

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

ÜBER GERICHTETE VARIABILITÄT BEI COCCINELLIDEN.
V. DIE REIHENFOLGE DER FLECKENTSTEHUNG AUF DEN ELYTREN
DER COCCINELLA 10-PUNCTATA (ADALEA 10-PUNCTATA) IN DER
ONTOGENETISCHEN ENTWICKLUNG.

Von

S. R. ZARAPKIN.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. Mai 1938.)

Inhalt.

	Seite
1. Einleitung	565
2. Gerichtetheit der Fleckentstehung	566
3. Variation der Fleckengröße und die Gerichtetheit der Fleckentstehung	568
4. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen	571
5. Literatur	572

1. Einleitung.

In früheren Arbeiten über die Färbungsvariationen auf den Elytren einiger Coccinellidenarten wurde gezeigt, daß die Variation der Fleckenzahl und Fleckenlage bei *Coccinella 10-punctata*, die Entwicklung der komplizierten Zeichnungen durch das Zusammenfließen der Flecke bei *Propylaea 14-punctata* und Verteilung des Pigments auf die Elytrenflecke (Variation der Fleckengröße) bei *Epilachna chrysomelina* immer die nomischen Tendenzen aufweisen, die als gerichtete Variabilität beschrieben wurde (ZARAPKIN 1930, 1933). Die Gerichtetheit ist in allen diesen Fällen nicht absolut, d. h. nicht vollkommen eunomisch im Sinne O. VOGTS. Neben einer dominierenden Hauptrichtung der Variation entstehen viele Abweichungen; sie kommen aber seltener vor und umfassen eine geringere Individuenzahl.

In allen diesen Untersuchungen wurden vollkommen entwickelte Käfer gebraucht, die endgültig ausgefärbte Zeichnungen auf den Elytren zeigten. In der vorliegenden Arbeit will ich die Entstehung der Flecke auf den Elytren der *Coccinella 10-punctata* in der Ontogenie verfolgen. Die aus einer bestimmten Kreuzung stammenden 42 Käfer der *Coccinella 10-punctata* wurden zu diesem Zwecke individuell untersucht. Auf Abb. 1 sind die für diese Kreuzung benutzten *Coccinella*-Formen abgebildet. Das unbefruchtete Weibchen hatte die Flecke II, III, IV, V und VI und das Männchen die Flecke II, IV und VII. Jedes neu ausgeschlüpfte Individuum der Kreuzung wurde in einem Gläschen isoliert und blieb dort so lange, bis sich der Ausfärbungsprozeß auf den Elytren

vollzogen hatte. Die einzelnen Etappen des Ausfärbungsprozesses wurden individuell protokolliert.

Alle frisch geschlüpften Individuen hatten ein vollkommen entwickeltes Muster auf dem Prothorax und keine Spur von schwarzem Pigment auf den Elytren. Das Muster auf den Elytren entwickelte sich

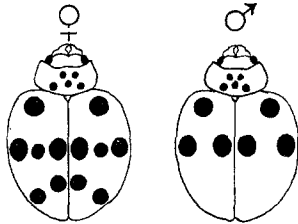


Abb. 1. Das aus der Kreuzung dieser Formen erhaltene Nachkommen wurde zur Analyse der Fleckenentstehung in der Ontogenie individuell untersucht.

langsam. Einige Stunden nach dem Schlüpfen wurde ein Fleckenpaar als erstes bemerkbar. Bevor es sich vollkommen entwickelt hat, trat ein zweites Fleckenpaar undeutlich auf. Darauf entstanden in einer bestimmten Reihenfolge ein drittes, viertes usw. Fleckenpaar. Der ganze Ausfärbungsprozeß dauerte etwa 2—3 Tage. In der typischen Form ist er in der oberen Reihe der Abb. 2 dargestellt. Die Intervalle zwischen dem Auftreten der Flecke und das Tempo der Entstehung bei einzelnen Indi-

viduen und Flecken waren verschieden. Einzelne Fleckenpaare entwickelten sich manchmal bei einigen Individuen fast simultan.

