

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

ÜBER GERICHTETE VARIABILITÄT BEI COCCINELLIDEN.
VI. BIOMETRISCHE ANALYSE DER GERICHTETEN VARIABILITÄT.

Von

S. R. ZARAPKIN.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. Mai 1938.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Einleitung	573
2. Analyse der Variationskurven der gerichtet variierenden Zeichnungen auf den Elytren einiger Coccinelliden.	574
3. Zufallerscheinungen in der gerichteten Variabilität	579
4. Schlußbemerkungen.	581
5. Literaturverzeichnis	583

1. Einleitung.

Die Variation des Zeichnungsmusters auf den Elytren einiger Coccinelliden (*Coccinella 10-punctata*, *Propylaea 14-punctata* und *Epilachna chrysomelina*) wurde als gerichtete Variabilität beschrieben (ZARAPKIN 1930, 1933, 1937). Diese Variabilität unterscheidet sich von der gewöhnlichen Variation (Fluktuation) durch einige Besonderheiten, welche ich in der vorliegenden Untersuchung eingehender als in früher erschienenen Arbeiten biometrisch analysieren will.

Hier gebe ich zunächst 84 Formen der *Coccinella 10-punctata* ebenso wieder, wie es schon im ersten Teil der Arbeit getan wurde (Abb. 1). Jede der Formen dieser Abbildung unterscheidet sich entweder durch die Zahl oder durch die Lage der Flecke. Sämtliche Formen sind in neun horizontalen Reihen angeordnet, von Formen ohne Flecken (erste Reihe) bis zu Formen, die 8 Flecke haben (letzte Reihe). Jede horizontale Reihe besteht aus Formen, die eine gleiche Zahl, aber verschiedene Lage der Flecke haben. Die Formen sind in abnehmender Reihenfolge in bezug auf ihre Häufigkeit in jeder Reihe geordnet. Diese willkürliche Ordnung entspricht, wie schon im ersten Teil der Arbeit gezeigt werden konnte (ZARAPKIN 1930), einer bestimmten Regelmäßigkeit der Zeichnungsentwicklung bei *Coccinella 10-punctata*, welche als Kombinationsregel genannt werden kann. Sie lautet: Die Häufigkeit jeder aus bestimmten Flecken bestehenden Form hängt von der Häufigkeit jedes einzelnen Fleckes bei den Individuen ab, die nur ein Fleckenpaar entwickeln. Die erste Form der dritten horizontalen Reihe kommt z. B. häufiger vor als die anderen Formen mit zwei Fleckenpaaren,

und sie ist gerade die Form, die aus den häufigsten Flecken besteht (erste und zweite Form der Reihe II). Die zweite Form der dritten Reihe entsteht aus der Kombination der Formen 1 und 3 der zweiten Reihe. Die erste Form der vierten horizontalen Reihe ist eine Kombination

