

Phänoanalyse von einigen Populationen der *Epilachna chrysomelina* F.

VON

S. R. Zarapkin

(Genetische Abteilung des Kaiser Wilhelm-Instituts für Hirnforschung, Berlin-Buch)

Mit 25 Textfiguren

(Eingegangen am 11. Juni 1937)

Inhalt

I. Vorbemerkungen	282
1. Einleitung	282
2. Zur geographischen Verbreitung der <i>Epilachna chrysomelina</i>	283
3. Kurze Beschreibung der <i>Epilachna</i>	284
4. Material und Methode	286
II. Analyse der einzelnen Merkmale	287
5. Messung, biometrische Bearbeitung und graphische Darstellung der Merkmalsunterschiede durch die Profilmethode	287
6. Variation der Pigmentmenge und Fleckengröße. Gesetzmäßigkeit der Pigmentverteilung auf die sechs Elytrenflecke bei verschiedenen Populationen	291
7. Variation der Fleckenlage	300
8. Variation der Fleckenachsenwinkel	303
9. Variation der Fleckenform	306
III. Bestimmung der Verwandtschaft zwischen den <i>Epilachna</i> -Gruppen	312
10. Variation der Merkmalsabweichungen von der Standardgruppe, Kurvenmethode und Sigmenmethode	312
11. Bestimmung des Konvergenzkoeffizienten durch die Korrelation zwischen Merkmalsabweichungen von zwei systematischen Sippen	317
12. Bestimmung der Zugehörigkeit einzelner Individuen zur Sippe	319
IV. Allgemeine Ergebnisse der Phänoanalyse von <i>Epilachna chrysomelina</i>	322
13. Einteilung der <i>Epilachna</i> -Gruppen in systematische Kategorien	322
14. Zusammenfassung	328
15. Literaturverzeichnis	331

I. Vorbemerkungen

1. Einleitung

Die folgende Publikation bringt eine phänotypische Analyse verschiedener Populationen der *Epilachna chrysomelina*-Gruppe.

Sieben dieser Populationen stammen aus dem Mittelmeergebiet (Korfu, Palästina, Konstantinopel, Ägypten, Spalato, Korsika und Algier) und sind seit Jahren zum Zwecke der genetischen Rassenanalyse gezüchtet worden.

Die Unterschiede in diesen verschiedenen Gruppen sind äußerlich nicht groß. Die einzelnen Populationen sind aber so gegeneinander abgegrenzt, daß sie als Anfänge geographischer Rassen angesehen werden können.

Eine achte untersuchte Zucht stammt von Abkömmlingen eines befruchteten Weibchens aus Johannesburg (Transvaal). Es handelt sich — wie Zimmermann und Strassburger nachgewiesen haben (1936) — um die *E. chrysomelina capensis* Thunberg. Das Tier war mit den mediterranen Formen der *chrysomelina* steril, es bildet also eine eigene Spezies.

Außer künstlichen Zuchten von diesen acht Populationen habe ich noch zwei wilde Populationen aus Zentralafrika (Kongo-Kasai und Kongo-Amadi)

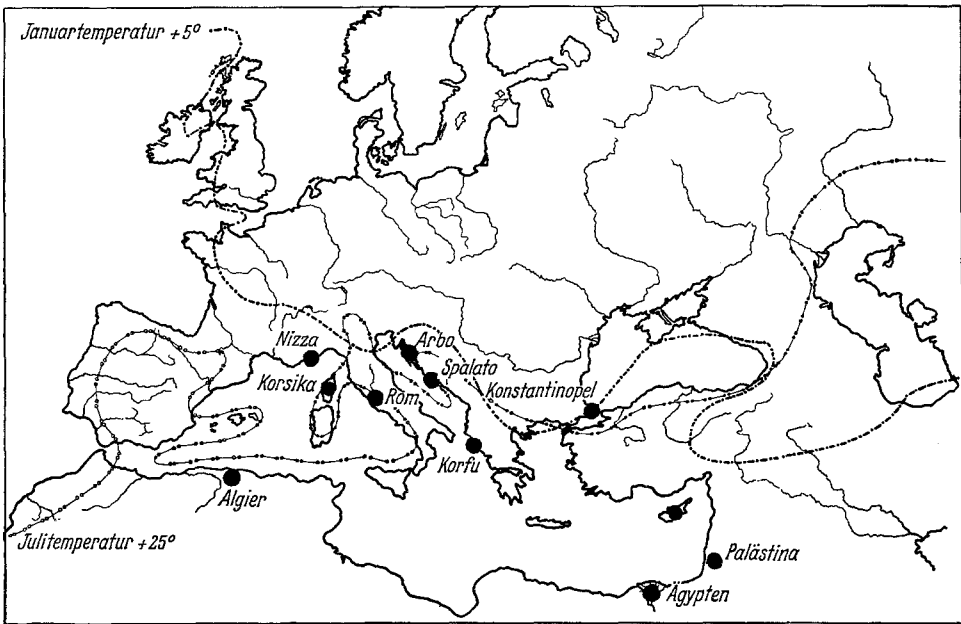


Fig. 1. Die nördliche Verbreitungsgrenze der *Epilachna chrysomelina*. Mit Kreisen sind die uns bekannten *Epilachna*-Populationen bezeichnet. Die zwei Hauptisothermen von Juli $+25^{\circ}$ und von Januar $+5^{\circ}$ zeigen, daß die Verbreitung der Art nach Norden von der Temperatur abhängig ist.

untersucht. Ich verdanke sie der Liebenswürdigkeit der Direktion des Museums in Brüssel (Tervueren) und möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle meinen besonderen Dank für die Überlassung auszusprechen.

Fräulein L. Körner, D. Schiricke und Herrn E. Müller, die mir bei der Bearbeitung des Materials behilflich waren, möchte ich meinen herzlichen Dank sagen.

2. Zur geographischen Verbreitung der *Epilachna chrysomelina*

Den Grund der nördlichen Begrenzung des Vorkommens der *Epilachna chrysomelina* glaube ich in den Temperaturverhältnissen gefunden zu haben. In der Fig. 1 sind die Fundorte der mediterranen Populationen wiedergegeben,

die im Institut gezüchtet werden. Von Kleinasien geht das Verbreitungsgebiet bis an den südlichsten Teil des Kaspischen Sees und von dort nach Südurkestan. Alle diese Gebiete liegen südlich von der Januar-Isotherme $+5^{\circ}$ und etwas nördlich von der Juli-Isotherme $+25^{\circ}$. Die nördliche Verbreitungsgrenze wird im Westen durch die Julitemperatur, im Osten durch die Januartemperatur bestimmt.

Die von H. Timoféeff im Treibhaus unternommenen Temperaturuntersuchungen gehen mit diesem Befund konform. Die optimale Temperatur für *Epilachna* ist $+25^{\circ}$. Eine höhere und niedrigere Temperatur ruft viele Störungen in der Entwicklung hervor und erhöht vor allem den Prozentsatz der absterbenden Embryonen, Larven und Puppen.

Die Larven und erwachsenen Tiere der *Epilachna* leben von grünen Blättern verschiedener Cucurbitaceenarten. Verschiedene Vertreter der Cucurbitaceen gehen sehr weit nach Norden über die Verbreitungsgrenze der *Epilachna* hinaus. Diese Tatsache spricht auch für die wesentliche Abhängigkeit der *Epilachna*-Verbreitung von der Temperatur.

3. Kurze Beschreibung der *Epilachna*

Die auffallende Eigenschaft der *Epilachna* ist die Elytrenfärbung. Alle unsere Populationen haben ein einfaches Muster auf den Elytren, das aus sechs, meist isoliert liegenden ovalen schwarzen Flecken besteht (Fig. 2a). Wir bezeichnen die einzelnen Flecke mit römischen Ziffern: und zwar die Flecke der inneren Längsreihe von oben nach unten gezählt mit I, II und III, die am äußeren Rande liegenden mit IV, V und VI.

Die Flecke sind in typischer Weise auf den Elytren angeordnet und zeigen nur selten eine auffällige Verschiebung. In einem höheren Grade variieren die Größe, die Form und der Achsenwinkel der Flecke: und zwar meist in einer für die einzelne Population charakteristischen Form. Die Flecke sind meist rundlich oval. Die längere Fleckenachse zeigt bei einigen Populationen eine bestimmte Richtung: die Flecke II und III liegen z. B. nicht parallel zur Körperlänge oder -querachse, sondern sind schräg nach oben oder nach unten gerichtet. Alle diese Merkmale sind aber stark variabel. Ohne sie eingehend biometrisch zu analysieren, kann man daher keinen allgemein gültigen und regelmäßigen Unterschied zwischen den Populationen erkennen.

Die Grundfarbe der Elytren ist rötlichbraun, sie variiert aber von einer Population (bzw. Individuum) zur anderen. Bei einigen Populationen ist sie heller, bei den anderen dunkler bis zur ganz schwarzen Form. Diese Grundfarbe hängt vom diffusen schwarzen Pigment ab, das sich in verschiedenem Grade bei einzelnen Populationen und Individuen unter dem Einfluß verschiedener äußerer und innerer Faktoren entwickeln kann und sich von dem in den Flecken auftretenden Pigment prinzipiell unterscheidet. Zwischen den beiden Pigmentarten besteht sozusagen ein Antagonismus; dort wo das diffuse Pigment entsteht, kann sich kein Fleck ausbilden und umgekehrt. Das Verhältnis zwischen den zwei Pigmentarten äußert sich morphologisch darin, daß die Grundfarbe sich nicht über die ganze Elytrenoberfläche ausdehnt, sondern sechs Stellen (sog. Ocellen)

frei läßt, in denen schwarze Flecke sich aus der anderen Pigmentart entwickeln. Bei starker Entwicklung des diffusen Pigments ist klar zu sehen, daß die Flecke von schmalen hellen Ringen umrandet sind (Forma *costae* der Fig. 2a).

Die eingehende phänotypische Analyse zeigt aber, daß die Gebiete, wo Flecke entstehen, weiter differenzierbar sind: und zwar in einen inneren Kern, der vom Fleckenpigment vollkommen erfüllt sein kann, und in einen schmalen, an der Peripherie liegenden Ring, der immer von beiden Pigmentarten frei bleibt. Dieser Ring schränkt die freie Ausdehnung des Fleckes ein und bedingt Form, Achsenlage und extreme Größe des Fleckes.

Die genotypische Veränderung dieses ursprünglichen Musters verläuft bei *Epilachna* in verschiedenen Richtungen. Erstens können einige Flecke sich allmählich verkleinern, eventuell sogar schwinden (Tenenbaum 1933). Zweitens entsteht durch Zusammenfließen zweier benachbarter heller Ringe die Forma *confluens*. Darauf kann drittens ein Zusammenfließen zwischen einigen schwarzen Flecken erfolgen.