2. Gerichtetheit der Fleckenentstehung.

Bei einzelnen Individuen ist die Reihenfolge der Fleckenentstehung verschieden. Die erste Reihe der Abb. 2 zeigt den gewöhnlichen und häufigsten Verlauf dieses Prozesses. Als erster Fleck entsteht hier der Fleck VII (Bezeichnung der Flecke auf Abb. 3); nach diesem treten die Flecke II, IV und V auf. Von den 42 beobachteten Fällen tritt diese Richtung 15mal auf. Die nächste Reihe der Abbildung stellt die zweite Richtung der Fleckenentstehung dar. Hier treten die Flecke in der Reihenfolge VII, IV und II auf. Diese Richtung ist seltener vertreten (7mal). In der dritten Richtung tritt der Fleck IV als der erste auf, danach folgen die Flecke VII und II (6mal). 4mal zeigte sich die Richtung, die mit der Entstehung des Fleckes II beginnt und dann die Flecke VII und IV zur Ausbildung erscheinen läßt (Reihe 4). In den übrigen Reihen sind die Richtungen dargestellt, die noch seltener vorkommen: die fünfte Reihenfolge 2mal, die sechste und siebente je 1mal.

Zu dieser Analyse wurden nur die Individuen herangezogen, die mindestens drei Flecke entwickelt haben. Die ein- und zweifleckigen Käfer konnten selbstverständlich nicht gebraucht werden. Bei der Untersuchung wurden deshalb nur drei Flecke, II, IV und VII, genauer analysiert. Die seltener entstehenden Flecke wurden eingehender nicht untersucht, da ihre variations-statistische Auswertung mangelhaft und unsicher ist.

Aus dieser kurzen Beschreibung der Reihenfolge der Fleckenentstehung geht folgendes hervor. Die in der ersten Reihe der Abb. 2 dargestellte

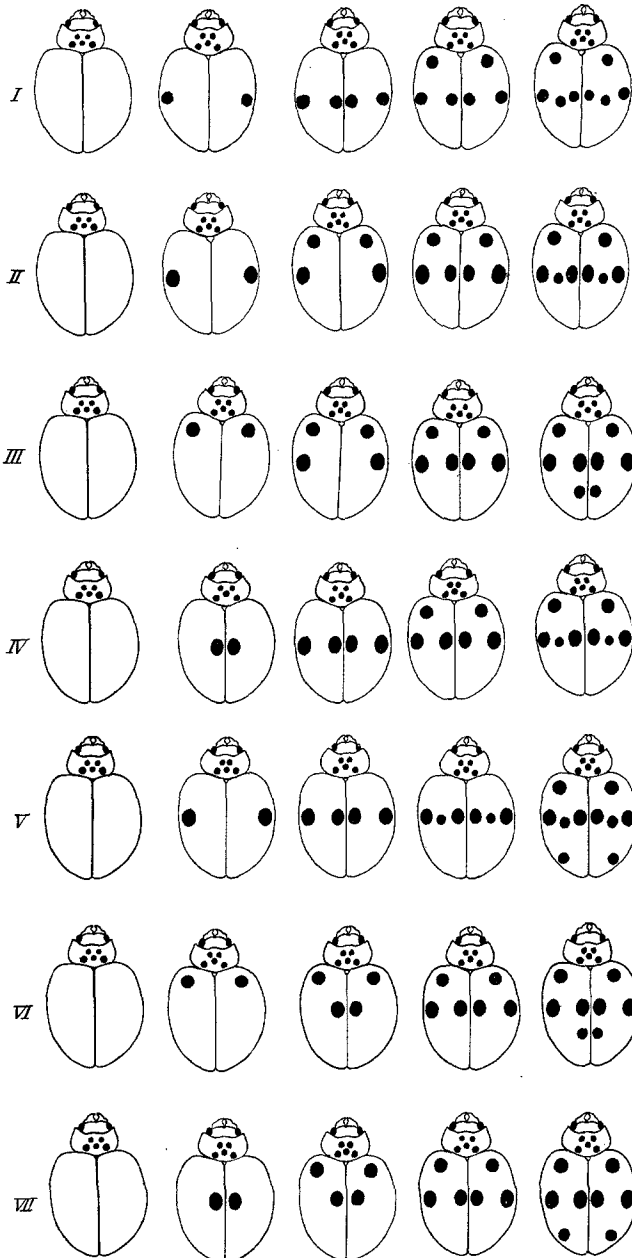


Abb. 2. Verschiedene Richtungen der Fleckentstehung bei *Coccinella-10-punctata* in der ontogenetischen Entwicklung.