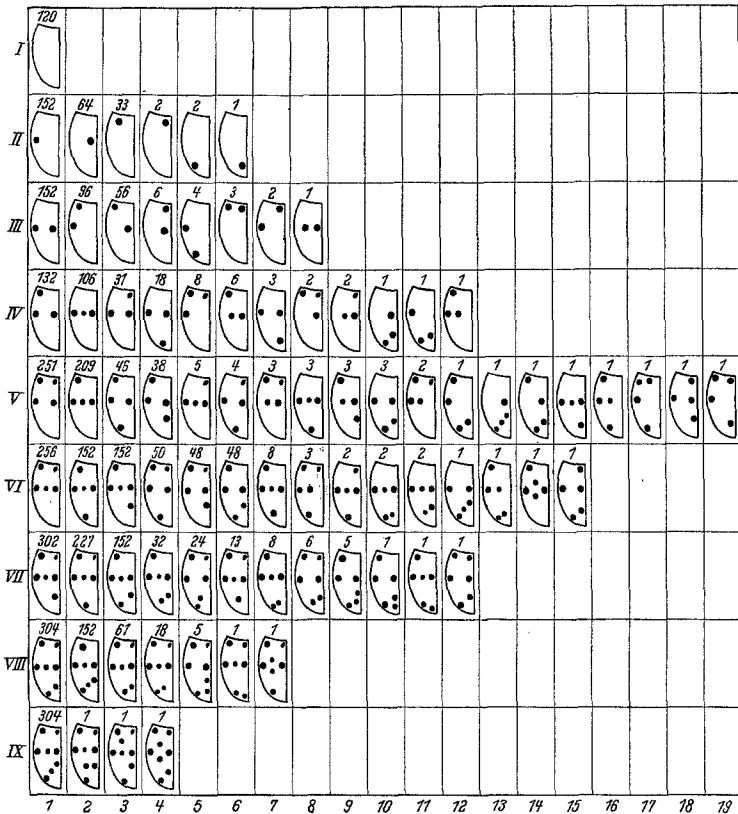


Abb. 1. 84 verschiedene Formen der *Coccinella 10-punctata*, die sich entweder durch die Fleckenzahl oder Fleckenlage unterscheiden. Sämtliche Formen sind in 9 horizontale Reihen geordnet. In jeder Reihe befinden sich die Formen, die die gleiche Zahl der Flecke, aber verschiedene Fleckenlage zeigen.

aus den Formen III₁ und III₂ usw. Man könnte die Ausbildung jeder in der Abb. 1 sich befindenden Form ebenso untersuchen, um festzustellen, daß alle Formen fast ausnahmslos derselben Regelmäßigkeit folgen.

2. Analyse der Variationskurven der gerichtet variierenden Zeichnungen auf den Elytren einiger Coccinelliden.

Die Verteilung der Formen auf Abb. 1 zeigt folgende Besonderheiten: Die mittlere horizontale Reihe V umfaßt die größte Zahl der Formen (19). Die Zahl der Formen nimmt dann von dieser Reihe nach

beiden Richtungen, nach oben und nach unten ab. Die vierte Reihe umfaßt nur 12 verschiedene Formen, die sechste 15. Die Reihe III umfaßt 8 Formen, die Reihe VII 12 usw. Man sieht, daß die Verteilung der Formen hier eine Annäherung an die gewöhnlichen QUETLET-Schen Kurven darstellt. Nun zeigt aber die nächstfolgende Analyse, daß die Zahl der in dieser Abbildung vorhandenen Formen niedriger ist als es nach der Wahrscheinlichkeitstheorie zu erwarten wäre. In der Annahme, daß die Formen ganz zufällig entstehen, anders gesagt, daß die Flecke ganz zufällig sich kombinieren, ist, eine Reihe von Größen zu erwarten, die in Tabelle 1 gegeben ist (erste senkrechte Reihe). Die zweite senkrechte Reihe zeigt die Zahl der sich tatsächlich verwirklichenden Formen. Die in der letzten Reihe stehenden Zahlen zeigen den Unterschied zwischen der ersten und der zweiten Zahlenreihe. Die Zahl der theoretisch möglichen Formen nur mit einem Fleck ist für *Coccinella 10-punctata* 8, es haben sich aber nur 6 Formen entwickelt. Die Zahl der theoretisch möglichen Formen mit zwei Flecken ist 28, es sind aber nur 8 Formen entstanden usw.

Tabelle 1. Anzahl der theoretisch möglichen und tatsächlich sich verwirklichenden Formen mit verschiedenen Fleckenkombinationen bei *Coccinella 10-punctata*.

Kombinationen	Zahl der theoretisch möglichen Kombinationen	Zahl der tatsächlichen Kombinationen	Unterschied
0 Flecke	1	1	0
1 „	8	6	2
2 „	28	8	20
3 „	56	12	44
4 „	70	19	51
5 „	56	14	42
6 „	28	12	16
7 „	8	6	2
8 „	1	1	0
Summe	256	79	177

Die ganze Zahl der theoretisch möglichen Formen ist für die *Coccinella 10-punctata*, die 8 Flecke entwickeln kann, 256. Tatsächlich sind nur 79 Formen entstanden. (Hier wurden 5 Formen ausgeschlossen, die ungewöhnliche Fleckenverteilung auf den Elytren zeigen, z. B. die dritte Form der Reihe IX. Die ganze Zahl der Formen auf Abb. 1 ist 84.) 177 Formen, die theoretisch möglich sind, sind also nicht erschienen. Daraus folgt, daß in der gerichteten Variabilität die Zahl der tatsächlichen Formen gegenüber der theoretisch möglichen mehr oder weniger reduziert ist.