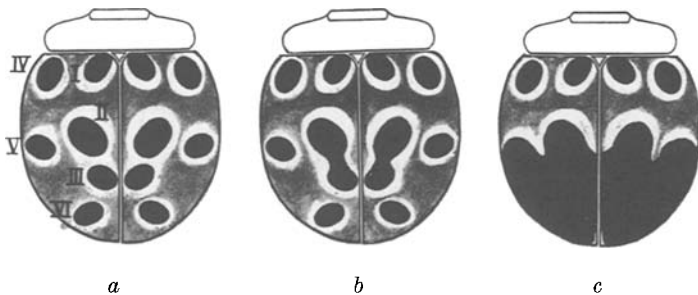


Fig. 2. Drei Formen der *Epilachna chrysomelina*; a die typische Form ist durch 6 isoliert liegende Flecken charakterisiert. Die starke Entwicklung des diffusen Pigments und die auffallenden ungefärbten Ringe um die Flecke bilden die Form *costae*. Die Form *confluens* charakterisiert sich durch das Zerreißen des diffusen Pigments zwischen den Flecken II und III. b Form *nigrescens* unterscheidet sich durch die Verbindung zwischen den Flecken II und III. c Bei der Form *elaterii* sind die 4 hinteren Flecke II, III, V und VI zusammengeflossen.

An unseren Populationen beobachtet man letzteres am häufigsten zwischen den Flecken II und III (Forma *nigrescens*, Fig. 2b). Fleckenvereinigung kommt ferner zwischen I und IV, V und VI, III und VI vor. Bei *nigrescens* beruht das Zusammenfließen der Ocellen und das der Flecke auf Mutation je eines besonderen Gens. Bei Forma *elaterii* (Fig. 2c; Korsika, Rom, Nizza), bei der die Flecke V mit VI und III mit VI zusammenfließen, tritt Zusammenfließen der Ocellen und der Flecke immer zusammen auf. In den Algier-, Korsika- und Konstantinopel-Populationen kann auch ziemlich oft die dritte Form der Fleckenverbindung entstehen: die Verbindung der Flecke I und IV. In der Südafrika-Rasse beobachtet man manchmal die Flecke II und V verbunden (Zimmermann, 1934).

Die eingehende genetische Analyse der Musterentwicklung auf den Elytren der *Epitachna chrysomelina* ist deshalb von großer Bedeutung, weil man dadurch die Entstehung einiger Grundformen bei verschiedenen Coccinellidenarten erklären kann, und zwar die Forma *pustulata* und die Formen mit komplizierten Zeichnungen, die sich durch die Fleckenverbindungen in verschiedenen Richtungen bilden.

Hier will ich aber nur das einfache Fleckenmuster phänotypisch analysieren.

4. Material und Methode

Zum Messen wurden die Individuen nicht unmittelbar aus der wilden Population, sondern den im Treibhaus gezüchteten Massenkulturen entnommen. Nur die zwei zentralafrikanischen Populationen waren unmittelbar eingefangenes Material. Alle Zuchten entwickelten sich unter gleichen Bedingungen. Zum Messen wurde die 2., 3. oder 4. Generation und nur von der Korfu-Population die 13. Generation benutzt. Bei diesen frühen Generationen der Populationen ist anzunehmen, daß einerseits noch keins der wichtigen natürlichen Populationsunterschiede geschwunden und daß andererseits stärkere exogene Faktoren ausgeschaltet sind. In jeder Population wurden Weibchen und Männchen getrennt analysiert. Für die Bestimmung der Mittelwerte und Merkmalsvariationen wurden mindestens je 100 Exemplare von Weibchen und Männchen innerhalb jeder Population benutzt. An jedem Individuen wurden 40 verschiedene Eigenschaften untersucht, die bei der Beschreibung in vier Gruppen eingeteilt sind.

Gruppe I. Die Eigenschaften der Körpergröße: 1. Halsschildlänge, 2. Halsschildbreite, 3. Elytrenlänge, 4. Elytrenbreite, 5. Elytrenwölbung, 6. Elytrenvorderrandwinkel, 7. u. 8. Femur- und Tibiallänge der Beine II, 9. u. 10. Femur- und Tibiallänge der Beine III.

In der Gruppe II betreffen 11—16 die Länge, 17—22 die Breite der 6 Flecke.

In der Gruppe III bringen 23—28 die Entfernungen der Flecke vom Prothorax, 29—34 diejenigen von der Naht.

In der IV. Gruppe sind die Fleckenachsenwinkel der sechs Flecke zusammengestellt (35—40).

Die Merkmale 6 und 35—40 wurden mit dem Okulargoniometer von Zeiss gemessen, die übrigen mit dem Okularmikrometer.

Von der Methode dieser Arbeit muß noch Folgendes kurz gesagt werden.

In der Biometrik wurden bisher meistens aus den Meßresultaten die Mittelwerte, Standardabweichungen und die mittleren Fehler für die untersuchten Eigenschaften berechnet. Man zeichnete die Häufigkeitskurven und bewertete die Realität der Unterschiede zwischen den Merkmalen durch die dreifachen mittleren Fehler der Differenz. Auf diese Weise drang man nicht bis zum Typischen der einzelnen Sippen vor, da man mit absoluten Merkmalsunterschieden arbeitete. Es galt diese auszuschalten. Zu diesem Zweck habe ich bereits 1934 Methoden angegeben. Ich machte eine Sippe zur Standardsippe und habe dann die Mittelwertabweichungen der einzelnen analysierten Merkmale der übrigen Sippen durch die Standardabweichung der Standardsippe dividiert. Die er-

zielten Werte habe ich in der „Profilmethode“ graphisch dargestellt, indem die Abzisse von der Standardsippe gebildet wurde. Ferner habe ich diese Werte nach dem Grade ihrer in Sigmen ausgedrückten Abweichung von der Standardsippe auf einer Abszissenlinie zusammengefaßt und auf der Ordinate die Zahl der Merkmale, die die gleiche Abweichung zeigten, angegeben. So kam ich zu einer „Variationskurve“ der Merkmalsabweichungen. Von dieser habe ich von neuem eine Standardabweichung berechnet. Diese bildete dann meinen damaligen Ausdruck für die Unähnlichkeit der analysierten Sippen. Diesen Ausdruck für die Divergenz habe ich jetzt durch einen neuen für die Konvergenz ergänzt, indem ich den Korrelationskoeffizienten für die Merkmalsunterschiede zwischen zwei Sippen feststellte.

II. Analyse der einzelnen Merkmale

5. Messung, biometrische Bearbeitung und graphische Darstellung der Merkmalsunterschiede durch die Profilmethode

Die Meßresultate von allen 40 Merkmalen bei Weibchen und Männchen der zehn *Epilachna*-Populationen wurden in 800 Variationsreihen geordnet und in 80 Tabellen zusammengestellt. Wir bringen hier nur die Mittelwerte der Merkmale und die mittleren Fehler

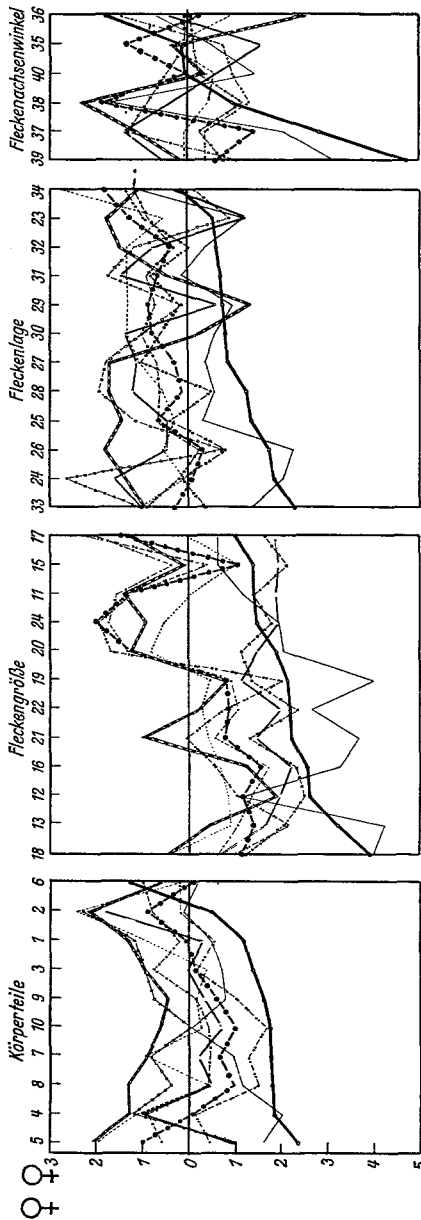


Fig. 3. Profil der Merkmalsabweichungen bei Weibchen verschiedener *Epilachna*-Gruppen. An der horizontalen Achse sind die Mittelwerte von 40 Merkmalen des Standards (Korfu-Population) angebracht, die in vier Gruppen geordnet sind. Die Merkmale sind mit Zahlen bezeichnet, die oberhalb der Figur zu sehen sind. Die Bedeutung der Zahlen ist in der Tabelle 1 zu sehen. Der Abweichungsgrad der Merkmale jeder Population ist an der Ordinate in Sigmen des Standards aufgetragen. Die Schwankung der Merkmalsabweichungen ist mit verschiedenen Linien gezeichnet; Korfu durch die Nullachse, Palästina o—o—o (dick), Konstantinopel •—•—•—•—• (dick), Ägypten ———, Spalato - - - - - , Korsika - - - - - , Algier - - - - - , Kasai o—o—o—o—o, Amadi ———, Kapstadt ■■■■■■■■■■.