Hauptrichtung der ontogenetischen Fleckentstehung stimmt mit der variationsstatistischen Gradation des Fleckenvorhandenseins bei den

entwickelten Individuen überein, die in der ersten Arbeit über gerichtete Variabilität beschrieben wurde und auf Abb. 21 in der zweiten waagerechten und ersten senkrechten Reihe zu sehen ist (ZARAPKIN 1930). Die anderen Richtungen der individuellen Fleckenentstehung widersprechen den Tatsachen der früheren Arbeit auch nicht. Sie entsprechen den sekundären, tertiären usw. Reihen der Abb. 21 im ersten Teil der Arbeit.

Die variationsstatistische Gradation der Fleckenentstehung im ersten Teil der Arbeit wurde für fünfstufig angenommen. Die erste

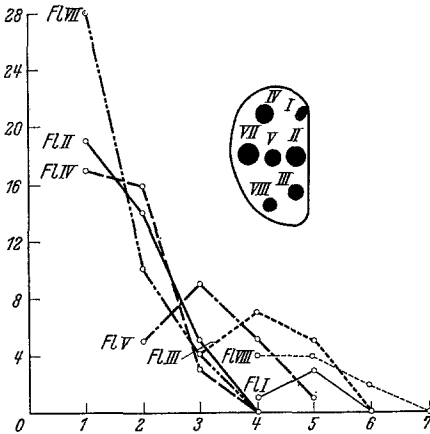


Abb. 3. Graphische Darstellung der Fleckenentstehung. Auf der Abszisse sind 7 Ausfärbungsstufen, auf Ordinate ihre Häufigkeiten bei einzelnen Flecken in Prozenten der ganzen Individuenzahl dargestellt.

Stufe ist das Vorkommen des Fleckes VII, die zweite das des Fleckes II, die dritte — des Fleckes IV, die vierte — der äquipotentialen Flecke I, III, V und VIII, die wechselnd entstehen, die fünfte — des Fleckes VI. Auf Abb. 3 ist dargestellt, wieviel Male die verschiedenen Flecke in der Ontogenie an erster, zweiter usw. Stelle entstanden sind. An der Abszisse sind die Stufen der Fleckenentstehung aufgetragen (der Spielraum zwischen den Stufen entspricht 12 Stunden). Durch die verschiedenen gezeichneten Kurven ist die Variation der Entstehung jedes Fleckes dargestellt. Die Ordinaten stellen die Häufigkeiten dar. Abb. 3 zeigt, daß

nur die drei Flecke VII, II und IV auf der ersten Stufe der Pigmentierung entstehen können. Der Fleck V entsteht auf der zweiten Stufe. Der Fleck III auf der dritten, die Flecke I und VIII auf der vierten Stufe. Weiter sehen wir, daß, je früher ein Fleck entsteht, er desto häufiger vorhanden ist.

3. Variation der Fleckengröße und die Gerichtetheit der Fleckenentstehung.

An einigen Populationen der *Epilachna chrysomelina* wurde gezeigt, daß die Verteilung des Pigmentes (die Reihenfolge der Fleckengröße) auf die 6 Elytrenflecke gerichtet ist. Die Gerichtetheit ist in diesem Falle ebenso wie bei *Coccinella 10-punctata* oder bei *Propylaea 14-punctata* nicht absolut, d. h. neben der Hauptrichtung der Pigmentverteilung können viele sekundäre Richtungen entstehen; sie kommen aber seltener vor. Die Hauptrichtungen der Pigmentverteilung sind für jede *Epilachna*-Rasse eigenartig und müssen deshalb als rassenmäßig, eventuell erblich,

betrachtet werden (ZARAPKIN 1933). Inwiefern die Verteilung des Pigmentes auf 8 Elytrenflecken bei *Coccinella 10-punctata* der Reihenfolge der Fleckenentstehung in der Ontogenie entspricht, soll die nächste Frage der Untersuchung sein.