Aus Tabelle 1 geht hervor, daß die theoretisch mögliche Zahl der Formen eine Reihe von Größen darstellt, die die Auflösung des Binoms $(1 + 1)^8$ ergibt. Deshalb kann man diese Reihe als gewöhnliche binomiale Kurve wiedergeben, die auf Abb. 2 dargestellt ist. Die niedrigere Kurve derselben Abbildung stellt die Zahlenreihe der tatsächlich sich verwirklichenden Formen dar. Diese ist depressiv. Die Berechnung des Exzesses ergibt einen bedeutenden negativen Exzeß, nämlich $-0,58$. (Die stärksten negativen Exzesse bekommt man gewöhnlich bei der

Berechnung der zweigipfligen Kurven; er kann nicht niedriger als — 2,00 sein. Diese Größe bedeutet schon, daß die gegebene Kurve aus zwei verschiedenen Variationsreihen besteht.) Unsere Kurve ist ganz eingipflig und zeigt keine Heterogenität ihrer Bestandteile. Die Anwendung

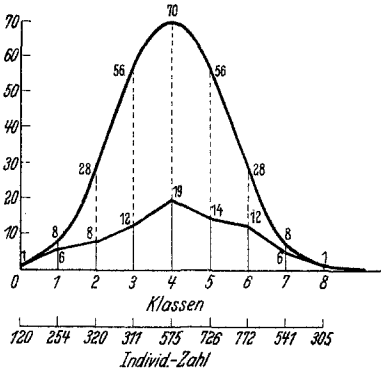


Abb. 2. Die höhere Kurve dieser Abbildung entspricht der Auflösung des Binoms $(1 + 1)^8$. Diese Kurve entsteht, wenn in der Formenbildung die Flecke sich ganz zufällig kombinieren. Tatsächlich ist die zufällige Formenbildung durch die Gerichtetheit sehr stark beschränkt und infolgedessen ist die geringere Zahl der Formen entstanden. Die Verteilung der letzten Formen ergibt eine stark depressive Kurve dieser Abbildung.

der Methode von PEARSON zur Bestimmung der Kurven hat ergeben, daß die Kurve, abgesehen von kleinen Störungen, fast ganz normal ist und zum Typus VIII gehört. Es ist also ganz klar, daß die gewöhnliche variationsstatistische Analyse keine auffallende Abweichung unserer Kurve von der binomialen unterscheiden läßt. Die weitere Analyse zeigt, worin die Eigenartigkeit dieser Kurve besteht.

des Binoms $(\frac{5}{6} + \frac{5}{6})^8$. Wir sehen, daß die erste und die dritte Reihe fast übereinstimmen. Die beiden extrem liegenden Seiten der empirischen

Man könnte annehmen, daß dieser stark depressiven Kurve auch ein Binom $(a + a)^n$ zugrunde liegt, in dem a eine Bruchzahl, kleiner als 1 ist. Bei *Coccinella 10-punctata* ist a ungefähr $\frac{5}{6}$, also das ganze Binom $(\frac{5}{6} + \frac{5}{6})^8$. In Tabelle 2 sind drei Reihen von Zahlen gegeben: die erste — die empirische Reihe der Formen, die zweite — die Auflösung des gewöhnlichen Binoms $(1 + 1)^8$, die dritte — die Auflösung

Tabelle 2. Variation der Formenzahl mit verschiedenen Fleckenkombinationen bei *Coccinella 10-punctata*.

Die erste horizontale Reihe entspricht der empirischen Variation der Formenzahl. Die zweite Reihe ist eine Anfärbung des Binoms $(1 + 1)^8$. Die dritte entspricht der Auflösung des Binoms $(\frac{5}{6} + \frac{5}{6})^8$.

Variationsstufen	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Empirische Reihe	1	6	8	12	19	14	12	6	1
Auflösung des Binoms $(1 + 1)^8$.	1	8	28	56	70	56	28	8	1
Auflösung des Binoms $(\frac{5}{6} + \frac{5}{6})^8$	0,25	2	7	14	18	14	7	2	0,25

Variationsreihe sind aber unproportional stark vertreten. Dieses Nichtzusammenpassen, falls es als gesichert betrachtet werden kann, kommt möglicherweise so zustande, daß die vorhandene Erscheinung aus zwei variierenden und sich überdeckenden Systemen besteht, nämlich: aus der Variation der Formenzahl und der Häufigkeit des Auftretens jeder Form. Diese zwei Systeme stimmen nicht überein. Wenn das eine System

eine binomiale Verteilung seiner Bestandteile äußert, so folgt das zweite einer anderen Gesetzmäßigkeit. Die Häufigkeit jeder in der absolut gerichteten Reihe stehenden Form ebenso wie die Gesamtzahl der Individuen in jeder horizontalen Reihe der Abb. 1 zeigen keine binomiale Verteilung der Individuen. Die nicht binomiale Verteilung der Individuen stört die binomiale Verteilung der Formen.