Tabelle

Mittelwerte \pm Fehler von 40 verschiedenen Merkmalen

♀♀♀	Korfu	Palästina	Ägypten	Konstantinopel
	M \pm m	M \pm m	M \pm m	M \pm m
1. Halsschildlänge	29,47 \pm 0,105	27,74 \pm 0,97	28,76 \pm 0,134	29,90 \pm 0,16
2. Halsschildbreite	58,94 \pm 0,189	57,71 \pm 0,158	59,31 \pm 0,221	61,44 \pm 0,298
3. Elytrenlänge	73,27 \pm 0,215	69,20 \pm 0,254	71,25 \pm 0,309	72,98 \pm 0,364
4. Elytrenbreite	43,56 \pm 0,139	39,97 \pm 0,157	39,66 \pm 0,221	43,42 \pm 0,228
5. Elytrenwölbung	39,43 \pm 0,14	34,84 \pm 0,168	36,23 \pm 0,249	41,38 \pm 0,241
6. Elytrenvorderwinkel	60,17 \pm 0,238	63,24 \pm 0,216	59,80 \pm 0,214	59,98 \pm 0,714
7. Femurlänge II	34,23 \pm 0,10	31,82 \pm 0,09	32,90 \pm 0,167	33,34 \pm 0,213
8. Tibiallänge II	34,33 \pm 0,10	31,73 \pm 0,09	32,68 \pm 0,186	32,90 \pm 0,213
9. Femurlänge III	37,48 \pm 0,12	34,86 \pm 0,10	36,20 \pm 0,201	36,34 \pm 0,273
10. Tibiallänge III	39,81 \pm 0,13	36,70 \pm 0,11	39,74 \pm 0,258	38,02 \pm 0,282
11. Länge d. Fleckes I	12,58 \pm 0,096	10,72 \pm 0,111	10,99 \pm 0,104	14,35 \pm 0,105
11. „ „ „ II	14,28 \pm 0,109	10,41 \pm 0,104	12,53 \pm 0,159	12,46 \pm 0,137
13. „ „ „ III	12,19 \pm 0,111	7,24 \pm 0,132	5,70 \pm 0,127	10,05 \pm 0,132
14. „ „ „ IV	14,54 \pm 0,112	12,26 \pm 0,153	11,52 \pm 0,144	17,72 \pm 0,122
15. „ „ „ V	13,08 \pm 0,095	11,26 \pm 0,112	12,18 \pm 0,127	11,66 \pm 0,118
16. „ „ „ VI	13,14 \pm 0,078	10,36 \pm 0,082	9,63 \pm 0,083	11,44 \pm 0,104
17. Breite d. Fleckes I	11,49 \pm 0,095	10,22 \pm 0,089	10,65 \pm 0,098	13,47 \pm 0,120
18. „ „ „ II	16,38 \pm 0,091	11,42 \pm 0,104	11,30 \pm 0,110	14,93 \pm 0,127
19. „ „ „ III	13,89 \pm 0,088	11,29 \pm 0,140	8,99 \pm 0,157	12,93 \pm 0,112
20. „ „ „ IV	10,58 \pm 0,068	8,80 \pm 0,094	8,66 \pm 0,085	11,78 \pm 0,097
21. „ „ „ V	15,20 \pm 0,09	12,44 \pm 0,089	11,09 \pm 0,114	14,21 \pm 0,133
22. „ „ „ VI	16,66 \pm 0,113	13,30 \pm 0,101	12,49 \pm 0,113	15,32 \pm 0,124
23. Entf. d. Fl. I v. Proth.	6,08 \pm 0,106	5,70 \pm 0,087	5,30 \pm 0,062	7,02 \pm 0,065
24. „ „ „ II „ „	30,08 \pm 0,212	27,38 \pm 0,171	27,05 \pm 0,139	29,99 \pm 0,169
25. „ „ „ III „ „	51,04 \pm 0,349	47,78 \pm 0,283	50,29 \pm 0,238	52,68 \pm 0,293
26. „ „ „ IV „ „	8,4 \pm 0,095	7,26 \pm 0,085	6,93 \pm 0,067	8,20 \pm 0,065
27. „ „ „ V „ „	35,34 \pm 0,275	33,72 \pm 0,190	34,68 \pm 0,180	35,99 \pm 0,190
28. „ „ „ VI „ „	63,00 \pm 0,419	59,38 \pm 0,318	61,38 \pm 0,317	63,41 \pm 0,323
20. Entf. d. Fl. I v. Naht	10,16 \pm 0,112	9,60 \pm 0,086	9,43 \pm 0,084	10,83 \pm 0,078
30. „ „ „ II „ „	13,46 \pm 0,141	12,68 \pm 0,116	12,90 \pm 0,105	14,24 \pm 0,102
31. „ „ „ III „ „	7,59 \pm 0,125	7,00 \pm 0,099	7,66 \pm 0,085	8,40 \pm 0,084
32. „ „ „ IV „ „	24,50 \pm 0,196	23,70 \pm 0,138	23,97 \pm 0,129	25,03 \pm 0,139
33. „ „ „ V „ „	34,62 \pm 0,235	30,88 \pm 0,195	31,34 \pm 0,181	35,12 \pm 0,197
34. „ „ „ VI „ „	15,48 \pm 0,135	15,66 \pm 0,116	16,52 \pm 0,114	17,21 \pm 0,120
35. Achsenwinkel d. Fl. I	61,04 \pm 0,77	62,05 \pm 0,57	57,40 \pm 0,534	50,63 \pm 0,989
36. „ „ „ II „ „	92,02 \pm 0,72	104,89 \pm 0,79	97,00 \pm 1,783	90,40 \pm 0,960
37. „ „ „ III „ „	85,48 \pm 0,795	63,21 \pm 0,78	69,22 \pm 1,017	74,38 \pm 0,970
38. „ „ „ IV „ „	57,82 \pm 0,32	54,77 \pm 0,46	63,31 \pm 0,603	63,84 \pm 0,663
39. „ „ „ V „ „	97,38 \pm 0,456	75,84 \pm 1,232	82,89 \pm 0,57	94,72 \pm 0,511
40. „ „ „ VI „ „	105,48 \pm 0,46	105,79 \pm 0,546	98,94 \pm 0,772	105,62 \pm 1,09

1

bei Weibchen der 10 untersuchten *Epilachna*-Populationen

Spalato	Algier	Korsika	Kongo-Kasai	Kongo-Amadi	Kapstadt
M ± m	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m
30,87 ± 0,141	29,79 ± 0,109	28,71 ± 0,132	31,18 ± 0,13	29,04 ± 0,22	31,44 ± 0,133
65,30 ± 0,237	61,28 ± 0,201	59,75 ± 0,235	65,02 ± 0,12	63,83 ± 0,40	64,74 ± 0,254
74,43 ± 0,266	74,61 ± 0,204	72,95 ± 0,316	76,16 ± 0,28	73,38 ± 0,54	76,21 ± 0,334
45,82 ± 0,162	45,37 ± 0,147	43,36 ± 0,192	45,98 ± 0,17	45,52 ± 0,34	46,17 ± 0,205
43,41 ± 0,176	40,55 ± 0,151	38,55 ± 0,185	37,44 ± 0,19	37,56 ± 0,26	43,50 ± 0,223
60,86 ± 0,219	62,63 ± 0,190	60,7 ± 0,29	—	—	61,70 ± 0,255
33,55 ± 0,08	33,66 ± 0,08	32,58 ± 0,14	35,39 ± 0,15	33,98 ± 0,23	35,51 ± 0,153
33,71 ± 0,09	33,78 ± 0,09	32,13 ± 0,16	34,87 ± 0,14	33,62 ± 0,21	36,29 ± 0,184
37,24 ± 0,10	37,22 ± 0,09	35,82 ± 0,18	38,66 ± 0,14	36,91 ± 0,24	38,25 ± 0,162
39,35 ± 0,10	39,08 ± 0,11	36,81 ± 0,17	39,72 ± 0,14	38,50 ± 0,26	40,95 ± 0,168
12,54 ± 0,131	14,73 ± 0,080	14,39 ± 0,089	10,73 ± 0,16	9,98 ± 0,24	14,53 ± 0,128
12,96 ± 0,135	13,28 ± 0,118	12,72 ± 0,121	10,50 ± 0,14	11,38 ± 0,22	11,50 ± 0,128
10,79 ± 0,151	10,59 ± 0,128	8,88 ± 0,150	8,99 ± 0,14	9,58 ± 0,21	11,54 ± 0,162
15,44 ± 0,134	17,37 ± 0,13	17,64 ± 0,126	11,70 ± 0,13	11,45 ± 0,21	16,05 ± 0,116
11,67 ± 0,105	13,53 ± 0,106	12,59 ± 0,118	10,31 ± 0,13	10,49 ± 0,17	13,32 ± 0,13
12,36 ± 0,115	11,24 ± 0,097	12,52 ± 0,112	10,58 ± 0,15	10,73 ± 0,21	11,83 ± 0,136
11,5 ± 0,116	14,26 ± 0,11	14,44 ± 0,113	9,34 ± 0,16	9,07 ± 0,25	13,31 ± 0,120
16,92 ± 0,114	15,61 ± 0,097	15,17 ± 0,112	14,80 ± 0,14	15,51 ± 0,23	16,97 ± 0,177
13,3 ± 0,124	12,81 ± 0,106	11,46 ± 0,128	12,22 ± 0,13	12,53 ± 0,21	12,92 ± 0,126
11,4 ± 0,093	11,85 ± 0,10	12,28 ± 0,112	9,49 ± 0,11	9,18 ± 0,18	11,79 ± 0,123
14,67 ± 0,093	14,55 ± 0,102	15,24 ± 0,099	13,61 ± 0,16	13,38 ± 0,18	16,53 ± 0,173
16,15 ± 0,148	14,97 ± 0,119	15,44 ± 0,144	12,96 ± 0,18	13,49 ± 0,32	16,26 ± 0,162
6,49 ± 0,061	6,72 ± 0,081	6,8 ± 0,086	5,43 ± 0,06	5,22 ± 0,08	7,40 ± 0,069
30,19 ± 0,14	30,34 ± 0,186	30,28 ± 0,178	33,96 ± 0,15	32,41 ± 0,27	32,13 ± 0,167
51,86 ± 0,216	52,7 ± 0,3	52,02 ± 0,316	52,96 ± 0,21	52,14 ± 0,42	54,66 ± 0,279
8,76 ± 0,068	8,22 ± 0,087	7,88 ± 0,101	7,94 ± 0,08	8,11 ± 0,10	9,61 ± 0,081
37,51 ± 0,154	36,8 ± 0,166	36,46 ± 0,262	38,78 ± 0,17	37,50 ± 0,30	38,70 ± 0,189
64,60 ± 0,27	64,84 ± 0,134	64,3 ± 0,388	68,78 ± 0,25	66,63 ± 0,49	68,11 ± 0,346
11,19 ± 0,071	10,7 ± 0,096	10,32 ± 0,105	10,26 ± 0,07	9,69 ± 0,18	9,18 ± 0,078
14,77 ± 0,076	14,46 ± 0,115	13,96 ± 0,137	14,40 ± 0,07	14,73 ± 0,15	13,31 ± 0,101
8,71 ± 0,060	8,32 ± 0,112	8,26 ± 0,110	9,07 ± 0,06	8,84 ± 0,12	7,98 ± 0,073
26,30 ± 0,108	24,98 ± 0,141	24,5 ± 0,183	26,09 ± 0,10	25,55 ± 0,20	26,56 ± 0,130
36,39 ± 0,151	36,14 ± 0,192	34,06 ± 0,240	36,32 ± 0,17	36,21 ± 0,30	36,29 ± 0,180
18,08 ± 0,09	16,54 ± 0,165	16,78 ± 0,119	15,47 ± 0,08	15,84 ± 0,11	16,53 ± 0,108
62,89 ± 1,27	60,65 ± 0,453	55,6 ± 0,42	61,25 ± 0,62	48,71 ± 0,74	64,01 ± 0,624
85,67 ± 0,72	92,06 ± 0,954	103,24 ± 0,905	92,20 ± 1,03	94,83 ± 0,97	74,45 ± 0,66
85,89 ± 0,789	83,39 ± 1,002	82,37 ± 1,065	96,10 ± 1,27	96,50 ± 1,09	95,04 ± 1,065
56,48 ± 0,567	54,00 ± 0,435	53,58 ± 0,453	—	—	65,17 ± 0,459
97,6 ± 0,453	93,9 ± 0,624	95,68 ± 0,399	92,5 ± 0,64	99,94 ± 0,59	98,19 ± 0,576
102,92 ± 0,528	104,56 ± 0,537	101,29 ± 0,543	—	—	104,18 ± 0,620

(Tab. 1). Wir haben dann die Korfu-Population als Standard genommen und in der oben geschilderten Weise die Abweichungen der Merkmale bei den anderen Sippen in Sigmen ausgedrückt. Die sich daraus ergebenden Befunde haben wir in den in Fig. 3 wiedergegebenen Profilen zum Ausdruck gebracht. Die einzelnen Merkmale sind mit den Zahlen bezeichnet, die der Merkmalsreihenfolge in den oben beschriebenen Tabellen entsprechen. Die Anordnung der Merkmale auf der Abzisse folgt den Merkmalsabweichungen der Palästina-Population, die von den größten Abweichungen in der Minusrichtung über Null zu den größten Abweichungen nach der Plusrichtung geordnet sind. Die Merkmalsabweichungen der übrigen Populationen sind also mit zwei Populationen, Korfu (die Abzisse) und Palästina (dicke ausgezogene Kurve) zu vergleichen. Die Bedeutung jeder Abweichung ist an der Ordinate zu sehen. Die Grenzen des normalen Variierens der Merkmale der Korfu-Population liegen innerhalb der 3σ nach oben und unten von der Abzisse. Eine durchschnittliche Abweichung irgendeines Merkmals über $\pm 3\sigma$ bedeutet, daß das Merkmal zu einer anderen variationsstatistischen Sippe gehört. In bezug auf die erste Merkmalsgruppe (1—10) zeigt die Palästina-Population keine einzige Abweichung über 3σ . Die extremste Abweichung nach der Minusrichtung erreicht etwa $-2,4\sigma$. Meist liegen die Abweichungen zwischen -1 und -2σ . Nach der Plusrichtung haben wir nur eine solche Abweichung. Das ist das Merkmal 6, der vordere Elytrenwinkel.

