diese Weise wurde die Korrelation zwischen Fleckenlage und Elytrengröße ausgeschaltet. Die Ergebnisse sind auf Tabelle 8 angeführt. Auf dem linken Teil der Tabelle sind Korrelationen

Tabelle 8. Korrelationen zwischen den Lagen verschiedener Flecke nach der entsprechenden Korrektur.

Korrelation zwischen den Lagen der Flecke	Entfernung vom Prothorax			Entfernung von der Naht		
	Korrelation (r)	Regressionskoeffizient		Korrelation (r)	Regressionskoeffizient	
		(R^y/x)	(R^x/y)		(R^y/x)	(R^x/y)
I und II	+0,1276	0,11	0,155	+0,3393	0,13	1,255
I „ III	+0,2363	0,327	0,176	+0,2303	0,19	0,28
I „ IV	+0,17004	0,195	0,15	+0,2394	0,197	0,29
I „ V	+0,3969	0,42	0,38	-0,042	—	—
I „ VI	+0,09	—	—	+0,0906	—	—
II „ III	+0,1228	0,19	0,07	+0,2127	0,13	0,78
II „ IV	+0,16546	0,23	0,12	+0,1543	0,04	0,59
II „ V	-0,0565	—	—	+0,2704	0,054	1,65
II „ VI	+0,0931	0,123	0,07	+0,13795	0,03	0,67
III „ IV	-0,0152	—	—	+0,3374	0,27	0,43
III „ V	+0,1006	0,08	0,13	+0,4176	0,32	0,55
III „ VI	+0,1433	0,15	0,13	+0,1333	0,135	0,125
IV „ V	+0,1081	0,10	0,12	+0,3272	0,261	0,42
IV „ VI	+0,3644	0,36	0,36	+0,3922	0,32	0,475
V „ VI	+0,2333	0,25	0,21	+0,5275	0,55	0,51

zwischen den Fleckenentfernungen vom Prothorax angegeben, auf dem rechten Teil die Korrelationen zwischen den Fleckenentfernungen von der Naht. Neben den beiden Zahlenreihen befinden sich Regressionskoeffizienten. In allen Fällen sind — mit ganz wenigen Ausnahmen — die Fleckenlagen durch eine kleine positive Korrelation verbunden. Die Korrelationsgröße bewegt sich zwischen 0—50%. Im Durchschnitt ist sie ungefähr 20%. Diese positive Korrelation bedeutet, daß, wenn ein Fleck sich von seiner Durchschnittslage in die eine oder andere Richtung verschiebt, fast alle anderen Flecke dieselbe Verschiebung mitmachen. Der Verschiebungsgrad der letzteren ist ungleich, doch infolge einer un-

vollkommenen Korrelation zwischen den Flecken stets kleiner als die Größe der Verschiebung des ersten Flecks.

Während wir zu einer eingehenderen Untersuchung der Korrelationen zwischen den Fleckenlagen übergehen, werden wir diese in einer etwas anderen Reihenfolge als auf Tabelle 8 anordnen und beschreiben. Zuerst muß geklärt werden, welche Wechselbeziehungen zwischen den Flecken bestehen, die in ein und derselben Querzone liegen, ferner, welche zwischen den Flecken ein und derselben Längsreihe und schließlich zwischen Flecken, die sich in verschiedenen Querzonen und verschiedenen Längsreihen befinden. Der Deutlichkeit halber sind die uns interessierenden Beziehungen auf den drei Schemata 8, 9 u. 10 dargestellt (Abb. 8, 9 u. 10). Der äußere Umriß jeder Abbildung zeigt eine Durchschnittselytre. In diese Elytre sind die Durchschnittsgrößen der Flecke eingezeichnet. Linien, die die Fleckenzentren verbinden, zeigen die entsprechenden Korrelationen. Auf Abb. 8 bis 10 sind die Korrelationen nur für die Flecke der oberen und der mittleren Querzone aufgezeichnet.

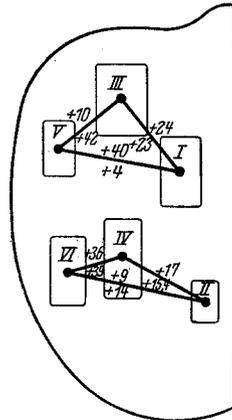


Abb. 9. Schema der Korrelationen zwischen den Lagen der Flecke, die zu einer Querzone gehören.

Die auf Abb. 8 oberhalb der Linien stehenden Zahlen entsprechen den Korrelationen der Fleckentfernungen vom Halsschild, die unter den Linien stehenden den Korrelationen der Entfernungen von der Naht. Wie man aus diesem Schema sieht, gibt es keine bestimmte und allgemeine Gesetzmäßigkeit für die Beziehungen zwischen den Flecken einzelner Querzonen.

Abb. 9 gibt die graphische Darstellung der Korrelationsverbindungen zwischen den Flecken einzelner Längsreihen. Die rechts von den Linien stehenden Zahlen zeigen die Korrelationen der Fleckenentfernungen vom Halsschild. Die links stehenden Zahlen entsprechen den Korrelationen der Fleckenentfernung von der Naht. In allen Fällen ist die Korrelation zwischen den Entfernungen der Flecke von der Naht höher als die zwischen den Fleckentfernungen vom Prothorax. Diese Tatsache hat eine große Bedeutung für die Erklärung der parallelen Verschmelzung der Flecke

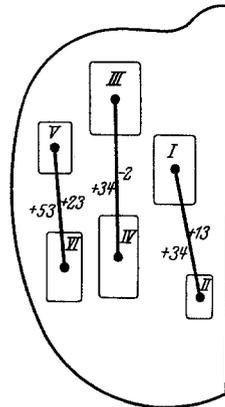


Abb. 10. Schema der Korrelationen zwischen den Flecken ein und derselben Längsreihe.

von der oberen und in der mittleren Querzone. Die große Korrelation zwischen den Entfernungen von der Naht wird dadurch erklärt, daß wahrscheinlich die in Längsreihen geordneten Flecke in Verbindung mit den Längsadern der Elytren entstehen.

Auf der Abb. 10 sind die Korrelationen zwischen den Flecken verschiedener Querzonen und Längsreihen dargestellt. Die rechts und links von den Linien stehenden Zahlen haben dieselbe Bedeutung wie vorher (Abb. 9).

Die Verhältnisse zwischen den Flecken zeigen folgende Besonderheiten: 1. Flecke, die in verschiedenen Längsreihen stehen, haben eine große Korrelation ihrer Entfernungen von der Naht. 2. Die Korrelation ist um so größer, je näher die Flecke zueinander liegen. Also gibt es folgende Beziehungen, die mit ungleicher Deutlichkeit sich äußern, zwischen den Lagen der Flecke. Alle Flecke einer jeden Querzone sind, was ihre Entfernung vom Prothorax betrifft, durch eine recht bedeutende positive Korrelation verbunden. Folglich verschieben sich alle drei Flecke jeder Querzone, indem sie sich vom Prothorax entfernen oder sich diesem nähern, wobei einer dem anderen parallel bleibt. Trotzdem aber, da die Korrelation nicht groß ist, behält jeder Fleck eine gewisse Unabhängigkeit. Dieselben Wechselbeziehungen bestehen auch zwischen den Flecken einer jeden Längsreihe in Bezug auf die Entfernungen der Flecke von der Naht.