Die Fleckenverbindungen auf den Elytren der *Propylaea 14-punctata* haben eine ähnliche Verteilung der Formen wie die der *Coccinella 10-punctata*¹. Es handelt sich auch hier um die Beschränkung der theoretisch möglichen Formenzahl. Die Gerichtetheit prägt sich bei *Propylaea 14-punctata* noch stärker aus als bei *Coccinella 10-punctata*, und dementsprechend ist die Zahl der sich verwirklichenden Formen noch mehr reduziert.

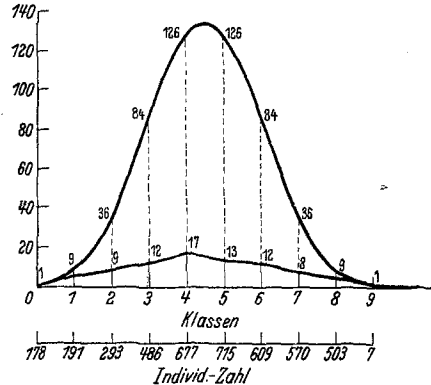


Abb. 3. Dasselbe wie bei Abb. 2, nur auf die *Propylaea 14-punctata* bezogen.

Von 512 theoretisch denkbaren Formen sind nur 83 vorhanden. Die graphische Darstellung der Variation der Formenzahl ist auf Abb. 3 zu sehen. In diesem Falle ergibt die depressive Kurve einen ebenso bedeutenden negativen Exzeß: — 43.

Tabelle 3. Anzahl der theoretisch möglichen und tatsächlich sich verwirklichenden Formen mit verschiedenen Fleckenverbindungen und Fleckenkombinationen bei *Propylaea 14-punctata*.

Dieser Kurve entspricht wahrscheinlich der Binom $(\frac{4}{5} + \frac{4}{5})^9$. In Tabellen 3 und 4 sind drei Zahlenreihen, die empirische, theoretische und berechnete angeben. In diesem Falle sehen wir, ähnlich wie bei *Coccinella 10-punctata*, eine Annäherung zwischen empirischen und berechneten Zahlen. Die Kurve ist ein wenig asymmetrisch und nähert sich dem normalen Kurventyp VIII von PEARSON.

Kombinationen	Zahl der theoretisch möglichen Verbindungen	Zahl der tatsächlichen Verbindungen	Unterschied
0 Verbindungen	1	1	0
1 Verbindung	9	6	+ 3
2 Verbindungen	36	9	+ 27
3 „	84	12	+ 72
4 „	126	17	+ 109
5 „	126	13	+ 113
6 „	84	12	+ 72
7 „	36	8	+ 28
8 „	9	4	+ 5
9 „	1	1	0
Summe	512	83	+ 429

¹ Die Formen der *Propylaea 14-punctata* sind im Teil II „Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden“ in Abb. 5 gegeben worden (S. ZARAPKIN, Z. Morph. u. Ökol. Tiere 18).

Wir können noch ein Beispiel der Variation des Elytrenmusters bei *Ptychanatis axyridis* PALL. heranbringen (CHIA-CHE TAN und