In der zweiten Merkmalsgruppe, die die Fleckengrößendimensionen umfaßt, verhalten sich die Merkmale der Palästina-Rasse auffallend anders: einige Merkmale weichen bis -3σ ab, eine Menge der Abweichungen befindet sich zwischen -3 und -2σ , kein einziges Merkmal weicht nach der Plusrichtung ab.

Die dritte Gruppe der Merkmale, die die Lagerung der Flecke charakterisiert, ergibt ein ähnliches Resultat wie die erste Gruppe: eine kleinere Merkmalschwankung, bezogen auf den Standard.

Die stärkste Schwankung der Abweichung äußert die vierte Merkmalsgruppe: die Variation der Fleckenachsenwinkel. Die Schwankungsbreite liegt hier in Grenzen von $-4,5$ bis zu $+2\sigma$.

Aus dieser kurzen Beschreibung geht hervor, daß die konstitutionellen Merkmale, die Körperdimensionen und Fleckenlagen, geringere Abweichungen vom Standard zeigen; sie sind also konstanter als die Merkmale, die das Elytrenmuster charakterisieren. Viele der letzteren Merkmale liegen schon außerhalb der Grenzen der normalen Variation der Standardgruppe. Die Fig. 3 zeigt weiter, daß die Ägypten-Population sich ebenso stark von der Standardrasse unterscheidet, wie die von Palästina. Doch sind diese zwei Populationen durchaus nicht identisch. Sie sind miteinander nur näher verwandt als mit allen übrigen Populationen.

Die Merkmale der anderen Populationen — Konstantinopel, Spalato, Algier und Korsika — zeigen eine geringere Schwankung und sind in allen vier Merkmalsgruppen einheitlicher. Die stärkste Abweichung zeigt die Spalato-Population. Einige von deren Merkmalen weichen über $+2\sigma$ vom Standard ab. Meist sind aber die Merkmale dieser Population auch der Korfu-Population sehr ähnlich.

Die zwei zentralafrikanischen Populationen und die *E. capensis* ergeben ein neues Bild. Obwohl die Unterschiede vom Standard nicht besonders groß sind, ist die Schwankung — bezogen auf den Standard und die Palästina-Population — auffallend stärker gegenüber jeder beliebigen anderen Population. Besonders ist es wichtig zu betonen, daß die Schwankung der Abweichungen bei diesen drei Sippen innerhalb der ersten und dritten Merkmalsgruppe stärker ist als bei den Mittelmeer-Populationen.

Die ähnlich dargestellten Merkmalsprofile von Männchen derselben Populationen ergeben im allgemeinen dasselbe wie die Weibchenmerkmale.

An Hand der eben beschriebenen Tatsachen können wir die dargestellten 10 Populationen in drei Gruppen einteilen. Zur ersten Gruppe gehören alle Populationen, welche sich wenig vom Standard unterscheiden. Das sind die Populationen der typischen *chrysolina*. Zur zweiten Gruppe gehören die Populationen aus Palästina und Ägypten, die viele und stärkere Unterschiede vom Standard aufweisen, und vielleicht spezifische Anpassungseigenschaften an trockenes Klima entwickelt haben. Zur dritten Gruppe gehören die zwei voneinander wenig unterscheidbaren Populationen aus Zentralafrika und die etwas abgesondert stehende *E. capensis*.

6. Variation der Pigmentmenge und Fleckengröße. Gesetzmäßigkeit der Pigmentverteilung auf die sechs Elytrenflecke bei verschiedenen Populationen

Von den zwei Pigmentarten, aus denen das Muster auf den Elytren besteht, soll hier nur das Fleckenpigment untersucht werden. Die Pigmentmenge und die Fleckengröße sind phänotypisch sehr stark variabel. Die von H. Timoféeff unternommenen Temperaturbeeinflussungen an Larven und Puppen der *Epilachna* haben gezeigt, daß die niedrige Temperatur um $+20^{\circ}$ (die normale Temperatur für diese Art ist $+25^{\circ}$) eine bemerkbare Erhöhung der Pigmentmenge und entsprechende Vergrößerung der Flecke hervorruft. Die höhere Temperatur um $+30$ — 35° wirkt entgegengesetzt. Es entsteht nun folgende Frage: sind die Unterschiede zwischen den Flecken bei verschiedenen Populationen, die wir durch unsere Messungen und ihre biometrische Bearbeitung gefunden haben, nur phänotypische Fluktuationen bzw. dauernde Modifikationen oder sind sie wohl auch teilweise durch erbliche Faktoren bedingt? Kann man ferner auf Grund der Zeichnungsmuster und Fleckengröße die *Epilachna*-Populationen trennen und ferner die Zugehörigkeit einzelner Individuen zu ihrer Population bestimmen? Diese Fragen wurden schon früher an vier *Epilachna*-Populationen behandelt (Zarapkin, 1933). Jetzt sollen die Ergebnisse dieser Untersuchung auf andere *Epilachna*-Populationen erweitert werden.

Die durch das Messen und Rechnen erhaltenen Ergebnisse über der Fleckengröße wollen wir zunächst schematisch in Bildern darstellen. Auf Fig. 4 sind je 10 linke Flügeldecken von Weibchen und von Männchen wiedergegeben. Obwohl die mittlere Pigmentmenge und einzelne durchschnittliche Fleckengrößen bei den *Epilachna*-Populationen sich meistens klar unterscheiden, sind doch alle diese Merkmale stark transgredierend und deshalb nicht sehr charakteristisch.

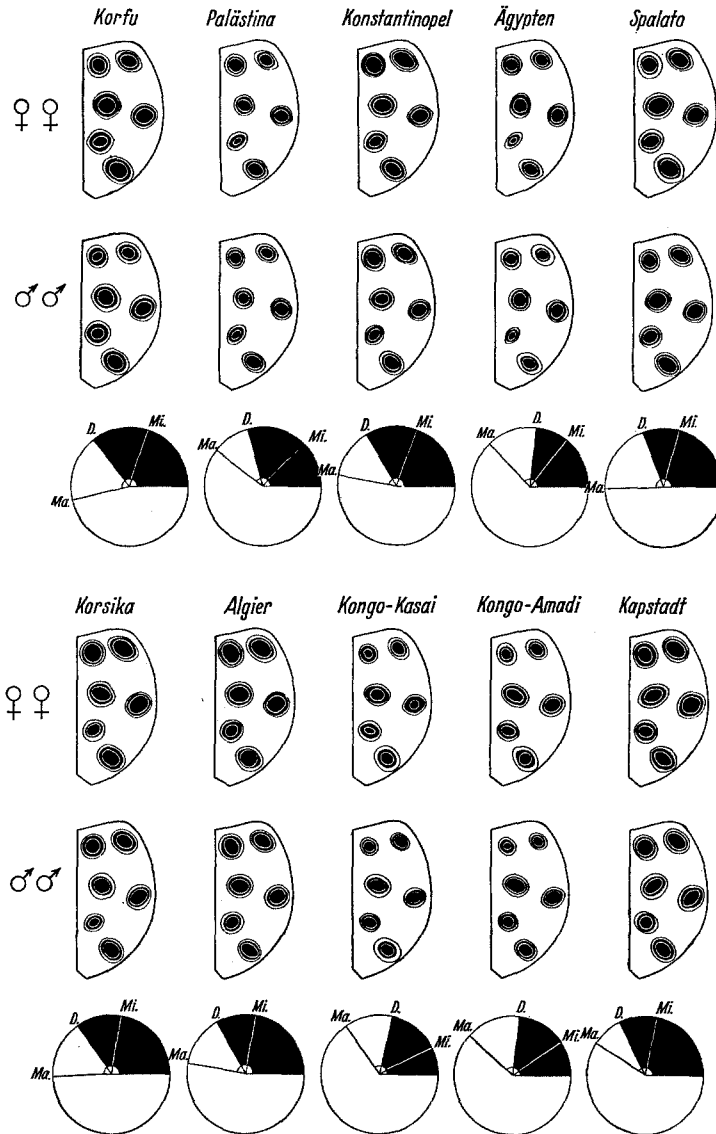


Fig. 4. Schematische Darstellung der Fleckengröße und Pigmentmengenvariation bei Weibchen und Männchen der 10 *Epilachna*-Gruppen. Jede einzelne Zeichnung entspricht der durchschnittlichen Länge und Breite der Elytren, die alle im gleichen Maßstab gezeichnet sind. Die maximalen Abweichungen der Flecke sind mit feinen Umrissen und die minimalen mit weißen Ringen innerhalb der schwarz gezeichneten mittleren Fleckengrößen dargestellt. Die Pigmentmengenvariation ist durch Diagramme für jede einzelne *Epilachna*-Gruppe dargestellt, die das Verhältnis zwischen Elytrenoberfläche (der ganze Kreis) und gesamter Pigmentmenge (Mi = minimale, D = Durchschnitts- und Ma = maximale Pigmentmenge) illustriert.

Bei der Korfu-Population ist z. B. der Fleck I deutlich kleiner als Fleck II, doch transgredieren beide Flecke sehr stark. Die Transgression ist noch stärker zwischen den Flecken I und III derselben Population. Hier sind die Durchschnittsgrößen, die minimalen und maximalen Werte sehr wenig verschieden. Es ist überflüssig, die Variation jedes einzelnen Fleckes bei allen Populationen genau zu analysieren. Es genügt darauf hinzuweisen, daß die Variation der Größe jedes Fleckes innerhalb einer bestimmten Population keine charakteristischen Unterschiede zwischen den 6 Flecken zeigt. Die Variation der Fleckengrößen ist immer transgredierend und die Flecke sind in bezug auf ihre Größe sehr schwer unterscheidbar. Mit Hilfe der gewöhnlichen variationsstatistischen Methode können wir also in vielen Fällen überhaupt nicht, oder nur unsicher die Rassen individuell voneinander unterscheiden.