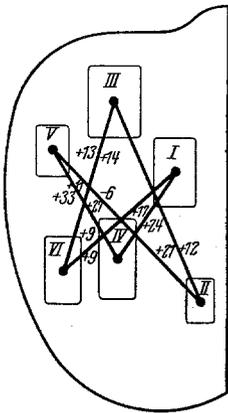


Abb. 11. Korrelationen zwischen den Flecken verschiedener Querzonen und Längsreihen.

Der Fleck I verschiebt sich parallel dem Fleck II; II parallel dem IV. und V dem VI. Die Korrelation in diesem Falle ist bedeutender und entspricht etwa 40%. In der Querrichtung sind die Flecke folglich stärker als in der Längsrichtung koordiniert.

Die Verschiebung der Flecke einer Querzone in der Längsrichtung wirkt verschiedenartig auf die Flecke anderer Querzonen. Die Korrelation zwischen den Flecken der ersten und dritten Längsreihen ist hier bedeutend, sie fehlt aber zwischen den Flecken der zweiten Längsreihe.

Schließlich ergibt sich, daß die stärksten Wechselbeziehungen die nahe aneinanderliegenden Flecke aufweisen. Auf der Abb. 9 z. B. kann man sehen, daß am deutlichsten koordiniert sind die Flecke derselben Querzone, d. h. also solche, die gewöhnlich bei der Bildung komplizierter Zeichnungen verschmelzen. Es entsteht die Frage, ob diese Korrelationen reell sind. Da zur Ausmessung von mir Exemplare mit unverschmolzenen Flecken genommen wurden, so bildet sich hierdurch eine künstliche Auswahl nur solcher Individuen, bei denen die unabhängige Fleckenverschiebung zur Fleckenverschmelzung nicht führte. Es waren Exemplare, bei

denen sich die Flecke in dieser oder jener Richtung gleichzeitig verschoben. Alle anderen Exemplare, bei denen infolge unabhängiger Fleckenverschiebung die Flecke vereinigt waren, wurden durch Auswahl entfernt. Folglich geben die Ausmessungen ein künstlich gewähltes Material, das einen erhöhten Prozentsatz von Individuen mit positiver Korrelation zwischen den Fleckenlagen bildet. Es entsteht die Frage, ob die von uns erzielten Korrelationen reelle Bedeutung haben. Um dies zu prüfen, wollen wir unsere Aufmerksamkeit auf diejenigen Flecke lenken, die keine gemeinsamen Grenzen haben und deshalb nie verschmelzen. Wenn zwischen diesen keine Korrelationen vorhanden sind, so sind die von uns erzielten Korrelationen zwischen angrenzenden Flecken tatsächlich fiktiv. Wenn aber im Gegenteil die Korrelationen zwischen den voneinander entfernten Flecken vorhanden sind, so haben doch auch die Verbindungen im zweiten Falle eine reelle Bedeutung. Die Tatsachen sprechen also dafür, daß der oben erwogene Einwand keine allzu große Bedeutung haben kann. Wir werden aber überall dort, wo die Korrelation zwischen den Fleckenlagen Verwendung findet, stets ihre relative und bedingte Bedeutung in Betracht ziehen, und dies zwar in dem Sinne, daß die Korrelation zwischen zwei benachbarten Flecken in unserem Material maximal ist.

d) Variabilität der Fleckengröße.

Die Variationsreihen der von der Elytrengröße unabhängigen Fleckengrößen wurden ebenso wie die Variationsreihen der Fleckenlagen erhalten und Korrelationen zwischen ihnen berechnet. Die neuen Variationsreihen sind am Ende der Arbeit in der Beilage zusammen mit zwei anderen Reihen angeführt (Tab. 11, 12, 13, 14, 15 und 16 der Beilage). Die erste von diesen („A“) ist die empirische Reihe, die als Resultat der Messungen erzielt wurde. Die zweite Reihe („B“) ist dadurch entstanden, daß jede Klasse der ersten Reihe durch den Regressionskoeffizienten korrigiert wurde. Die dritte („C“) ist eine neue Auswahlreihe zur Erzielung der tatsächlichen Korrelationen. Die Ergebnisse der Berechnung von Korrelationen zwischen Fleckengrößen sind auf Tabelle 9 (S. 744) gegeben. Auf dem ersten Felde sind Korrelationen, auf dem zweiten und dritten Regressionskoeffizienten gebracht. Die Korrelationen bewegen sich zwischen 20% und 50% und ergeben im Durchschnitt 35%. Diese Zahlen sprechen dafür, daß ungeachtet eines gewissen parallelen Wachstums der Flecke die Fleckengröße meistens unabhängig variiert.

Ohne bei einer ausführlichen Untersuchung der Korrelationen zwischen den Fleckengrößen zu verweilen, möchten wir nur auf folgendes hinweisen: Zeigen diese Korrelationen zwischen den Fleckengrößen tatsächliche Verhältnisse oder nicht, da zu ihrer Ausmessung nur künstlich ausgewähltes Material verwendet wurde?

Tabelle 9. Korrelationen zwischen den Größen verschiedener Flecke nach der entsprechenden Korrektur.

Korrelation zwischen den Flecken	Zwischen den Längen			Zwischen den Breiten		
	r	R^x/y	R^y/x	r	R^x/y	R^y/x
I und II	+0,202	0,134	0,31	+0,22	0,148	0,327
I „ III	+0,194	0,197	0,199	+0,25	0,32	0,197
I „ IV	+0,398	0,4	0,38	+0,402	0,42	0,38
II „ IV	+0,48	0,74	0,313	+0,414	0,65	0,264
III „ IV	+0,302	0,31	0,29	+0,455	0,49	0,55
III „ V	+0,310	0,297	0,345	+0,27	0,27	0,27
IV „ V	+0,324	0,282	0,37	+0,196	0,164	0,24
IV „ VI	+0,196	0,24	0,164	+0,309	0,44	0,22
V „ VI	+0,2746	0,26	0,283	+0,44	0,52	0,376

Ähnliche Überlegungen wurden schon im vorigen Kapitel ausführlich behandelt. Es stellte sich dabei heraus, daß jene Korrelationen als maximal anzusehen sind. Dieses hat auch weiterhin Geltung, nur sind die jetzt uns interessierenden Korrelationen als minimal anzusehen. Im übrigen macht eben grade die Fleckenverschmelzung bei *Propylaea* eine ganz genaue Analyse der einzelnen Korrelationen praktisch unmöglich.