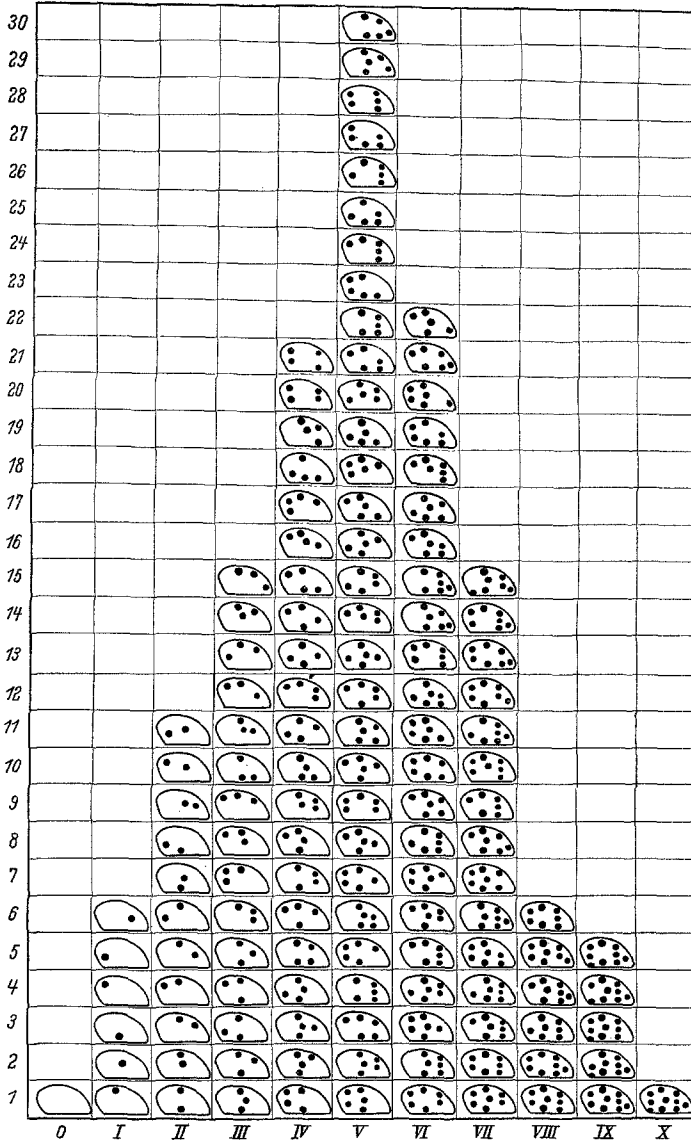


Abb. 4. 133 verschiedene Formen der *Ptychanatis axyridis*, die sich durch die Fleckenzahl und Fleckenlage unterscheiden.

JU-CHI LI 1932/33). Obwohl die Autoren auf die Gerichtetheit nicht geachtet haben, läßt das Material ähnliche Schlüsse wie im Falle der

Tabelle 4. Variation der Formenzahl mit verschiedenen Kombinationen der Fleckenverbindungen bei *Propylaea 14-punctata*.

Die erste Reihe entspricht der empirischen Variation, die zweite ist eine Auflösung des Binoms $(1 + 1)^9$, die dritte entspricht der Auflösung des Binoms $(\frac{4}{5} + \frac{4}{5})^9$.

Variationsstufen	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Empirische Reihe	1	6	9	12	17	13	12	8	6	1
Auflösung des Binoms $(1 + 1)^9$.	1	9	36	84	126	126	84	36	9	1
Auflösung des Binoms $(\frac{4}{5} + \frac{4}{5})^9$	0	1	5	12	18	18	12	5	1	0

Coccinella 10-punctata, machen. Abb. 4 gibt die Gesamtzahl der Formen wieder (133), die unter etwa 8000 Individuen festgestellt wurden. Die Häufigkeit jeder Form wurde hier nicht bestimmt und deshalb kann man nicht behaupten, daß dieser Verteilung der Formen dieselbe Regelmäßigkeit zugrunde liegt wie bei der *Coccinella 10-punctata*. Abgesehen davon kann man aber auch hier feststellen, daß die Zahl der theoretisch möglichen Formen sehr stark beschränkt ist: statt 1124 Formen sind nur 133 erschienen. Die auf Abb. 5 dargestellten Kurven zeigen das Verhältnis zwischen den theoretisch möglichen und den tatsächlich sich verwirklichenden Formen dieser Art. Der dieser Kurve entsprechende Binom ist annähernd $(\frac{7}{9} + \frac{7}{9})^{10}$.

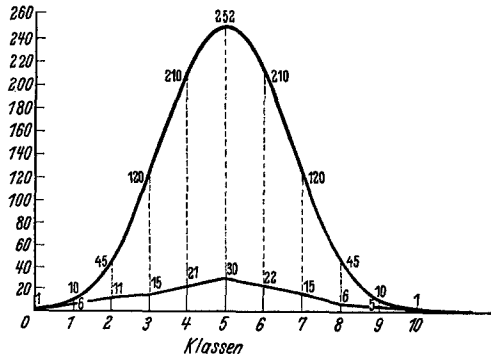


Abb. 5. Dasselbe wie bei den Abb. 2 und 4, nur auf *Ptychanatis axyridis* bezogen.