Im folgenden will ich zeigen, daß auffallende Unterschiede zwischen den *Epilachna*-Populationen in der Variationsrichtung der Pigmentverteilung auf

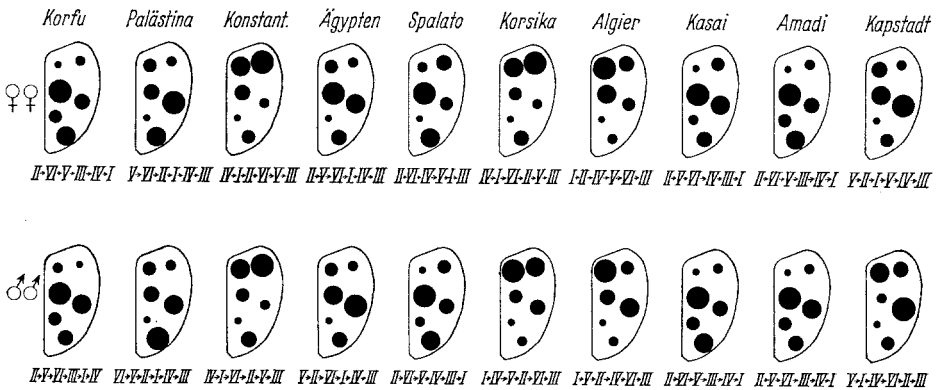


Fig. 5. Die Verteilung des Pigments auf 6 Elytrenflecke bei 10 Gruppen der *Epilachna chrysomelina*. Jede Population zeigt eine eigenartige Reihenfolge der Fleckengröße. Die eingehendere Erklärung findet man im Text.

die 6 Elytrenflecke bestehen. Auf Fig. 4 kann man schon sehen, daß die mittleren Werte der Flecke innerhalb jeder Population, ihrer Größe nach geordnet, eine eigentümliche Reihenfolge darstellen. Zwei Reihen der Zeichnungen auf Fig. 5 geben diese Reihenfolgen der Fleckengröße bei Weibchen (oben) und bei Männchen (unten) der 10 *Epilachna*-Populationen schematisch wieder. Diese Reihenfolge ist bei Weibchen der Korfu-Population II—VI—V—III—IV—I, bei Palästina —V—VI—II—I—IV—III, bei Konstantinopel —IV—I—II—VI—V—III, bei Ägypten —II—V—VI—I—IV—III. Die übrigen Populationen stellen noch andere Kombinationen dar. Nur die beiden Kongo-Populationen stellen eine merkwürdige Ausnahme aus dieser Regel dar. Bei Kongo-Amadi stimmt diese Reihenfolge in allen Kleinigkeiten mit der Korfu-Population überein, und bei Kongo-Kasai unterscheidet sie sich sehr wenig von der Ägypten-Population. Dieses Zusammenfallen können wir uns vorläufig durch zufällige Konvergenz erklären.

Die Reihenfolge der Fleckengröße bei Männchen (untere Reihe der Fig. 5) ergibt dieselben Unterschiede zwischen den Populationen wie bei Weibchen. Die Verteilung des Pigments bei Männchen und Weibchen derselben Population ist aber nicht ganz identisch. Zwischen den beiden Geschlechtern bestehen immer Abweichungen, doch sind sie immer viel kleiner als die zwischen den verschiedenen Populationen, abgesehen von den beiden Kongo-Populationen. Bei Korfu kommen folgende Unterschiede vor:

Weibchen II—VI—V—III—IV—I

Männchen II—V—VI—III—I—IV

Bei den anderen Populationen beobachtet man dieselben kleinen Verschiebungen zwischen Weibchen und Männchen. Diese Unterschiede sind jedoch immer geringer als diejenigen zwischen den Populationen.

Die eben beschriebenen Tatsachen können weiter analysiert werden; man kann nämlich untersuchen, welche Gesetzmäßigkeit der Verteilung des Pigments bei einzelnen Individuen innerhalb einer bestimmten Sippe zugrunde liegt. Auf Tab. 2 sind die Reihenfolgen der Fleckengrößen durch römische Zahlen dargestellt. Unter jedem Flecke ist der mittlere Wert der entsprechenden Fleckengröße angegeben. Die unteren Zahlenreihen stellen die Häufigkeiten der Formen, bei denen der entsprechende Fleck als größter auftritt für jede Population dar. Bei Weibchen und Männchen jeder der 10 Populationen ist charakteristisch, daß die obenstehenden, nach abnehmender Größe geordneten Durchschnittswerte der Fleckengrößen der abnehmenden Reihe der Individuenzahlen entsprechen.

Aus dieser Verteilung der Individuen folgt, daß der Unterschied zwischen den Fleckengrößen in jeder Population, obwohl er nicht groß ist, eine bestimmte Reihenfolge der Fleckengrößen doch determinieren kann. Wäre die Pigmentverteilung ganz streng determiniert, oder anders gesagt, bestünde zwischen den Fleckengrößen eine absolute positive Korrelation, dann müßte in jeder Population unabhängig von der Pigmentmengenvariation nur je eine Form mit einer ganz bestimmten Reihenfolge und Richtung der Fleckengröße sich verwirklichen, die den Formen entsprechen müssen, welche auf Fig. 5 gezeichnet sind. Wenn aber keine Korrelation zwischen den Fleckengrößen besteht und das Pigment ganz zufällig auf den Flecken verteilt ist, dann sind alle theoretisch möglichen Permutationen aus den 6 Flecken zu erwarten (720 Permutationen). Tatsächlich sind aber diese zwei extremen Fälle bei den untersuchten *Epilachna*-Populationen nicht vorhanden. Hier handelt es sich darum, daß die zufällige Pigmentverteilung durch eine Gerichtetheit determiniert und beschränkt ist, weswegen auch die Zahl der tatsächlichen Formen gegenüber den theoretisch möglichen sehr stark herabgesetzt ist.

Wie sich diese Regelmäßigkeit der Pigmentverteilung äußert und welche Formen unter deren Einwirkung entstehen können, wollen wir an zwei Beispielen zeigen. Auf Fig. 6 sind alle sich realisierenden Formen der Korfu-Population abgebildet. Unter den 385 untersuchten Individuen konnten nur 76 Formen gefunden werden. Die Formen sind in abnehmender Reihe ihrer Häufigkeit nach angeordnet. (Die Zahlen unter jeder Zeichnung bedeuten die Häufigkeit der Weibchen und Männchen.) Unter 76 verschiedenen Formen sind 35 Unica,

10 Formen treten je 2mal, 7 Formen je 3mal auf und nur 24 Formen sind mehr oder weniger häufig vertreten. Die häufigste und an der ersten Stelle der Fig. 6 stehende Form zeigt gerade eine solche Reihenfolge der Fleckengrößen, die der Gesetzmäßigkeit der Pigmentverteilung bei der Korfu-Population entspricht, d. h. die erste Form der Fig. 5. Die übrigen, auch häufig auftretenden Formen weisen kleine Abweichungen von dieser Reihenfolge auf, und je seltener irgendeine Form vorkommt, desto stärkere Abweichung von der Grundform äußert sie.

Auf Fig. 7 sind alle Formen (124) der Algier-Population, die sich unter 318 Individuen befinden, dargestellt. Hier zählt man 61 Unica, 26 je 2mal,

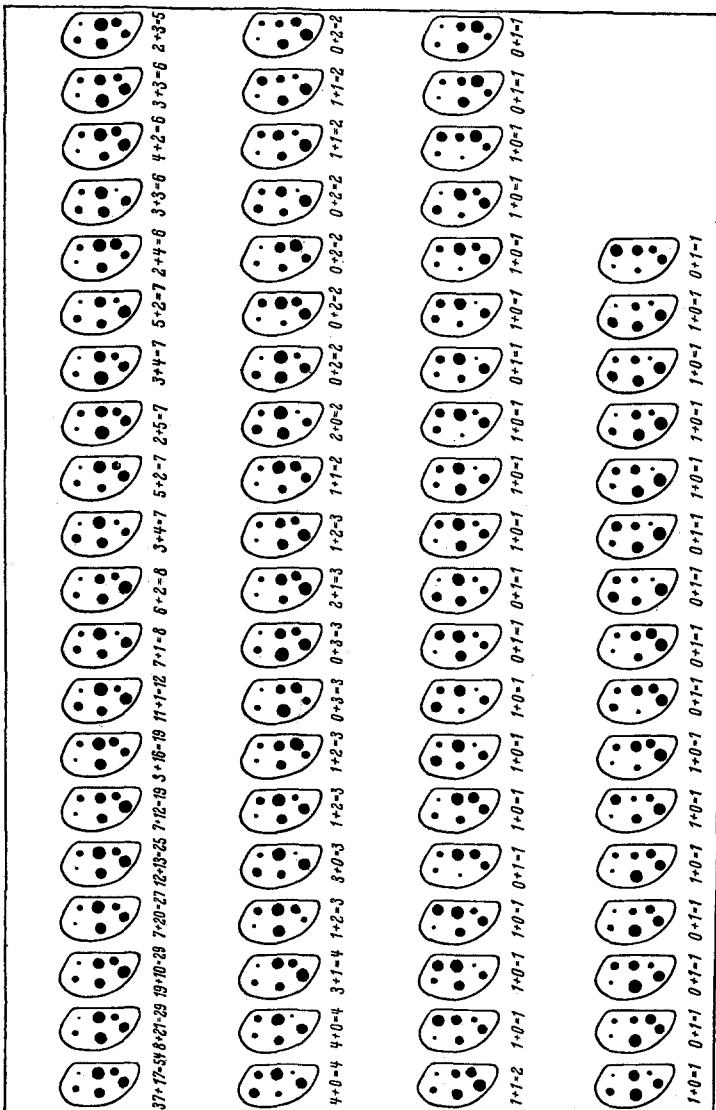


Fig. 6. 76 verschiedene Formen der Pigmentverteilung bei der Korfu-Population. Bei der zufälligen Verteilung der Pigmentmenge auf 6 Flecke würden 720 verschiedene Formen in gleicher Häufigkeit entstehen. Durch die Gerichtetheit ist aber die Zahl der wirklichen Kombinationen auf 76 beschränkt und jede Kombination kommt nicht mit gleicher Häufigkeit vor.

Tabelle 2

Die Verteilung des Pigments auf 6 Elytrenflecke bei Weibchen der
10 *Epilachna*-Gruppen

Für jede Gruppe sind 3 Zahlenreihen angeführt. 1. Die Fleckenreihenfolge in römischen Zahlen, 2. Die Durchschnittsgröße der entsprechenden Fleckenfläche und 3. Die Zahl der Individuen, bei denen der entsprechende Fleck als größter aufgetreten ist.