Trotzdem hat die Untersuchung, welche zur Feststellung der Korrelationen zwischen den Fleckengrößen unternommen wurde, einige Eigenarten geklärt, die für die Lösung des Problems dieser Arbeit eine wesentliche Bedeutung haben. Die Pigmentmenge jedes einzelnen Individuums wird vermutlich durch viele Faktoren beeinflusst und ist deshalb großen Schwankungen unterworfen. Es stellte sich nun aber heraus, daß die Korrelationen zwischen den einzelnen Fleckengrößen immer geringer als 50%, manchmal sogar unter 20% sind. Das zeigt, daß die Flecke eine bedeutende unabhängige Größenvariabilität besitzen. Die doch vorhandene parallele Größenzunahme aller Flecke kann auf Einwirkung fluktuierender Faktoren und der allgemeinen Zunahme der Pigmentmenge zurückgeführt werden. Andererseits gehört zu den konstitutionellen, formbildenden, erblich bedingten Merkmalen (wie Form, Lage und Zeichnungsmuster überhaupt) auch die durch den entsprechenden Mittelwert ausgedrückte charakteristische individuelle Größe jedes Flecks.

Wir wollen die Ergebnisse der Analyse der Variabilität der Fleckengröße und -lage kurz resümieren.

Die Analyse der Fleckenlage hat gezeigt, daß zwischen Flecken und den Elytrengrößen eine starke Korrelation vorhanden ist. Speziell unternommene Berechnungen führten zur Feststellung der unabhängigen Korrelationsbeziehungen zwischen den einzelnen Fleckenlagen. Es erwies sich, daß die einzelnen Fleckenlagen auf den Elytren ziemlich genau

fixiert sind. Die Verschiebung trägt überall nur einen rein fluktuierenden Charakter. Die Lage der Flecke auf den Elytren ist wahrscheinlich genotypisch bestimmt. Die Verschiebung der Flecke ist nicht ganz willkürlich, denn es bestehen geringe Korrelationsbeziehungen zwischen den einzelnen Fleckenpaaren. Hierbei bestehen spezielle Beziehungen gewisser Art zwischen den Flecken derselben Quer- bzw. Längsreihen. Die Korrelationsgröße ist für jedes einzelne Fleckenpaar anscheinend ganz individuell.

Was die Variabilität der Fleckengröße betrifft, so tritt hier alles, was über die Korrelationen zwischen den Fleckenlagen und der Elytrengröße gesagt wurde, in einem viel schwächeren Grade in Erscheinung. Hier haben sich deshalb die Konstanten der Variationsreihen nach entsprechender Korrektur sehr wenig verändert, d. h. die Variabilität der Fleckengröße ist bedeutend. Die Variation des Wachstums eines jeden Fleckes erwies sich fast überall als mit den anderen Flecken korrelativ verbunden. Da aber diese Korrelationen im Durchschnitt nicht groß sind, so kann die Variation jedes Flecks im hohen Maße als unabhängig angesehen werden.

4. Gesetzmäßigkeit der Bildung komplizierter Zeichnungen.

Wir wollen nun untersuchen, inwiefern die oben gewonnenen Ergebnisse (Zahl, Form, Lage und Größe der Flecke, ihre Variabilität und Korrelationen) die Richtung des Pigmentierungsprozesses determinieren und die Zahlenverhältnisse zwischen den auf Abb. 5 angegebenen Formen verursachen.

Es wurden für die biometrische Analyse nur Individuen mit freien Flecken genommen. Weil das Pigment bei ihnen ungenügend entwickelt ist, konnte die Verschmelzung der Flecke nicht stattfinden. Der Mangel an Pigment ist wohl die wichtigste, aber nicht die einzige Ursache, daß die Flecke nicht verschmolzen sind. Es wurde oben bewiesen, daß die Verschiebung der typischen Lage und die Variabilität der Größe jedes Flecks ziemlich unabhängig von den anderen Flecken verläuft. Das bedeutet, daß einzelne Flecke auch bei ungenügender Pigmentmenge zuweilen sich berühren könnten. Es wäre also nicht schwer, die Wahrscheinlichkeit der Verbindung jedes beliebigen Fleckenpaares zu berechnen. Die Grenzen der Flecke verändern ihre Lage bei Verschiebung und bei Vergrößerung der Flecke. Deshalb kann man für jeden Fleckenrand zwei Variationsreihen aufstellen. Auf Grund dieser Variationsreihen wollen wir Variationskurven zweier zueinander gewandten Seiten benachbarter Flecke zeichnen: auf der Abszisse werden alle Klassen der Schwankungen beider Fleckenränder und auf den Ordinaten die entsprechenden Variantenzahlen vermerkt. Die Transgression beider Kurven wird die Wahrscheinlichkeit der Berührung der gegebenen Flecke zeigen.

Solche Berechnungen und graphische Darstellungen wurden für alle benachbarten Fleckenpaare durchgeführt. Auf den Abb. 12, 13, 14 und 15

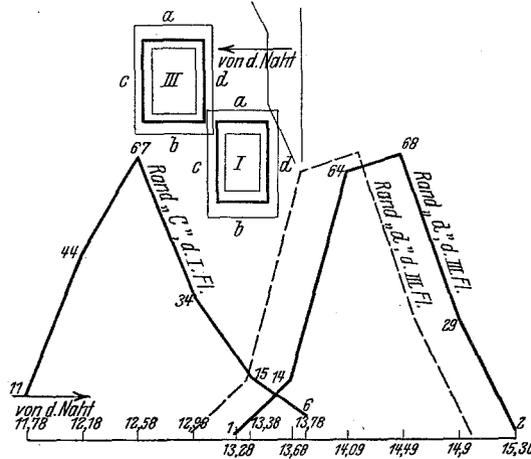


Abb. 12. Transgression der Ränder „C“ (Fleck I) und „d“ (Fleck III), die von der Variation der Fleckengröße (I und III) abhängig ist.

sind Beispiele dafür wiedergegeben. Auf Abb. 12 sind die transgredierenden Kurven der von der Größenvariabilität der Flecke I und IV abhängenden Lagen ihrer einander zugewandten Seiten C und D darge-

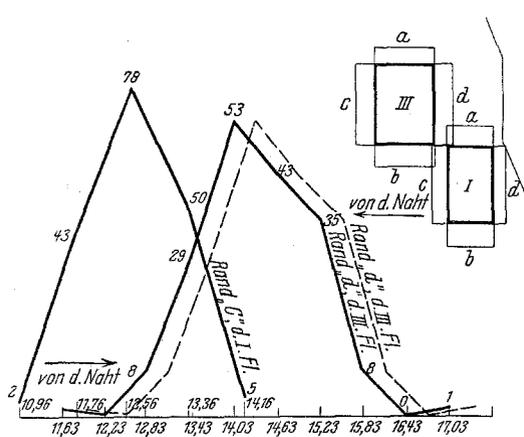


Abb. 13. Transgression der Ränder „C“ (Fleck I) und „d“ (Fleck III), die von der Verschiebung entsprechender Flecke abhängig ist.

stellt. Die Variation des Randes „D“ (Fleck III) ist durch den Regressionskoeffizienten korrigiert (punktierte Linie), weil zwischen den Flecken eine kleine positive Korrelation besteht. Diese Korrektur erhöht die Wahrscheinlichkeit der Fleckenberührung. Auf Abb. 13 sind ähnliche

Kurven für die von der Variabilität der Fleckenlage abhängige Lage des Randes C (Fleck I) und D (Fleck III) dargestellt. Die Transgression ist

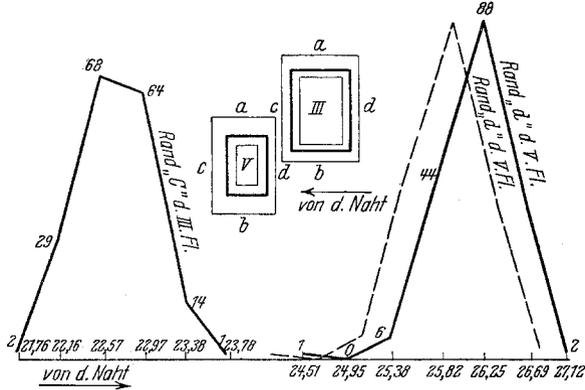


Abb. 14. Transgression der Ränder „C“ (Fleck III) und „d“ (Fleck V), die von der Variation der Fleckengröße (III und V) abhängig ist.

hier groß. Zwischen den Flecken besteht eine kleine positive Korrelation; deshalb ist hier wieder eine Korrektur durch den Regressionskoeffizienten durchgeführt worden, die in diesem Falle die Wahrscheinlichkeit der Verschmelzung vermindert.