3. Die Zufallserscheinungen in der gerichteten Variabilität.

Der Unterschied zwischen der gerichteten und zufälligen Variation äußert sich nicht nur in der Verteilung der Formen und Beschränkung der Formenzahl, sondern auch in der Häufigkeit jeder Form. Die Abb. 1 hat uns schon gezeigt, daß die untersuchten Formen nicht gleich oft vorkommen und daß eine Mehrzahl der theoretisch möglichen Formen überhaupt fehlt. Wenn in der Variation der Fleckenzahl keine Gerichtetheit bestünde, wäre die ganze Formenzahl der Auflösung des Binoms $(1 + 1)^8$ gleich, und die Häufigkeit jeder Form würde bei genügend großem Material gleich sein. Bei schwacher Gerichtetheit kann die Zahl der Formen sehr groß sein, es kann sogar die volle, theoretisch mögliche Zahl zum Vorschein kommen, aber die Verteilung der Individuen auf verschiedene Formen muß in diesem Falle ungleich sein, und zwar so, daß die der gerichteten Reihe näher stehenden Formen öfter vorkommen

als die weit abweichenden. Bei starker Gerichtetheit müssen viele Formen fehlen und die Gleichmäßigkeit der Häufigkeiten der Formen noch stärker gestört sein. Dieser letzte Fall ist an *Coccinella 10-punctata* und an anderen hier beschriebenen Arten zu beobachten. Bei der absoluten Gerichtetheit müssen alle zufälligen Formen fehlen. Es muß nur eine absolut gerichtete Reihe der Formen bleiben, die der ersten senkrechten Reihe der

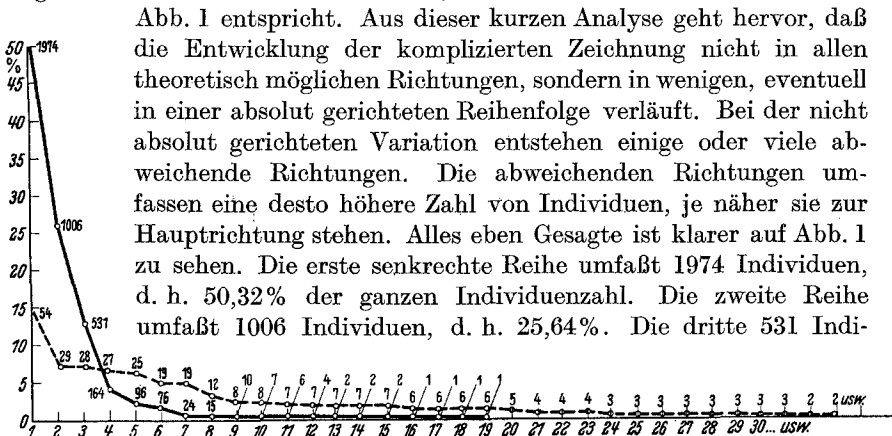


Abb. 6. Graphische Darstellung der Häufigkeit verschiedener Formen und Variationsrichtungen bei *Coccinella 10-punctata* (ausgezogene Kurve) und bei *Epilachna chrysomelina* (punktierte Kurve).

viduen, d. h. 13,54% usw. Die Zahl der Individuen nimmt also schnell von der ersten senkrechten Reihe ab, und in der 16. Reihe, d. h. in der 16. Abweichungsstufe, ist die Entstehung irgendeiner Form sehr wenig wahrscheinlich (0,025%).

Ähnliche Zahlenverhältnisse sind bei *Propylaea* zu sehen. Hier ist die Häufigkeit der absolut gerichteten Reihe noch höher (58,83%) und dementsprechend nimmt die Zahl der Individuen mit der Entfernung von dieser Reihe noch schneller ab. Auf der Variationsstufe 14 ist hier schon die Wahrscheinlichkeit der Entstehung irgendeiner neuen Form gleich 0,025%.

Die Häufigkeit verschiedener Formen und Variationsrichtungen bei *Coccinella 10-punctata* wollen wir jetzt graphisch darstellen. Die Abszisse der Abb. 6 stellt die Stufen der Abweichungen jeder Variationsrichtung von der absolut gerichteten Reihe dar. Die Ordinaten zeigen die Individuenzahlen jeder Abweichungsrichtung. Die Individuenzahl wurde in Prozenten ausgedrückt. Die ausgezogene Linie zeigt für *Coccinella 10-punctata* das Verhältnis zwischen den zwei Tendenzen, welche sich in dieser Variation gleichzeitig manifestieren: zwischen der Gerichtetheit und dem Zufall. Die punktierte Linie entspricht der gerichteten Variation bei *Epilachna chrysomelina* F. in bezug auf Verteilung des Pigmentes auf 6 Elytrenflecke (ZARAPKIN 1933). Wie zu ersehen ist,