Populationen	Weibchen						
		II.	VI.	V.	III.	IV.	I.
Korfu	Fleckenreihe						
	Fleckengröße	233,91	218,91	198,82	169,78	153,83	144,54
	Individuenzahl	124	57	12	2	0	2
Palästina	Fleckenreihe	V.	VI.	II.	I.	IV.	III.
	Fleckengröße	140,07	137,79	118,82	109,56	107,89	81,38
	Individuenzahl	34	28	7	2	0	1
Konstantinopel	Fleckenreihe	IV.	I.	II.	VI.	V.	III.
	Fleckengröße	208,74	193,29	186,03	175,26	165,69	129,95
	Individuenzahl	61	16	15	6	3	0
Ägypten	Fleckenreihe	II.	V.	VI.	I.	IV.	III.
	Fleckengröße	141,59	135,08	120,29	117,04	99,76	51,24
	Individuenzahl	54	25	10	11	0	0
Spalato	Fleckenreihe	II.	VI.	IV.	V.	I.	III.
	Fleckengröße	219,28	199,61	176,02	171,20	144,21	143,51
	Individuenzahl	68	27	5	0	1	0
Korsika	Fleckenreihe	IV.	I.	VI.	II.	V.	III.
	Fleckengröße	216,62	207,79	193,31	192,96	191,87	101,76
	Individuenzahl	47	23	13	9	9	0
Algier	Fleckenreihe	I.	II.	IV.	V.	VI.	III.
	Fleckengröße	210,05	207,30	205,83	196,86	168,26	135,67
	Individuenzahl	28	30	28	12	3	0
Kongo-Kasai	Fleckenreihe	II.	V.	VI.	IV.	III.	I.
	Fleckengröße	155,40	140,32	137,12	111,03	109,86	100,22
	Individuenzahl	51	15	26	3	1	4
Kongo-Amadi	Fleckenreihe	II.	VI.	V.	III.	IV.	I.
	Fleckengröße	176,50	144,75	140,36	120,04	105,11	90,52
	Individuenzahl	33	8	4	1	0	0
Kapstadt	Fleckenreihe	V.	II.	I.	VI.	IV.	III.
	Fleckengröße	220,2	195,2	193,4	192,4	189,2	149,1
	Individuenzahl	54	7 (28)	13	18	8	0

Abweichungen sie von der Hauptrichtung äußern. Es ist leicht zu zeigen, daß dieser Gerichtetheit der Pigmentverteilung dieselbe Regelmäßigkeit zugrunde liegt, die bei der *Coccinella 10-punctata* und *Propylaea 14-punctata* beschrieben wurde (Zarapkin 1930). Auf diese Regelmäßigkeit der Pigmentverteilung bei *Epilachna* wurde auch schon früher hingewiesen (Zarapkin 1934). Aus der Analyse der Pigmentverteilung bei einzelnen Individuen geht hervor, daß jede Form innerhalb der Population nicht zufällig entsteht, sondern der für jede Population charakteristischen Gerichtetheit folgt.

Die in diesem Kapitel angewandte Methode kann für die Diagnostik der kleinen systematischen Kategorien von Bedeutung sein. Kehren wir zu den Figuren 6 und 7 zurück, die die gesamte Anzahl der Formen in Korfu- und Algier-Populationen darstellen. Auf beiden Figuren ist zu sehen, daß die Häufigkeit dieser oder jener Form bei Weibchen und Männchen keinen vollkommenen Parallelismus zeigt. Einige Formen kommen häufiger unter den Weibchen,

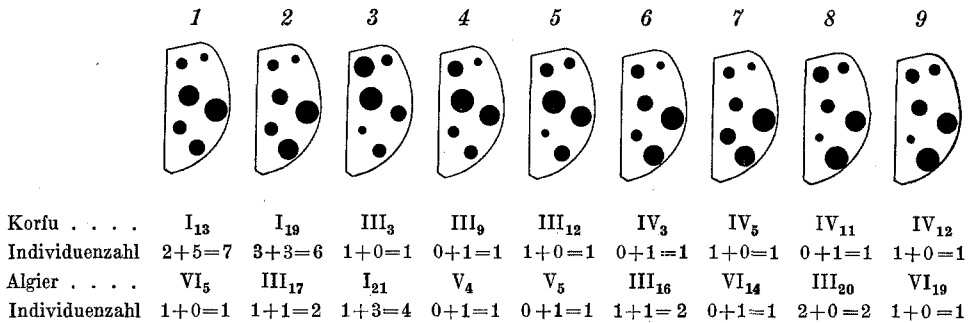


Fig. 8. 9 verschiedene Formen der Pigmentverteilung, die den zwei *Epilachna*-Populationen Korfu und Algier gemein sind, und die sich nur durch ihre Häufigkeit unterscheiden.

andere unter den Männchen vor. Die Reihenfolge der Formen ist also bei den Geschlechtern verschoben. Eine noch größere Verschiebung äußern zwei Populationen, z. B. Korfu und Algier. Auf Fig. 8 sind solche 9 Formen zusammengestellt, die in beiden Populationen vorkommen. Die Ziffern unter der Figur zeigen die Stelle jeder Form auf der Fig. 6 (Korfu) und 7 (Algier) und die Häufigkeit der Weibchen und Männchen. Die erste Form kommt z. B. ziemlich oft in der Korfu-Population und als Unicum unter den Algier-Individuen vor. Sie befindet sich an 13. Stelle der ersten horizontalen Reihe der Fig. 6 und an 5. Stelle der sechsten Reihe der Fig. 7. Diese Form ist also sehr weit vom Anfang der Reihenfolge der Algier-Formen verschoben. Die anderen für beide Populationen identischen Formen zeigen auch auffallende Verschiebungen in bezug auf ihre Stellen in den Formenreihenfolgen beider Populationen. Die häufigsten Formen der Korfu-Population sind nur Unica in der Algier-Population und umgekehrt. Besonders klar äußert sich diese Regel, wenn man zwei andere Populationen, Korfu und Palästina, ebenso analysiert (Zarapkin 1934). Bei diesen zwei Populationen wurde noch eine größere Anzahl identischer Formen gefunden, doch

zeigen diese gemeinsamen Formen keinen Parallelismus, sondern eine starke Verschiebung in bezug auf die gesetzmäßige Reihenfolge der Formen.

Dieselben Resultate würden wir erhalten, wenn wir ebenso die Formen bei anderen *Epilachna*-Populationen vergleichen würden, abgesehen von den zwei Populationen, deren Reihenfolgen mit den konvergierenden Populationen übereinstimmen.

Hier taucht noch eine prinzipielle Frage auf, ob die allgemeine Zahl theoretisch möglicher Formen (720) in allen 10 Populationen erreichbar ist? Die komplizierten Berechnungen, die die Lösung dieser Frage bringen, habe ich durchgeführt. Die Zahl der verschiedenen Formen in allen 10 Populationen bei Weibchen und Männchen zusammen betrachtet nähert sich 600. Die vollkommene Zahl ist also noch nicht erreicht, es ist aber wahrscheinlich, daß die noch fehlenden Formen irgendwo in der Welt existieren. Und im Laboratorium kann man vielleicht durch Vermehrung der Individuenzahl alle fehlenden Lücken ausfüllen. Diejenigen Forscher, die behaupten, daß jede Variation zufällig ist, könnten diese Tatsache zur Bekräftigung ihrer Meinung heranbringen. Aus unserer Analyse geht aber hervor, daß es sich bei den *Epilachna*-Gruppen um das simultane Vorkommen der beiden Hauptprinzipien, Zufall und Gerichtetheit handelt. Unsere Untersuchungen über die Gerichtetheit des Pigmentmusters bei verschiedenen Coccinelliden zeigen immer, daß die Variation des Musters ein Übergangsfall ist zwischen vollkommenem Zufall und der strengen Gerichtetheit — Eumonie im Sinne von O. Vogt.

Die Analyse der Pigmentmengenvariation bei den *Epilachna*-Populationen hat gezeigt, daß weder die gesamte Pigmentmenge noch die einzelnen Fleckengrößen allein Unterschiede zwischen den systematischen Gruppen zu zeigen vermögen. Die untersuchten Populationen unterscheiden sich aber deutlich durch die Art der Pigmentverteilung auf die Elytrenflecke, abgesehen von den konvergierenden Formen. Sie unterscheiden sich also durch eine Merkmalskombination. Diese erinnert an die von Heincke beschriebenen Merkmalskombinationen (Heincke 1898). Die allgemeinen Vorstellungen Heinckes sind aber von den dieser Arbeit zugrunde liegenden recht verschieden. Heincke nahm an, daß die Merkmale des Individuums sich „nur nach dem Gesetz des Zufalls“ aus den Merkmalen der Population kombinieren. Bei *Epilachna* sind aber, wie wir gesehen haben, die Kombinationen der Pigmentverteilung nicht zufällig, sondern in hohem Grade nach bestimmtem Muster gerichtet. Ich gehe hier nicht näher auf die Kritik der Heinckeschen Methode ein, da sie in einer früheren Publikation (Zarapkin 1934) zu finden ist. In anderem Zusammenhang kehren wir zu diesen Fragen noch in Kap. 12 zurück.

Wir wollen das Resultat dieser Analyse kurz formulieren. Die Feststellung der Reihenfolge der mittleren Fleckengröße charakterisiert gut die *Epilachna*-Populationen, abgesehen von den konvergierenden Gruppen. Etwas schwerer ist die Zugehörigkeit einzelner Individuen zur Rasse oder Population zu bestimmen, da die Gerichtetheit, welche der Pigmentverteilung auf 6 Flecke zugrunde liegt, sich nicht ausnahmslos äußert. Aber auch in diesem Falle kann man durch

die Feststellung der Reihenfolge der Fleckengröße die Zugehörigkeit eines einzelnen Individuums zu der einen oder anderen Rasse mit großer Wahrscheinlichkeit bestimmen.

7. Variation der Fleckenlage

Die zweite Frage im Problem der Musteränderung auf den Elytren der *Epilachna* besteht darin, ob die Flecke an ganz bestimmten und streng fixierten Stellen der Flügeldecken determiniert sind, und, wenn die Flecke mehr oder weniger beweglich sind, welche individuellen und rassenmäßigen Verschiebungspotenzen sie äußern. Ist also die individuelle Variation der Fleckenlage groß genug, um alle rassenmäßigen Schwankungen bei einzelnen Populationen zu überdecken? Einer starken Verschiebung oder Ortsänderung eines bestimmten Fleckes, ebenso wie der Entstehung eines neuen Fleckes muß eine tiefe Veränderung im Gewebsmuster, d. h. ein Umbau der Gewebsdifferenzierung auf den Elytren zugrunde gelegt werden. Eine solche große Änderung in einer Gruppe kann nicht von äußeren Einwirkungen hervorgerufen werden, sondern nur vom Genotyp. Jede auffallende Änderung der Fleckenlage in irgendeiner Population weist ja schon auf eine große Divergenz dieser Sippe hin.

Durch das Messen der Entfernungen jedes Fleckenzentrums von zwei konstant liegenden Achsen, von der Naht und vom Prothorax und durch die biometrische Bearbeitung der Meßresultate wurden die Durchschnittslagen der Flecke und ihre Variationen festgestellt. Die entsprechenden Werte sind in der Tabelle 1 zu sehen. Für die Bestimmung der individuellen Verschiebungspotenzen bei jeder einzelnen Population sind die Meßergebnisse unmittelbar noch nicht verwendbar, denn die Fleckenentfernungen sind mit der Elytrengröße korrelativ verbunden und infolgedessen sind die Entfernungen auf den großen Elytren verhältnismäßig größer als auf den kleinen Elytren. Man kann diese Schwierigkeit in folgender Weise vermeiden. Man kann für die Bestimmung richtiger Grenzen der Fleckenlage nur die Elytren gebrauchen, die sich vom Durchschnittswert sehr wenig unterscheiden und die Variation der Fleckenlage dieser Exemplare feststellen. Mit Hilfe dieses Verfahrens wurden die neuen, korrigierten Variationsreihen der Fleckenlage erhalten und auf Fig. 9 schematisch dargestellt.