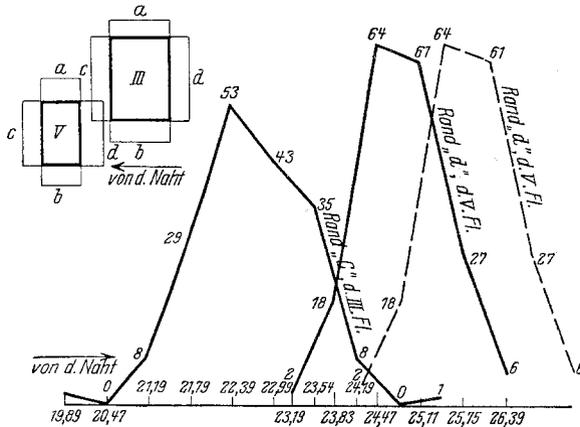


Abb. 15. Transgression der Ränder „C“ (Fleck III) und „d“ (Fleck V), die von der Verschiebung entsprechender Flecke abhängig ist.

Auf Abb. 14 und 15 ist dasselbe für die einander zugewandten Seiten der Flecke III und V dargestellt. Abb. 14 zeigt überhaupt keine Transgression. Eine Korrektur durch den Regressionskoeffizienten ist nicht genügend, um dieses Verhältnis zu verändern.

Abb. 15 zeigt eine bedeutende Transgression, die aber nach vorge-

nommener Korrektur fast verschwindet. Die Verschmelzung kann also in diesem Falle nur durch Fleckenverschiebung zustande kommen, und ihre Wahrscheinlichkeit ist sehr gering.

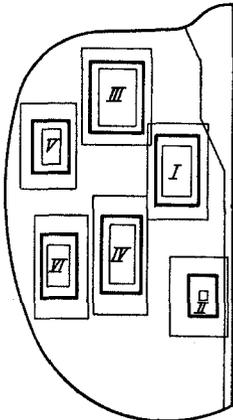


Abb. 16. Schema der Flügeldecke der *Propylaea*. Variation der Fleckengröße.

Die auf diesem Wege erhaltenen Zahlen ergeben noch nicht die Wahrscheinlichkeit der Fleckenverschmelzung. Nehmen wir als Beispiel die Abb. 13. In der rechten oberen Ecke ist das Verhältnis der Flecke I und III zueinander schematisch dargestellt. Allein auf Grund der Berührung der Seiten C des Flecks I und D des Flecks III ist es unmöglich, die Wahrscheinlichkeit der Verschmelzung dieser Flecke zu bestimmen. Die Verschiebung des Flecks I nach unten und des Flecks IV nach oben vermindert die Wahrscheinlichkeit ihrer Verschmelzung, und die Verschiebung in entgegengesetzten Richtungen erhöht sie. Die endgültige Wahrscheinlichkeit kann durch

Multiplikation dieser beiden Wahrscheinlichkeiten erzielt werden.

Derartige Berechnungen sind für alle benachbarten Fleckenpaare durchgeführt worden. Für jedes Fleckenpaar wurden zwei Wahrscheinlichkeiten der Verschmelzung erhalten. Die eine hängt von der Versetzung der Flecke, die andere vom Wachstum der Flecke ab. Beide Ursachen der Fleckenverbindung wirken gleichzeitig. Deshalb entsteht die Gesamtwahrscheinlichkeit der Fleckenverbindung aus der Summierung dieser beiden Wahrscheinlichkeiten. Auf Tabelle 14 sind diese Gesamtwahrscheinlichkeiten angegeben.

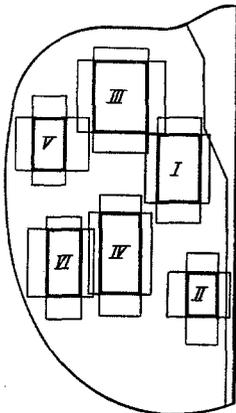


Abb. 17. Schema der Flügeldecke der *Propylaea*. Variationen der Fleckenlage.

Die allgemeinen Ergebnisse der Berechnungen sind in zwei Schemata (Abb. 16 und 17) dargestellt. Beide Schemata sind in gleicher Weise und im gleichen Maßstabe gezeichnet. Auf Durchschnittselytren ist die durchschnittliche Größe und Lage der Flecke und die extremen Schwankungsgrenzen der Flecke angegeben, die durch das Wachsen oder die

Verschiebung der Flecke entstehen. Das Schema Abb. 16 lehrt, daß durch die Variabilität der Fleckengröße folgende Verbindungen sich verwirklichen können: I+I, II+II, I+III, I+IV. Andere Verbindungen der Flecke sind hier unmöglich. Besonders merkwürdig ist, daß die Flecke II und IV sich nicht verbinden können.

Tabelle 10. Theoretische Wahrscheinlichkeiten und tatsächlich in komplizierten Zeichnungen sich verwirklichende Verschmelzungen entsprechender Flecke.

Vereinigen der Flecke	Zahl der Individuen entsprechender Fleckenkombinationen	Zahl der Individuen mit komplizierter Zeichnung, bei denen auch die Verschmelzung entsprechender Fleckenpaare auftritt	Wahrscheinlichkeit der Verschmelzung verschiedener Fleckenpaare
II und II	52	3859	0,8145
I „ I	21	3464	0,371
II „ IV	101	3721	0,00
I „ III	15	2914	0,30
I „ IV	1	2019	0,1121
III „ V	0	1939	0,0625
IV „ VI	1	1442	0,0243

Durch Fleckenverschiebung können beliebige benachbarte Flecke verschmelzen. Die Flecke II und IV bilden auch hier eine Ausnahme (Abb. 17).