ist die Gerichtetheit bei *Epilachna* viel schwächer ausgeprägt als bei *Coccinella 10-punctata*. Diese Feststellungen ermöglichen, ein allgemeines Schema zu entwerfen, das die Beziehung zwischen dem Zufall und der Gerichtetheit wiedergibt. Die erste Ordinate Of der Abb. 7 bedeutet das Auftreten der zufälligen Richtungen und Formen. Die zweite Ordinate Oa bedeutet die Häufigkeit jeder Richtung in bezug auf die Individuenzahl. Wenn keine Gerichtetheit vorliegt, so müssen alle entstandenen Formen gleich oft vorkommen (gerade Linie Of). Wenn eine schwache Gerichtetheit sich äußert, unterscheidet sich die absolut gerichtete Reihe von den abweichenden Reihen in bezug auf ihre Häufigkeit sehr unbedeutend (Linie cf). Das gleichmäßige Auftreten der Gerichtetheit und des Zufalles kann durch die Linie be wiedergegeben werden. Eine starke Gerichtetheit stellt die Linie ad dar. Die absolute Gerichtetheit läßt sich, wenn keine Abweichungsform entsteht, durch die gerade Linie Oa darstellen.

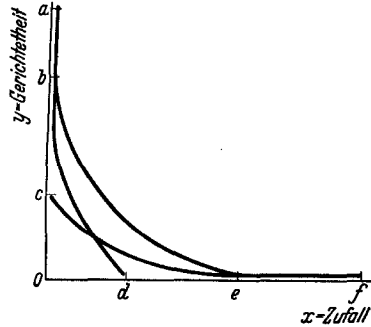


Abb. 7. Schema des Verhältnisses zwischen absoluter Gerichtetheit und Zufall in der gerichteten Variabilität. Die Erklärung im Text.

4. Schlußbemerkungen.

Die Analyse der gerichteten Variabilität bei den in dieser Arbeit beschriebenen Arten hat folgende Resultate ergeben:

1. Die Variation des Zeichnungsmusters auf den Elytren der *Coccinella 10-punctata*, *Propylaea 14-punctata* und *Ptychanotis axyridis* stellt einen Übergangsfall zwischen der absolut gerichteten Variabilität (der Eunomie nach O. VOGT) und der gewöhnlichen Fluktuation dar.

2. Eine spezielle Analyse der Zeichnungsformen bei diesen drei Arten hat gezeigt, daß die Zahl der Formen bei der gerichteten Variabilität kleiner ist, als sie nach der Wahrscheinlichkeitstheorie zu erwarten wäre; doch trägt die Verteilung der Formenzahl in einer Kurve noch die Züge der QUETTLERSchen Verteilung, wie bei der ganz zufälligen Variation. Die Erweiterung dieser Analyse hat ergeben, daß die Verteilungskurven der Formenzahl bei der gerichteten Variabilität depressiv sind. Diesen Kurven liegt vermutlich eine Auflösung des Binoms $(a + a)^n$ zugrunde, in dem a kleiner als 1 ist.

3. Die variationsstatistische Untersuchung der Häufigkeit jeder vorhandenen Form zeigt, daß das gleichmäßige Auftreten der Formen in der gerichteten Variabilität, das nach der Wahrscheinlichkeitstheorie zu erwarten ist, sich nicht realisieren kann. Die Zahl der Formen konzentriert sich um die absolut gerichtete Reihe. Die abweichenden Formen sind desto zahlreicher vertreten, je näher sie zur gerichteten Reihe stehen.

4. Auf Grund dieser Analyse wurde ein allgemeines Schema entworfen, das das Verhältnis zwischen der Gerichtetheit und dem Zufall in der gerichteten Variabilität zeigt.

Die Färbungsanalyse einiger Coccinelliden zeigt, daß das Pigmentmuster auf den Elytren und Prothorax bei verschiedenen Arten in seinen Details und im ganzen gerichtet variiert. Es wurde das gerichtete Variieren folgender Musterelemente bestätigt: 1. Variation der Fleckenzahl auf den Elytren der *Coccinella 10-punctata* (ZARAPKIN 1930). 2. Fleckenverbindung auf den Elytren der *Propylaea 14-punctata*, die zur Bildung komplizierter Musterzeichnungen führt (ZARAPKIN 1930). 3. Variation der Fleckengröße (Verteilung des Pigments auf 6 Elytrenflecke) bei einigen *Epilachna*-Populationen (ZARAPKIN 1933 und 1937). 4. Variation der Fleckenform bei *Epilachna chrysomelina* (ZARAPKIN 1932, 1933 und 1937). 5. Entstehung der Elytrenflecke in der Ontogenie bei *Coccinella 10-punctata* (ZARAPKIN, im Druck). Dazu können auch die Arbeiten über Hummeln von O. VOGT, E. KRÜGER und W. REINIG, über Schmetterlinge von EIMER und SCHWANWITSCH herangezogen werden. Die gerichtete Variabilität ist also eine weit verbreitete Erscheinung.