Auf Fig. 10 sind zwei rechte Flügeldecken, links von Weibchen und rechts von Männchen dargestellt. Beide Zeichnungen geben eine schematische Darstellung der mittleren Fleckenlage bei der Standardgruppe Korfu wieder, die mit Kreuzen markiert sind. Die Grenzen der Fleckenverschiebung beim Standard sind mit punktierten Vierecken bezeichnet. Mit dem für jede Population eigenartigen Zeichen (Kreis, Dreieck usw.) sind die mittleren Fleckenlagen von allen anderen Populationen bezeichnet. Im ganzen zeigt diese Figur anschaulich, welche Variation, die individuelle oder die rassenmäßige, größer ist. Die individuelle Variation des Fleckes I bei Standard-Weibchen verdeckt restlos alle rassenmäßigen Verschiebungen. Die beiden zentralafrikanischen und die Kapstadt-Gruppen zeigen aber die extremsten Entfernungen von der Standardmitte. Alle übrigen Populationen liegen sehr nahe am Standard. In der Lagerung des zweiten Fleckes sehen wir ein ganz anderes Bild. Die Populationen Palästina,

Konstantinopel, Spalato, Korsika und Algier unterscheiden sich sehr wenig vom Standard. Die Ägypten-Population ist weiter abgesprungen, doch befindet sie sich noch in der Grenze der normalen individuellen Standardvariation. Die drei Gruppen aber: Kongo-Kasai, Kongo-Amadi und Kapstadt sind ziemlich weit abgewichen und liegen außerhalb des Viereckes. Im Gebiet des Fleckes III befindet sich nur die Kapstadt-Form außerhalb der normalen Variation des Standards. Die Populationen Konstantinopel, Korsika und Kongo-Amadi weichen

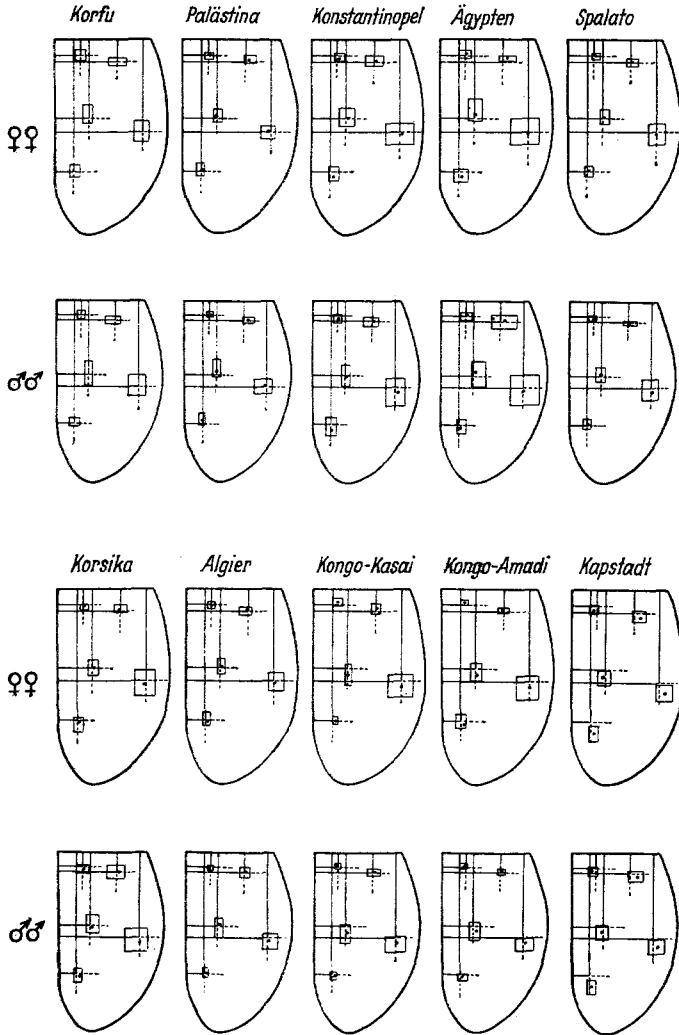


Fig. 9. Schema der Fleckenlagenvariation auf den Elytren der 10 *Epilachna*-Gruppen. Die mittlere Lage jedes Fleckes ist durch Punkte markiert. Durch Vierecke sind die extremsten Verschiebungen der Flecke dargestellt. Auf jedem Schema ist auch die mittlere Entfernung des Fleckes vom Prothorax und von der Naht bei Korfu durch grade Linien dargestellt.

auch ziemlich weit ab. Andere Verhältnisse beobachtet man im Gebiet des Fleckes IV. Er ist bei den weit divergierenden Formen aus Zentralafrika sehr nahe zum Standard gelagert und nur drei Gruppen liegen an Grenzen der normalen individuellen Variation: das sind Palästina, Ägypten und Südafrika. Die Verteilung der Fleckenzentren verschiedener Populationen im Gebiet des Fleckes V zeigt eine große Verschiebung bei Kapstadt und eine etwas kleinere aber doch

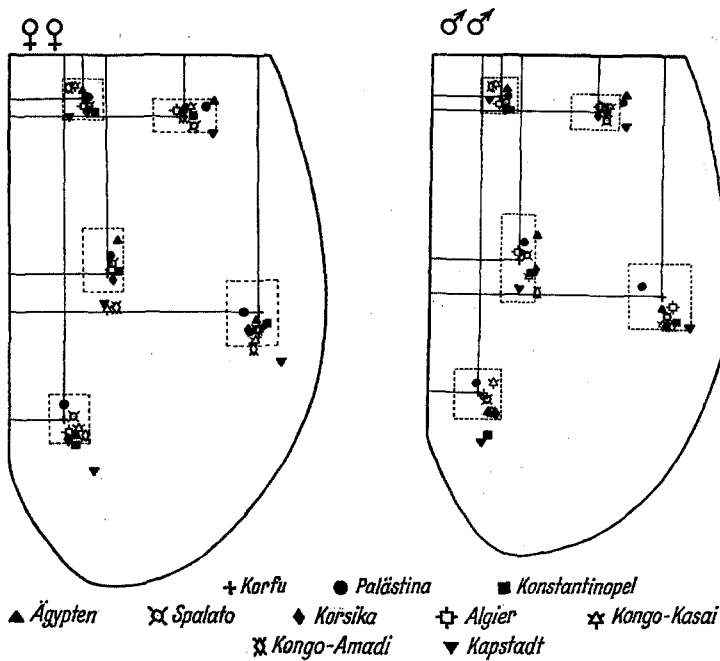


Fig. 10. Schema der Fleckenlagenvariation bei Weibchen und Männchen des Standards und mittlere Verschiebung der Flecke bei den neun übrigen *Epilachna*-Gruppen. Die individuelle Variation der Fleckenlage beim Standard (punktierete, viereckige Umrisse) verdeckt meistens die mittleren Verschiebungen bei den verwandten Populationen. Und nur bei den fremden Formen Kongo, Kapstadt und seltener bei Palästina und Ägypten befinden sich die Fleckenzentren außerhalb der individuellen Variation des Standards.

auffallende bei der Kongo-Amadi-Population. Die übrigen Populationen sind weniger divergent.

Verfolgt man die Lagerung der Fleckenzentren bei irgendeiner Population, z. B. bei Ägypten, so kann man eine auffallende Disproportion der Fleckenlage, bezogen auf den Standard, beobachten. Einmal ist ein Fleck nach der Minusrichtung verschoben, ein andermal nach der Plusrichtung. Einmal ist diese Verschiebung groß, ein andermal ganz klein. Alle hier untersuchten Gruppen zeigen diese Disproportionen. Der Unterschied zwischen ihnen besteht aber darin, daß bei einigen Populationen die Disproportion stark, bei anderen schwach ist.

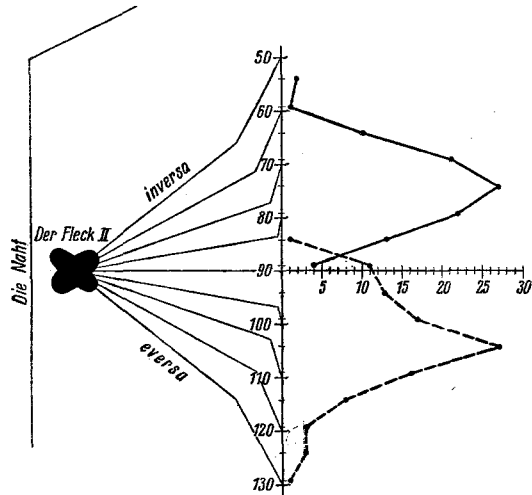
Die Verteilung der Fleckenzentren bei Männchen ergibt fast dasselbe Bild wie bei Weibchen, abgesehen von den kleinen Unterschieden, die durch die Geschlechtsdivergenz wohl erklärt werden können.

Die Fleckenlage bei den 10 *Epilachna*-Populationen ist also stark fixiert. Nur selten befinden sich bei einigen meistens geographisch isoliert liegenden Gruppen die Fleckenzentren außerhalb der Grenzen individueller Variation des Standards, und zwar bei den Populationen aus Palästina, Ägypten, beider Kongos und bei der Kapstadt-Form. Die übrigen Populationen äußern geringere Variationen, und zwar sind sie meistens kleiner als die individuellen Verschiebungspotenzen beim Standard. Die Fleckenlagen stellen ein konstantes Gerippe im Zeichnungsmuster der Elytren dar.

8. Variation der Fleckenachsenwinkel

Die Flecke auf den Elytren der *Epilachna* sind meistens oval. Sie lassen die längere und kürzere Fleckenachsen deutlich unterscheiden. Die längeren Achsen

Fig. 11. Die Variation der Achsenlage des Fleckes II bei der Palästina- und Kapstadt-Form, bei denen das laterale Achsenende des Fleckes II verschiedene Richtungen, bei Kapstadt oralwärts (inversa), bei Palästina kaudalwärts (eversa) zeigt. Die Achsenlage bei Kapstadt variiert von 53° bis 89° (ausgezogene Kurve), bei Palästina von 84° bis 129° (punktierte Kurve).



zeigen bei einzelnen Individuen und Populationen sehr oft eine bestimmte Richtung. Die genetische Analyse hat auf die Abhängigkeit dieses Merkmals vom Genotyp hingewiesen (Tenenbaum 1933). Damit ist zugleich ihr taxonomischer Wert gegeben. Im folgenden wird die Lage der Fleckenachsen an 10 *Epilachna*-Gruppen phänoanalytisch untersucht. Mit dem Okulargoniometer von Zeiss wurde die Variation der Fleckenachsen gemessen und die mittleren Fleckenachsenrichtungen und ihre extremen Abweichungen bestimmt. Die Figur 11 gibt ein Schema der Messungsmethode und die Variation des Fleckes II bei Palästina- und Kapstadt-Weibchen wieder. Die erste Population zeigt eine Abweichung des lateralen Endes der Längsachse kaudalwärts (eversa), die zweite — oralwärts (inversa). Die individuellen Unterschiede in der Fleckenachsenlage beider *Epilachna*-Formen sind auf den Häufigkeitskurven zu sehen.