Auf Grund der oben geschilderten Analyse kommen wir zur Aufstellung einer bestimmten Gradation der Wahrscheinlichkeiten potenziell möglicher Fleckenverbindungen. Die Gradation der Wahrscheinlichkeiten kann man mit dem empirischen Material vergleichen, was auch auf Tabelle 10 getan wird. In der ersten senkrechten Reihe dieser Tabelle sind verschiedene Kombinationen der Flecke angegeben. In der zweiten steht die Zahl der Individuen, die diese Kombination aufweisen. In der dritten die Zahl der Individuen mit komplizierten Zeichnungen, bei denen aber die entsprechende Fleckenverbindung vorhanden ist. Die letzte Reihe zeigt die Gesamtwahrscheinlichkeiten. Die Tabelle zeigt, daß die wahrscheinlichsten Fleckenverbindungen auch tatsächlich am häufigsten vorkommen. Die Zahlen aller vier Reihen schwanken also parallel. Es gibt nur eine Ausnahme, die diese Übereinstimmung stört. Es sind die Flecke II und IV. Die Verbindung dieser Flecke kommt oft vor, obwohl die theoretische Wahrscheinlichkeit gleich Null ist. Auf Abb. 5 sehen wir, daß die Ausnahmeform (II) gerade durch die Verbindung der Flecke II und IV charakterisiert ist. Diese Form stört die gesetzmäßige Gerichtetheit in der Bildung komplizierter Zeichnungen bei *Propylaea* und steht am Anfang der dritten Richtung der Pigmentierung, welche wahrscheinlich Individuen mit anderem Genotyp umfaßt.

5. Schlußbemerkungen.

Die biometrische Analyse der Elemente komplizierter Zeichnungen bei *Propylaea* hat uns zur Feststellung zweier Gruppen von Merkmalen geführt, die prinzipiell verschieden sind, sich aber in bestimmten Wechselbeziehungen befinden. Die erste Gruppe, Anzahl, Form, Durchschnittsgröße und -lage der Flecke, bildet sozusagen das Gerippe des

Musters und bestimmt seine Form. Sie ist ziemlich konstant und wahrscheinlich vorwiegend genotypisch bedingt. Zur zweiten Gruppe gehört die Fähigkeit des Organismus zur Bildung des Pigments. Dieses Merkmal erfährt unter der Einwirkung verschiedener inneren und äußeren Einflüsse große Schwankungen. Diese beiden Merkmalsgruppen determinieren die Gestaltung des Zeichnungsmusters bei *Propylaea*. Die Pigmentmenge spielt hier die Rolle des Verwirklichungsfaktors. Eine genügende Pigmentmenge verwirklicht ein bestimmtes Zeichnungsmuster, das durch Faktoren der oben genannten ersten Gruppe gewissermaßen präformiert war. Bei ungenügenden Pigmentmengen bleibt das volle Muster sozusagen als prospektive Potenz unentwickelt, und es können sich bestimmte, der gerichteten Variationsreihe entsprechende Übergangsstufen bilden.

Die gerichtete Reihe von Formen kann ohne Störung irgendeines Elementes des genotypisch bedingten Musters nicht verändert werden. Durch eine neuentstandene Genovariation kann die oben festgestellte Gradation der Fleckenverschmelzung verändert werden und zur Bildung einer neuen gerichteten Reihe führen. Als Beispiel kann die dritte gerichtete Reihe bei *Propylaea* mit der typischen Form „*Lyra*“ dienen. Deshalb kann die Beschreibung der gerichteten Variationsreihen eine große Rolle in der Systematik stark variierender Arten spielen, weil jede gerichtete Reihe solche Formen umfaßt, die vermutlich zu einem Biotyp gehören. Dagegen können einzelne Formen der gerichteten Reihen nicht immer einer Klassifikation zugrunde gelegt werden, wie stark sie sich auch voneinander unterscheiden mögen. Die gerichtete Variabilität bei *Coccinella 10-punctata* und bei *Propylaea 14-punctata* steht der EIMERschen „*Orthogenesis*“ und VOGT'schen „*Eunomie*“ nahe. EIMER hat aber seine Theorie mit teleologischen und phylogenetischen Vorstellungen verbunden. O. VOGT bezeichnet als Eunomien nur die strengsten, keine Ausnahmen bildenden gerichteten Reihen. Solche Fälle der gerichteten Variabilität müssen aber selten vorkommen. Die Bedingungen der Entstehung von Eunomien im Sinne O. VOGT's wurden bei der Analyse der gerichteten Variabilität bei *Coccinella 10-punctata* (S. ZARAPKIN 1930) besprochen. In den beiden von uns untersuchten Fällen (*Coccinella* und *Propylea*) sind viele „Ausnahmen“ vorhanden; diese „Ausnahmen“ stehen aber im Zusammenhang mit der Grundgesetzmäßigkeit der eigentlichen gerichteten Reihe (siehe Abb. 5 dieser Arbeit und S. ZARAPKIN 1930, Abb. 21).

Wir wollen nun die gerichtete Variabilität der *Propylea* mit der der *Coccinella 10-punctata* vergleichen (S. ZARAPKIN 1930). Das Gemeinsame in beiden Fällen besteht darin, daß die Ausbildung des Zeichnungsmusters von zwei Faktorengruppen abhängt: 1. der die Pigmentmenge bestimmenden Faktoren und 2. der Faktoren, die die eigentliche Ge-

richtetheit bedingen. Die Pigmentmenge ist in beiden Fällen stark fluktuierend, und ihre Variabilität hängt wahrscheinlich neben genotypischen im hohen Maße auch von Milieufaktoren ab. Die zweite Faktorengruppe ist in beiden Fällen augenscheinlich vorwiegend genotypisch bestimmt und viel konstanter als die erste. Der Mechanismus, der unmittelbar die Gerichtetheit der Zeichnungsbildung bedingt, ist aber bei *Propylaea* und *Coccinella* verschieden. Bei *Coccinella* haben wir die „erste Etappe der Pigmentierung“, d. h. die Fleckenentstehung untersucht. Dabei bestand der Mechanismus, der die Gerichtetheit bestimmte, darin, daß verschiedene Fleckenpaare in Bezug auf Pigmentbildung verschiedene Empfindlichkeit aufwiesen. Bei *Propylaea* dagegen, wo wir die zweite Etappe (Fleckenverbindungen) untersuchten, liegt die unmittelbare Ursache eines bestimmten Verlaufs der Zeichnungsbildung in der Konstanz des schon vorhandenen Fleckenmusters und in dem spezifischen Variieren der Größe und Lage jedes Flecks. Dieses wird aber durch die erste Etappe prädeterminiert (die bei *Propylaea* im definitiven Zustande fehlt), während der die Zahl, Form und Lage der Flecke bestimmt wird. Man kann also im Grunde beide Fälle auf dasselbe zurückführen: auf ungleiche Struktur verschiedener Elytrenbezirke, die eine ungleiche Empfindlichkeit in Bezug auf Pigmentbildung zur Folge hat.

6. Zusammenfassung.

1. *Propylaea 14-punctata* weist, wie auch viele andere Arten der Coccinelliden, einen großen Polymorphismus auf in der Elytrenzeichnung. Die verschiedenen Zeichnungsformen bilden eine gewissermaßen gerichtete Reihe, wie es auf Abb. 5 zu sehen ist. Diese Gerichtetheit ist nicht absolut. Die Ausnahmen folgen aber der Gradation der Fleckenverschmelzung, die sich auf den ersten Stufen der Bildung komplizierter Zeichnungen geäußert hat.