Die von uns untersuchten Arten der Coccinelliden haben niemals eine vollkommene Gerichtetheit (Eunomie im Sinne O. VOGT) gezeigt. In allen Fällen traten neben der dominierenden Hauptrichtung des Variierens viele abweichende Richtungen auf, die aber keineswegs als rein zufällige Abweichungen (Metabolien im Sinne O. VOGT) angenommen werden können. Sie sind derselben Regelmäßigkeit unterworfen wie die Hauptrichtung selbst. In der letzten Veröffentlichung wollen wir zeigen, daß zwischen der Eunomie von VOGT und gerichteter Variabilität bei Coccinelliden kein prinzipieller Unterschied besteht. In beiden Fällen handelt es sich um eine quantitative Beschränkung des Zufalles durch die Gerichtetheit in der Variation. Wir stellen uns weiter vor, daß die Beschränkung der Variation durch einen Mechanismus realisiert wird. Die Analyse der Gerichtetheit ermöglicht nämlich, diese Mechanismen zu enthüllen. Wir sehen den Mechanismus der Gerichtetheit bei *Propylaea 14-punctata* und *Epilachna chrysomelina* besonders klar (ZARAPKIN 1930 und 1937). Man konnte alle Fälle der gerichteten Variabilität bei Coccinelliden auf ungleiche Struktur verschiedener Elytrenbezirke und auf ungleiche Empfindlichkeit in bezug auf Pigmentbildung, d. h. ungleiche Differenzierung des Gewebes, zurückführen. Die letzte ist vermutlich genotypisch bedingt. Eine gerichtete Reihe von Formen kann ohne Störung irgendeines Elementes des genotypisch bedingten Musters nicht verändert werden. Die Störungen können nur durch die entsprechenden Genmutationen hervorgerufen werden, die zur Bildung neuer gerichteter Reihen führen mögen. Jede gerichtete Reihe umfaßt solche Formen, die vermutlich zu einem Biotyp gehören, abgesehen davon, wie stark diese Formen sich voneinander unterscheiden. In vielen oben zitierten

Arbeiten wurde die Eigenartigkeit der gerichtet variierenden Eigenschaften in verschiedenen systematischen Einheiten festgestellt. Die Beschreibung der gerichteten Variationsreihen ist deshalb von großer taxonomischer Bedeutung.

5. Literaturverzeichnis.

- Chia-Chen Tau, M. S. and P. H. D. Ju-Chi Li: Variation in the Color patterns in the Lady-bird beetles, *Ptychanotis axyridis* Pall. Peking natur. Hist. Bull. 1932/33, Nr 7. — Eimer, Th.: Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1897. — Krüger, E. R.: Über die Farbenvariationen der Hummelart *Bombus agrorum* Fabr. Teil I u. II. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 11 (1928); 24 (1931). — Moderegger, U.: Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden. III. Zur Variabilität von *Coccinella 14-punctata*. L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 26 (1933). — Reinig, W. F.: Untersuchungen zur Kenntnis der Hummelfauna des Pamir-Hochlandes. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 17 (1930). — Schwanwitsch, B. N.: Evolution of the wing-pattern in palaeartic *Satyridae*. I. Genera *Satyrus* and *Oeneus*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 13 (1929). — Vogt, O.: Studien über das Artproblem. Über das Variieren der Hummeln. Mitt. 1 u. 2. Sitzgsber. Ges. Naturfreunde 1909—1911. — Zarapkin, S. R.: Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden. I. Allgemeine Einleitung und Analyse der 1. Pigmentierungsetappe bei *Coccinella 10-punctata*. II. Entwicklung der komplizierten Zeichnungsformen bei *Propylaea 14-punctata* Müls. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 17/18 (1930). — Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden. IV. Variation der Fleckengröße bei einigen *Epilachna*-Populationen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 27 (1933). — Phänoanalyse von einigen Populationen der *Epilachna chryso-melina* F. Z. Abstammungslehre 73 (1937). — Zarapkin, S. R. u. H. Timoféeff-Ressovsky: Zur Analyse der Formvariationen. II. Einige Gesetzmäßigkeiten in der Variabilität der Fleckenform bei *Epilachna chryso-melina* F. Naturwiss. 22—24 (1932).