Für die Analyse konnte nicht das in dieser Arbeit beschriebene Material benutzt werden, weil die Zahl der Individuen (42) zu gering ist. Dazu wurden die sich in Besitz von O. VOGT befindenden *Coccinella 10-punctata* aus der FRANKSchen Sammlung, die aus der Umgebung von Erfurt stammen, benutzt. Bei 100 Individuen dieser Sammlung, die alle die volle Zahl der Flecke (8) auf den Elytren haben, wurde die Länge und Breite jedes Fleckes mit dem Okularmikrometer gemessen und aus den Meßresultaten die variationsstatistischen Werte, die Durchschnittsgrößen, mittlere Fehler und Standardabweichungen berechnet. Diese Werte sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Aus dieser Tabelle geht

Tabelle 1. Die mittlere Länge und Breite, minimale, mittlere und maximale Größe der Fleckenfläche der 8 Elytrenflecke bei *Coccinella 10-punctata*.

Die Flecke	Fleckenlänge		Fleckenbreite		Fleckengröße		
	M ± m	σ	M ± m	σ	Minimum	Mittel	Maximum
I	5,83 ± 0,21	2,09	3,67 ± 0,112	1,12	2	21,40	120
II	16,36 ± 0,32	3,22	11,03 ± 0,17	1,68	35	180,45	390
III	8,38 ± 0,27	2,72	9,38 ± 0,35	3,52	6	78,60	300
IV	10,20 ± 0,18	1,84	11,25 ± 0,24	2,38	49	114,75	306
V	9,84 ± 0,30	3,00	8,23 ± 0,23	2,32	2	80,98	208
VI	3,62 ± 0,14	1,41	3,11 ± 0,12	1,22	4	11,26	64
VII	11,85 ± 0,24	2,40	10,15 ± 0,14	1,40	48	120,28	308
VIII	6,16 ± 0,32	3,22	2,39 ± 0,14	1,41	2	14,72	135

hervor, daß die Reihenfolge der Fleckengröße bei *Coccinella 10-punctata* II, VII, IV, V, III, I, VIII, VI ist. Auf Abb. 4 ist diese Reihenfolge der Fleckengröße schematisch dargestellt. Die letzte Spalte der Tabelle 1 zeigt, daß die Flecke, ihrer Größe nach geordnet, in drei Gruppen eingeteilt werden können. Die größten Flecke sind II, VII und IV. Ihre Mittelwerte liegen zwischen 100 und 200 Maßeinheiten. Die mittelgroßen Flecke sind V = 80, 98 und III = 78,60. Die kleinsten Flecke I, VIII und VI variieren von 10—20 Maßeinheiten. Die Unterschiede zwischen diesen drei Gruppen sind auffallend. Innerhalb jeder Gruppe unterscheiden sich die Flecke aber undeutlich, abgesehen vom Fleck II, der auffallend größer ist als die Flecke VII und IV. Die Flecke auf den Elytren der *Coccinella 10-punctata* haben also eine typische Größe, die wahrscheinlich genotypisch bedingt ist. Bestände zwischen den Flecken eine hohe positive Korrelation, so könnte nur eine Form der Pigmentverteilung vorkommen, und zwar die Form, die auf Abb. 4 gegeben ist. Diese typischen Fleckengrößen variieren aber stark, so daß

zwischen der Größe nach benachbarten Flecken eine starke Transgression stattfindet, und die Korrelation zwischen ihnen nicht absolut ist.

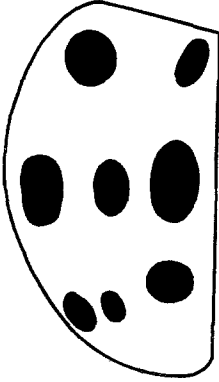


Abb. 4. Das typische Pigmentmuster auf den Elytren der *Coccinella 10-punctata*. Schematische Darstellung der mittleren Fleckengröße auf der durchschnittlichen Elytrenoberfläche.