2. Eine biometrische Analyse der Lage und Größe der Flecke sowie der Korrelationen zwischen diesen Merkmalen, die an 178 Käfern mit freien Flecken unternommen wurde, zeigte folgendes:

a) Die Fleckenlage ist mit der Elytrengröße stark korrelativ verbunden. Nach der Beseitigung dieser Korrelation erwies sich die Fleckenlage als ziemlich streng fixiert. Die Fleckenverschiebungen nach dieser oder jener Richtung sind ganz unbedeutend und zeigen lediglich eine fluktuierende Variation. Deshalb kann behauptet werden, daß die Fleckenlage genotypisch bedingt und unter dem Einfluß des Milieus nur geringen Schwankungen unterworfen ist.

b) Die Fleckengröße ist auch mit der Elytrengröße durch eine bedeutende Korrelation verbunden. Nach der Befreiung von dieser erwies es sich, daß die Fleckengröße stärker als die Fleckenlage variiert. Auf Grund der biometrischen Analyse allein ist es unmöglich, die Ursache

dieser Variabilität festzustellen, doch nach der Analogie mit anderen Fällen kann man sie teilweise auf die Einwirkung des Genotyps, teilweise auch auf diejenige der äußeren Verhältnisse zurückführen.

c) Die fluktuierende Variabilität der Lage eines jeden Flecks ist durch eine kleine Korrelation mit der Variabilität der Lage fast sämtlicher anderer Flecke verbunden, so daß zwischen allen Flecken eine gewisse Spannung besteht: wenn sich irgendein Fleck von seinem Platze etwas verschiebt, so verschieben sich auch alle anderen Flecke in derselben Richtung auf eine ungleiche, doch bedeutend kürzere Entfernung.

d) Die Fleckengrößen sind gleichfalls untereinander durch eine kleine Korrelation verbunden. Da aber diese Korrelation in allen Fällen unbedeutend ist, so kann man von einer unabhängigen Variation der Größe eines jeden Fleckes sprechen. Auf diese Weise kann die Form und Durchschnittsgröße eines jeden Flecks zu denjenigen Merkmalen gerechnet werden, die genotypisch bedingt sind.

3. Auf Grund der erhaltenen Konstanten der Variationsreihen der Fleckenlage und Fleckengröße wurden die Verschmelzungswahrscheinlichkeiten für verschiedene Flecken berechnet. Die Ergebnisse der Berechnungen zeigten, daß diese Wahrscheinlichkeiten eine bestimmte Gradation aufweisen, die von der Entfernung der betreffenden Flecke voneinander, ihrer Form, Größe und von der Variation dieser Merkmale abhängen. Diese Gradation stimmt mit der Gerichtetheit der Zeichnungsentwicklung überein, die aus der Untersuchung verschiedener Formen gewonnen wurde.

4. Dieser Gradation der Verschmelzungswahrscheinlichkeiten (die auf Grund der Exemplare mit freien Flecken berechnet wurden) entsprechen auch die Individualzahlen verschiedener Formen mit komplizierten Zeichnungen, die die betreffenden Fleckenverbindungen in der untersuchten Population manifestieren; d. h. der höheren Wahrscheinlichkeit der Fleckenverschmelzung entspricht auch die größere Anzahl von Individuen, bei denen sich diese Verschmelzung verwirklicht hat (Tabelle 14).

5. Einzelne Abweichungen von diesen Regeln weisen auf die Veränderung der ursprünglichen Gesetzmäßigkeiten in den Wechselbeziehungen zwischen Merkmalen hin, was durch Genovariation hervorgerufen werden könnte. Die Beschreibung von Eunomien kann also als Methode zur Aufstellung kleiner taxonomischer Einheiten dienen.

6. Aus dem Gesagten ergibt sich auch, daß das genetische Studium der Zeichnungsvariabilität der *Coccinelliden* nicht auf die Analyse einzelner Zeichnungsformen gerichtet sein muß, sondern auf die Aufstellung der Eunomien, die in dieser Variabilität ihren Ausdruck finden und auf die Analyse der Pigmentmenge, die wahrscheinlich durch gleichsinnige Faktoren hervorgerufen wird.

7. Literatur.

1. Della Beffa, G.: Revisione dei Coccinellidi Italiani. Parte prima. Salsomaggiore 1913. — 2. Eimer, G. H. T.: On Orthogenesis and the Importance of Natural Selection in Species Formation. Religion of Science Library, Chicago 1898. — 3. Escherich: Über die Gesetzmäßigkeit in Abänderung der Zeichnung bei Insekten. Dtsch. entomol. Z. **36** (1892). — 4. Jacobson, G. G.: Über Flügeldeckenmuster bei Coccinelliden. Horae Soc. Entomol. Ross. **34** (1900) (russ.). — 5. Die Käfer Rußlands und West-Europas. St. Petersburg: A. F. Devrient 1905 (russ.). — 6. Johannsen, W.: Elemente der exakten Erblchkeitslehre, 2. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1913. — 7. Krüger, E. K.: Über die Farbenvariationen der Hummelart *Bombus agrorum* FABR. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **2** (1928). — 8. Reichert, A.: Melanistische und andere auffällige Formen von Coccinelliden. Entomol. Jb. **17** (1908). — 9. Sajo, K.: Beiträge zu WEISES Bestimmungstabellen der europäischen Coccinelliden. Kroat. entomol. Mbl. **2** (1888). — 10. Schröder, Chr.: Die Variabilität der *Adalia bipunctata* L. (COE.). Allg. Z. Entomol. **6/7** (1901/02). — 11. Shelford, V.: Color and Color pattern mechanism of tieger beetles. Illinois biol. monogr. **3**, Nr 4 (1917). — 12. Vogt, O.: Studien über das Artproblem. Über das Variieren der Hummeln. Mitt. 1 u. 2. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1909—1911**. — 13. Psychiatrisch wichtige Tatsachen der zoologisch-botanischen Systematik. Z. f. Neur. u. Psych. **101** (1926). — 14. Vogt, O. u. Zarapkin, S.: Über dysnomische Variabilität und ihre nosologische Bedeutung. J. Psychol. u. Neur. **39** (1929). — 15. Zarapkin, S. R.: Über gerichtete Variabilität. Teil I: Allgemeine Einleitung und Analyse der ersten Pigmentierungsetappe bei *Coccinella 10-punctata*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17**. — 16. Weise, J.: Bestimmungstabellen der europäischen Coleopteren. II. Coccinellidae. Z. Entomol. **7** (1879).

8. Beilagen.

Tabelle 1. Variationsreihen der Flügeldeckenlänge und Entfernung der Flecke von dem Halschild.

Länge der Flügeldecken	Klassen . . .	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	
Entfernung d. Fl. I vom Halschild	Variantenzahl	1	1	1	8	8	7	16	24	20	22	9	10	4	15	9	10	7	3	1	1	1	
Entfernung d. Fl. II vom Halschild	Variantenzahl	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28											
Entfernung d. Fl. III vom Halschild	Variantenzahl	2	3	28	20	40	28	32	15	4	4												
Entfernung d. Fl. IV vom Halschild	Variantenzahl	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51						
Entfernung d. Fl. V vom Halschild	Variantenzahl	1	1	1	8	16	17	21	21	29	15	8	9	13	10	6	2						
Entfernung d. Fl. VI vom Halschild	Variantenzahl	9	10	11	12	13	14	15															
Entfernung d. Fl. I vom Halschild	Variantenzahl	8	53	52	44	18	3																
Entfernung d. Fl. II vom Halschild	Variantenzahl	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43								
Entfernung d. Fl. III vom Halschild	Variantenzahl	2	1	6	11	21	33	37	11	15	8	13	11	7	2								
Entfernung d. Fl. IV vom Halschild	Variantenzahl	14	15	16	17	18	19	20	21	22													
Entfernung d. Fl. V vom Halschild	Variantenzahl	1	3	8	28	36	45	41	10	6													
Entfernung d. Fl. VI vom Halschild	Variantenzahl	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45							
Entfernung d. Fl. I vom Halschild	Variantenzahl	1	—	4	10	12	15	35	28	17	21	8	6	10	10	1							

Tabelle 2. Variationsreihen der Flügeldeckenbreite und Entfernung der Flecke von der Naht.

Breite der Flügeldecken	Klassen . . .	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
Entfernung des Flecks I von der Naht	Variantenzahl	1	—	—	9	8	24	27	40	15	20	18	12	3	1	1
Entfernung des Flecks II von der Naht	Klassen . . .	7	8	9	10	11										
Entfernung des Flecks III von der Naht	Variantenzahl	2	43	79	49	5										
Entfernung des Flecks IV von der Naht	Klassen . . .	3	4	5	6	7	8									
Entfernung des Flecks V von der Naht	Variantenzahl	2	31	84	54	6	1									
Entfernung des Flecks VI von der Naht	Klassen . . .	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23					
Entfernung des Flecks VII von der Naht	Variantenzahl	1	—	8	29	53	43	39	9	—	1					
Entfernung des Flecks VIII von der Naht	Klassen . . .	15	16	17	18	19	20	21	22							
Entfernung des Flecks IX von der Naht	Variantenzahl	4	24	46	39	25	25	12	3							
Entfernung des Flecks X von der Naht	Klassen . . .	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33				
Entfernung des Flecks XI von der Naht	Variantenzahl	1	1	5	13	23	41	30	31	11	15	7				
Entfernung des Flecks XII von der Naht	Klassen . . .	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32				
Entfernung des Flecks XIII von der Naht	Variantenzahl	1	3	13	35	38	30	14	16	18	7	3				

Tabelle 3. Variationsreihen der Fleckengröße.

Klassen	Variationsreihen der Fleckengröße																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Länge des Flecks I . . .	—	—	—	—	—	—	—	2	4	24	42	54	31	12	9	—	—	—	—	178
Breite des Flecks I . . .	—	—	—	—	11	45	67	37	15	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	178
Länge des Flecks II . . .	2	1	1	3	21	19	34	24	31	27	9	2	4	—	—	—	—	—	—	178
Breite des Flecks II . . .	3	4	16	29	56	37	23	6	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	178
Länge des Flecks III . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	33	50	34	35	18	3	1	—	—	178
Breite des Flecks III . . .	—	—	—	—	—	2	29	68	64	14	1	—	—	—	—	—	—	—	—	178
Länge des Flecks IV . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	8	26	39	39	33	20	8	2	2	1
Breite des Flecks IV . . .	—	—	—	3	21	71	63	16	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	178
Länge des Flecks V . . .	—	—	—	—	4	7	28	34	45	44	9	5	1	1	—	—	—	—	—	178
Breite des Flecks V . . .	—	—	1	2	30	88	44	6	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	178
Länge des Flecks VI . . .	—	—	—	—	—	—	2	3	16	41	40	31	23	15	6	—	—	—	—	178
Breite des Flecks VI . . .	—	—	—	—	31	73	54	18	2	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	178

Tabelle 4. Konstanten der Variationsreihen für verschiedene Merkmale: die Entfernungen der Flecke von dem Halsschild und von der Naht, die Längen und Breiten der Flügeldecken und der Flecke.

Merkmale	Länge				Breite				Entfernung von dem Halsschild				Entfernung von der Naht			
	Media (M)	mittlere Fehler (m)	Sigma (σ)	Variat. koefiz. (C)	mittlere Fehler (m)	Sigma (σ)	Variat. koefiz. (C)	Media (M)	mittlere Fehler (m)	Sigma (σ)	Variat. koefiz. (C)	Media (M)	mittlere Fehler (m)	Sigma (σ)	Variat. koefiz. (C)	
Flügeldecke . . .	61,64	0,065	3,98	6,54	0,066	2,44	6,81	36,66	—	—	—	9,07	—	—	—	
Fleck I . . .	11,81	0,12	1,43	12,08	0,16	1,16	16,32	7,11	0,08	1,82	8,078	0,09	0,09	0,818	9,04	
Fleck II . . .	8,4	0,26	2,19	28,57	0,298	1,545	29,87	5,19	0,07	3,08	7,15	5,2	0,157	0,817	15,77	
Fleck III . . .	12,75	0,11	1,42	11,14	0,095	0,8	10,78	8,35	0,102	1,13	10,17	18,53	0,07	1,303	7,02	
Fleck IV . . .	14,50	0,12	1,73	12,35	0,15	0,96	14,88	6,45	0,08	2,8	7,67	18,1	0,09	1,6	8,84	
Fleck V . . .	8,77	0,177	1,55	17,67	0,14	0,87	14,26	6,1	0,085	1,597	8,63	29,26	0,07	2,02	7,18	
Fleck VI . . .	11,26	0,15	1,67	14,83	0,145	0,925	14,6	6,37	0,07	2,82	7,44	27,26	0,08	2,22	8,34	

Tabelle 5.

		Entfernung von dem Halschild					Entfernung von der Naht					
Fleck I	a	Klassen . . .	18-19	20-21	22-23	24-25	26-27	7	8	9	10	11
		Variantezahl	5	48	70	47	8	2	43	78	50	5
	b	Klassen . . .	20,5	22,5	24,5			7	8	9	10	11
		Variantezahl	9	26	7			1	18	36	11	
	c	Klassen . . .	20,75	21,99	23,23	24,5	25,7	7,4	8,2	9	9,8	10,6
		Variantezahl	5	48	70	47	8	2	43	78	50	5

Tabelle 6.

		Entfernung von dem Halschild					Entfernung von der Naht									
Fleck II	a	Klassen . . .	36-37	38-39	40-41	42-43	44-45	46-47	48-49	50-51	3	4	5	6	7	8
		Variantezahl	2	9	33	42	44	17	27	8	2	31	84	56	6	1
	b	Klassen . . .	40-41	42-43	44-45	46-47					4	5	6			
		Variantezahl	6	18	17	1					17	33	16			
	c	Klassen . . .	41,75	42,43	43,11	43,79	44,47	45,15	45,83	46,51	3,31	4,17	5,03	5,89	6,75	7,61
		Variantezahl	2	9	33	42	44	17	27	8	2	31	84	56	6	1

Tabelle 7.