Infolgedessen können außerhalb der Hauptrichtung viele abweichende Formen der Pigmentverteilung entstehen. Wäre aber die Pigmentverteilung nicht gerichtet, so könnten alle theoretisch möglichen Permutationen aus 8 Elementen sich verwirklichen (in diesem Falle 40320) und jede Kombination gleich oft vorkommen. Tatsächlich ist aber die Zahl der Formen sehr stark reduziert (35), aus denen 19 Formen Unica sind, 6 Formen sind je zweimal vorhanden und die übrigen erscheinen öfter. Wir führen diese Formen nicht an und wollen hier nur die tatsächliche Gradation der Fleckengröße zahlenmäßig wiedergeben, was in Tabelle 2 zusammengefaßt ist. Für jeden Fleck sind in dieser Tabelle zwei Zahlenreihen angeführt. In der ersten Reihe ist die Abstufung der Individuenzahl in bezug auf Fleckengröße gegeben, die zeigt, wieviel mal ein bestimmter Fleck sich der Größe nach an der ersten, zweiten usw. Stelle befindet. Unter 100 Exemplaren

gegeben, die zeigt, wieviel mal ein bestimmter Fleck sich der Größe nach an der ersten, zweiten usw. Stelle befindet. Unter 100 Exemplaren

Tabelle 2. Für jeden Fleck sind zwei Zahlenreihen zusammengestellt. In der ersten ist die Reihenfolge der Fleckengröße durch die Zahl der Individuen, bei denen die Größe der gegebenen Flecke sich an erster, zweiter usw. Stelle befindet. In der zweiten ist die Reihenfolge der Fleckenentstehung in Prozenten der Individuenzahl dargestellt. Zwischen beiden gerichteten Reihen besteht eine auffallend positive Korrelation.

Stufen Flecke	1	2	3	4	5	6	7
II	82 50,00%	14 36,84%	4 13,16%				
VII	9 66,67%	36 23,81%	34 9,52%	20	1		
IV	7 47,22%	29 44,44%	31 8,33%	27	6		
III	2	11	11 25,00%	23 43,75%	29 31,25%	20	4
V		10 25,00%	20 45,00%	29 25,00%	32 5,00%	6	3
VIII				1 40,00%	15 40,00%	39 20,00%	45
I					17 25,00%	35 75,00%	48

kommt z. B. der Fleck II 82mal als der größte vor. 14mal befindet sich der Fleck II an zweiter und 4mal an dritter Stelle. In der zweiten Reihe sind für jeden Fleck die Prozente der Individuenzahl angegeben, die zeigen sollen, wie oft der bestimmte Fleck in der Ontogenie auf der ersten, zweiten usw. Stufe entstanden ist. Der Fleck II entsteht zu 50% auf der ersten Ausfärbungsstufe, zu 36,84% auf der zweiten und zu 13,16% auf der dritten Stufe. Die beiden Zahlenreihen sind vollkommen voneinander unabhängig. Die Tabelle weist aber auf einen bestimmten Parallelismus zwischen den beiden gerichteten Reihen hin, d. h., daß zwischen der Pigmentverteilung auf die 8 Elytrenflecken und der Reihenfolge der Fleckenentstehung in der Ontogenie eine positive Korrelation besteht, die wir etwas anders formulieren wollen: Die Reihenfolge der Fleckenentstehung in der Ontogenie entspricht der Gradation der Fleckengröße. Die Korrelation zwischen den beiden gerichteten Reihen ist nicht absolut. Die Reihenfolge in bezug auf Fleckengröße ist II, VII, IV, V, III, I, VIII, VI; in bezug auf Fleckenentstehung: VII, II, IV, V, III, VIII, I, VI. An zwei Stellen beobachten wir Verschiebungen. Sehr wichtig ist das Nichtübereinstimmen an der ersten Stelle. Der größte Fleck ist der Fleck II, aber in der Ontogenie entsteht öfter der Fleck VII auf der ersten Stufe. Die Verschiebung der Flecke I und VIII ist nicht von besonderer Bedeutung: die Unterschiede in der Größe zwischen ihnen sind nicht auffallend. Da, wie vorhin erwähnt wurde, das Material für Fleckengröße- und Fleckenentstehungsanalyse verschieden war, so kann wenigstens ein Teil der Diskrepanzen auf diesen Materialsunterschied zurückgeführt werden. Unter diesen Bedingungen kann die gefundene Übereinstimmung als gut bezeichnet werden.

4. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen.

In der Arbeit wurde der Ausfärbungsprozeß auf den Elytren von den aus einer bestimmten Kreuzung stammenden Individuen der *Coccinella 10-punctata* durchgeführt.

1. Die Beobachtung hat gezeigt, daß die frisch schlüpfenden *Coccinella 10-punctata* eine vollkommen entwickelte Pigmentzeichnung auf dem Prothorax aufweisen; ihre Elytren bleiben noch mehrere Stunden farbenlos. Das Pigmentmuster auf den Elytren entsteht allmählich und stufenweise von einem Fleckenpaar zum anderen. Der Ausfärbungsprozeß dauert 2—3 Tage bei Zimmertemperatur.

2. Die Reihenfolge der Fleckenentstehung ist bei einzelnen Individuen nicht immer gleich. Die Hauptrichtung dieses Prozesses, die unter 42 beobachteten Fällen 15mal vorgekommen ist, stimmt gut mit der Gesetzmäßigkeit der Fleckenzahlvariation überein, die im ersten Teil unserer Arbeit beschrieben wurde. Die abweichenden Richtungen der Fleckenentstehung kommen seltener vor und entsprechen in der Haupt-

sache den sekundären, tertiären usw. Reihen der Fleckenzahlvariation des ersten Teiles der Arbeit (ZARAPKIN 1930).

3. Aus dieser Analyse geht hervor, daß die Häufigkeit des Fleckes der Zeit seiner Entstehung in der Ontogenie entspricht: Je früher irgendein Fleck entsteht, um so häufiger ist er vorhanden.

4. Es wurde weiter die Verteilung des Pigments auf 8 Elytrenflecke (die Reihenfolge der Fleckengröße) untersucht, und es wurde gefunden, daß die Pigmentverteilung derselben Regel folgt, wie dies an *Epilachna chrysomelina* festgestellt wurde; sie ist gerichtet (ZARAPKIN 1933).

5. Die Gerichtetheit der Pigmentverteilung stimmt in der Hauptsache mit der Reihenfolge der Fleckenentstehung in der Ontogenie überein, d. h. je früher irgendein Fleck in der Ontogenie entsteht, desto relativ größer ist er.

Zum Schluß muß noch folgendes betont werden. Die Zahl der untersuchten Individuen ist zu gering, um die oben ausgesagten Regeln endgültig festzustellen. Abgesehen davon muß man die weitere Untersuchung, und zwar die genetische Analyse der Elytrenzeichnung bei *Coccinella 10-punctata* vornehmen. Man muß mit Hilfe dieser Analyse klar machen, was die verschiedenen Richtungen der Fleckenentstehung bedeuten: ob sie einfache phänotypische Fluktuationen darstellen, oder ob jede Richtung eine vom Genotyp verursachte Eigenschaft ist.

5. Literatur.

Jakobsen, G. G.: Über Flügeldeckenmuster bei Coccinelliden. Horae Soc. Entomol. Ross. (russ.) **34** (1900). — **Schröder, Chr.:** Die Variabilität der *Adalia bipunctata* L. Allg. Z. Entomol. **6/7** (1901/02). — **Tenenbaum, E.:** Der Ausfärbungsprozeß in den Flügeldecken von *Epilachna chrysomelina* F. Roux' Arch. **132** (1934). — **Vogt, O.:** Studien über das Artproblem. Mitt. 1 u. 2. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1909, 1911**. — **Zarapkin, S. R.:** Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden. I, II u. IV. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17/18** (1930); **27** (1933). — Phänoanalyse von einigen Populationen der *Epilachna chrysomelina* F. Z. Abstammungslehre **73** (1937).