		Entfernung von dem Halschild					Entfernung von der Naht											
Fleck III	a	Klassen . . .	9	10	11	12	13	14	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
		Variantezahl	8	53	52	44	18	3	1	—	8	29	53	43	35	8	—	1
	b	Klassen . . .	9	10	11	12					16	17	18	19	20			
		Variantezahl	3	13	15	11					2	9	32	19	3			
	c	Klassen . . .	9,38	10,20	11,02	11,84	12,66	13,50	15,71	16,29	17,01	17,61	18,21	18,81	19,41	20,61	20,01	21,21
		Variantezahl	8	53	52	44	18	3	1	—	8	29	53	43	35	8	—	1

Tabelle 8.

		Entfernung von dem Halsschild				Entfernung von der Naht					
Fleck IV	a	Klassen . . .	30—31 32—33 34—35 36—37 38—39 40—41 42—43	15	16	17	18	19	20	21	22
		Variantenzahl	3 17 54 48 23 24 9	4	24	46	39	25	25	12	3
	b	Klassen . . .	34—35 36—37 38—39	16	17	18	19	20			
		Variantenzahl	14 26 2	6	29	22	8	1			
	c	Klassen . . .	34,31 35,11 35,91 36,71 37,51 38,31 39,11	16,58	17,07	17,56	18,05	18,54	19,03	19,52	20,01
		Variantenzahl	3 17 54 48 23 24 9	4	24	46	39	25	25	12	3

Tabelle 9.

		Entfernung von dem Halsschild				Entfernung von der Naht					
Fleck V	a	Klassen . . .	14 15 16 17 18 19 20 21 22	23—24	25—26	27—28	29—30	31—32	33—34		
		Variantenzahl	1 3 8 28 35 45 41 10 6	2	18	64	61	27	6		
	b	Klassen . . .	15 16 17 18 19 20			25—26	27—28	29—30			
		Variantenzahl	2 — 3 13 15 9			3	40	23			
	c	Klassen . . .	15,27 15,99 16,71 17,43 18,15 18,87 19,59 20,31 21,04	27,58	28,22	28,86	29,50	30,14	30,78		
		Variantenzahl	1 3 8 28 35 45 41 10 6	2	18	64	61	27	6		

Tabelle 10.

		Entfernung von dem Halsschild				Entfernung von der Naht					
Fleck VI	a	Klassen . . .	31—32 33—34 35—36 37—38 39—40 41—42 43—44 45—46	22—23	24—25	26—27	28—29	30—31	32—33		
		Variantenzahl	1 14 27 63 38 14 20 1	4	48	68	30	25	3		
	b	Klassen . . .	35—36 37—38 39—40			24—25	26—27	28—29			
		Variantenzahl	4 29 9			20	48	3			
	c	Klassen . . .	36,21 36,98 37,76 38,5 39,26 40,02 40,78 41,54	25,24	26,24	27,19	28,05	28,94	29,84		
		Variantenzahl	1 14 27 63 38 14 20 1	4	48	68	30	25	3		

Tabelle 11.

		Länge des Flecks						Breite des Flecks							
a	Klassen . . .	8	9	10	11	12	13	14	15	5	6	7	8	9	10
	Variantenzahl	2	4	24	42	53	32	12	9	11	44	67	34	15	6
b	Klassen . . .	8	9	10	11	12	13	14		5	6	7	8	9	
	Variantenzahl	1	2	6	13	12	7	1		5	21	25	13	2	
c	Klassen . . .	8,58	9,43	10,28	11,13	11,98	12,83	13,68	14,53	5,42	6,22	7,02	7,82	8,62	9,42
	Variantenzahl	2	4	24	42	53	32	12	9	11	44	67	34	15	6

Tabelle 12.

		Länge des Flecks						Breite des Flecks										
a	Klassen . . .	1-2	3-4	5-6	7-8	9-10	11-12	13-14	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Variantenzahl	3	4	40	58	58	11	4	3	4	16	29	56	37	23	6	3	1
b	Klassen . . .	1-2	3-4	5-6	7-8	9-10	11-12		1	2	3	4	5	6	7	8		
	Variantenzahl	1	2	12	18	9	—		2	1	11	16	17	14	6	—		
c	Klassen . . .	3,6	5,1	6,6	8,1	9,6	11,1	12,6	2,9	2,83	3,57	4,31	5,05	5,79	6,53	7,27	8,01	8,75
	Variantenzahl	3	4	40	58	58	11	4	3	4	16	29	56	37	23	6	3	1

Tabelle 13.

		Länge des Flecks						Breite des Flecks							
a	Klassen . . .	10	11	12	13	14	15	16	17	6	7	8	9	10	11
	Variantenzahl	4	33	50	34	35	18	3	1	2	29	68	64	14	1
b	Klassen . . .	10	11	12	13	14	15			6	7	8	9		
	Variantenzahl	3	4	18	6	10	1			1	16	32	17		
c	Klassen . . .	10,5	11,32	12,14	12,95	13,77	14,59	15,41	16,23	6,45	7,26	8,07	8,88	9,69	10,5
	Variantenzahl	4	33	50	34	35	18	3	1	2	29	68	64	14	1

Tabelle 14.

		Länge des Flecks								Breite des Flecks				
Fleck IV	a	Klassen . . .	10-11	12-13	14-15	16-17	18-19	20-21	4	5	6	7	8	9
		Variantenzahl	9	65	71	28	4	1	3	21	71	63	16	4
	b	Klassen . . .	10-11	12-13	14-15					4	5	6	7	8
		Variantenzahl	4	18	20					2	12	25	23	3
	c	Klassen . . .	12,02	13,44	14,85	16,27	17,69	19,11	4,69	5,35	6,11	6,87	7,63	8,39
		Variantenzahl	9	65	71	28	4	1	3	21	71	63	16	4

Tabelle 15.

		Länge des Flecks								Breite des Flecks										
Fleck V	a	Klassen . . .	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	3	4	5	6	7	8	9	10
		Variantenzahl	2	4	25	36	49	45	10	5	1	1	1	1	2	36	88	44	6	—
	b	Klassen . . .	5	6	7	8	9	10	11	12					3	4	5	6	7	8
		Variantenzahl	1	3	4	14	13	5	—	2					1	—	11	40	13	1
	c	Klassen . . .	5,6	6,44	7,28	8,12	8,96	9,8	10,64	11,48	12,32	13,16	3,4	4,27	5,14	6,01	6,88	7,75	8,62	9,49
		Variantenzahl	2	4	25	36	49	45	10	5	1	1	1	1	2	36	88	44	6	—

Tabelle 16.

		Länge des Flecks								Breite des Flecks								
Fleck VI	a	Klassen . . .	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	5	6	7	8	9
		Variantenzahl	2	3	16	41	40	31	23	15	6	—	1	31	73	54	18	2
	b	Klassen . . .	7	8	9	10	11	12	13	14					5	6	7	8
		Variantenzahl	1	1	5	12	10	7	5	1					10	41	14	1
	c	Klassen . . .	7,6	8,46	9,32	10,18	11,04	11,9	12,76	13,62	14,48	15,34	16,2	5,27	6,07	6,87	7,67	8,47
		Variantenzahl	2	3	16	41	40	31	23	15	6	—	1	31	73	54	18	2