Figur 12 bringt von Weibchen und Männchen aller 10 Populationen die Abweichungen der Fleckenlängsachsen aller Flecke, wobei aus technischen Gründen die Ausgangsachse wechselte, wie aus der Figur hervorgeht. Bei der Korfu-Population sind die Flecke II und III durchschnittlich fast quer gelagert. Bei den extremen Abweichungen können sich aber inversa- oder eversa-Lagen zeigen. Das mediale Ende der Längsachse des Fleckes V ist schwach kaudalwärts gerichtet und nur im extremen Fall kann er quer zu den Elytren liegen. Die Palästina-Population zeigt in bezug auf diese drei Flecke ein anderes Bild: der

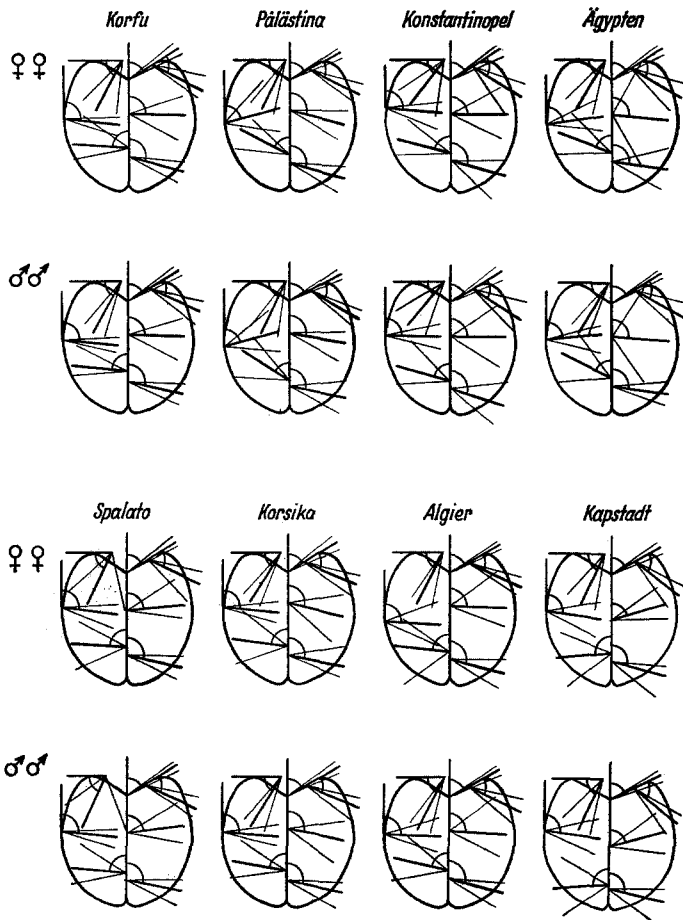


Fig. 12. Variation der Fleckenachsenlage bei Weibchen und Männchen der *Epilachna*-Gruppen. Auf jeder einzelnen Zeichnung sind die Achsenwinkel der Flecke I, III und V auf der linken Flügeldecke und die Flecke II, IV und VI auf der rechten gezeichnet. Auf jeder Zeichnung ist auch die Variation der vorderen inneren Elytrenwinkel dargestellt. Dieses Merkmal ist bei allen Gruppen sehr konstant und kann deshalb als Vergleichsmoment für alle anderen stärker variierenden Winkel angenommen werden.

Fleck II dieser Population ist, wie schon beschrieben, ganz deutlich kaudalwärts gerichtet und liegt nur selten quer. Der Fleck III ist deutlich oralwärts gerichtet und zeigt niemals eine andere Richtung.

Der Fleck V ist oral gerichtet; in extremen Fällen kann er aber kleine Abweichungen kaudalwärts zeigen. Die Konstantinopel-Population zeigt ein der Korfu-Population ähnliches Bild, nur ist der Fleck III bei ihr etwas stärker oralwärts gerichtet.

Es ist überflüssig, alle Populationen ebenso eingehend zu beschreiben. Hier genügt es uns, zu betonen, daß die Achse des Fleckes II bei den Populationen Korfu, Konstantinopel und Algier durchschnittlich quer zu den Elytren, bei den Populationen Palästina, Ägypten und Korsika kaudalwärts und bei Spalato und Kapstadt oralwärts gerichtet ist. Die Achse des Fleckes III ist durchschnittlich bei der Korfu- und Spalato-Population quer, bei der Palästina-, Konstantinopel-, Ägypten-, Korsika- und Algier-Population oral und nur bei Kapstadt kaudalwärts gerichtet. Die Richtung der Achse des Fleckes V ist nur bei Palästina und Ägypten oral, alle übrigen Populationen zeigen kaudal gerichtete Achsenlage.

Die 6 Elytrenflecke innerhalb jeder Population zeigen in bezug auf ihre Achsenlage ganz verschiedene individuelle Variationspotenzen. Die Flecke IV, V und VI bei der Korfu-Population zeigen kleinere Schwankungen als die Flecke I, II und III derselben Population. Bei der Palästina-Population ist dagegen der Fleck V viel variabler als die Flecke II und III. Bei Konstantinopel variieren die Flecke I, II und VI am stärksten. Ägypten zeigt eine sehr starke Variation des Fleckes II und eine etwas kleinere, aber auch noch deutliche des Fleckes III. Bei Spalato variieren die Flecke I, II und III stärker als die übrigen. Korsika und Algier zeigen eine größere Variation der Flecke II und III. Bei Kapstadt variieren die Flecke II, III und V stärker als die übrigen. Analysiert man also jeden Fleck genau, so findet man immer einige Besonderheiten bei jeder Population. Jeder Fleck variiert mehr oder weniger eigenartig. Eine ungewöhnlich große Variationsbreite zeigt der Fleck II bei der Ägypten- und der Fleck I bei der Spalato-Population.

Die Variationsreihen der Fleckenwinkel bringen wir nicht. Sie zeigen, daß die Variation dieser Merkmale immer kontinuierlich ist. Die Variationsreihen der bestimmten Flecke bei verschiedenen Populationen sind weiter immer transgredierend und stellen keine auffallenden Unterschiede zwischen den Populationen dar und deshalb können wir bei der genetischen Analyse der Fleckenachsen sie nicht als alternativ variierendes Merkmal betrachten. Es ist wahrscheinlich, daß die einzelnen Fleckenachsenvariationen durch eine bestimmte Zahl gleichsinniger Faktoren bedingt sind, weil die Variationsreihen einiger Flecken deutlich zweigipfelig sind. Für die genetische Analyse muß man deshalb in jeder zu kreuzenden Rasse Kulturen mit stabilisierten Fleckenachsen durch die Selektion vorbereiten. Nur nach der Selektion wird es möglich sein, die erste und zweite Hybridengeneration genau zu analysieren.

9. Variation der Fleckenform

Eine weitere Musteränderung auf den Elytren der *Epilachna* betrifft die Fleckenform. An drei die Flecke charakterisierenden Merkmalen, Größe, Lage und Achsenwinkel, wurde gezeigt, daß alle diese Merkmale gerichtet variieren. Es kann angenommen werden, daß dieser Gerichtetheit eine entsprechende Gewebisdifferenzierung zugrunde liegt. Jetzt will ich in gleicher Weise die Variation der Fleckenform untersuchen.

Für die Bestimmung der Form benutzt man gewöhnlich die Indices- oder Korrelationsmethode. Die beiden Methoden sind aber für die endgültige Analyse der Formvariationen nicht ausreichend. Die Indices sind keine konkreten Größen. Die Berechnung der Korrelation zwischen den zwei Formdimensionen führt zur Feststellung der allgemeinen und durchschnittlichen Abhängigkeit einer Größe von der anderen, in der die Form selbst nicht berücksichtigt ist. Die Form kann

Tabelle 3

Die Korrelation zwischen Länge und Breite des Fleckes II bei Weibchen der Palästina-Gruppe

Die Tabelle zeigt eine Disproportion in der Entwicklung beider Fleckendimensionen und dementsprechend eine Änderung der Fleckenform. Als Standardform wurde die Kreisform angenommen, die man in den dick umrandeten Zellen findet. Die kleinste Breite des Fleckes II ist 9 Maßeinheiten, der eine Reihe von Längenwerten entspricht. Die entsprechende mittlere Fleckenlänge ist 9,2 Maßeinheiten. Die mittlere Länge ist also etwas größer als die Breite. Der zweiten Breitenklasse (10 Maßeinheiten) entspricht eine Reihe von Längenwerten, deren Mittelwert kleiner ist als die Breitenklasse, nämlich 9,6. Der dritten Breitenklasse 11 entspricht die mittlere Länge von 10,4 Maßeinheiten. Der fünften Breitenklasse 13 entspricht die mittlere Länge von 11 Einheiten. Die Länge des Fleckes II nimmt also langsamer zu als die Fleckenbreite und dementsprechend ändert sich die Form mit der Zunahme der Fleckengröße auffallend. Diese Disproportion in der Entwicklung beider Hauptdimensionen des Fleckes stellen wir schematisch als Formtendenzkurve auf den Figuren 13, 14 und 15 dar.

Länge \ Breite	7	8	9	10	11	12	13	Summe
9	1		2	1	1			5
10	1	3	6	8	4	1		23
11		2	7	15	13	3	3	43
12			2	16	14	2	3	37
13				4	5	4		13
14				1	3	4		8
Summe	2	5	17	45	40	14	6	129

sich aber in Abhängigkeit von der Merkmalsgröße ändern. Das wird in den Fällen stattfinden, wo die Raten der Größenzunahme der zwei im Index in Relation gebrachten Maße verschieden sind. Die Fleckenform ändert sich nämlich mit der Variation der Fleckengröße. Beim Vergleichen der Fleckenform muß man deshalb nicht nur die betreffenden Durchschnittsindices, sondern auch das Verhältnis zwischen der Zunahme der beiden absoluten Größen (Breite und Länge) berücksichtigen. In dieser Untersuchung habe ich die drei Komponenten der Formvariation, Größe, Durchschnittsform und Tendenz der Formveränderung berücksichtigt. Diese Methode wurde schon früher beschrieben (Timoféeff-Ressovsky und Zarapkin 1932). Hier will ich ganz kurz diese Methode erwähnen, um das Verständnis der weiteren Analyse klarer zu gestalten. In der Beschreibung der Formvariation gehe ich von einem Korrelationsnetz aus, daß das Verhältnis zwischen Länge und Breite des Fleckes II bei Weibchen der Palästina-Rasse darstellt (Tab. 3).

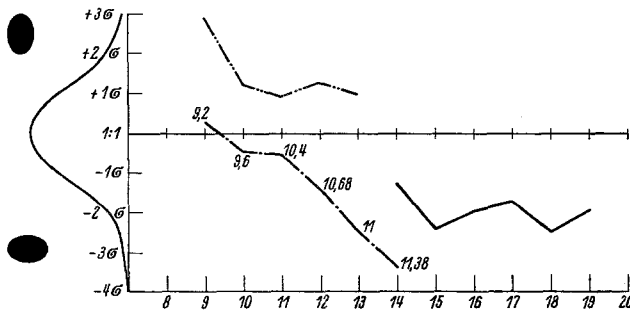


Fig. 13. Die graphische Darstellung der Formänderung des Fleckes II mit der Zunahme der Fleckengröße; die Formtendenzkurve ist bei Korfu ausgezogen, bei Palästina — punktiert unterbrochen und bei Ägypten doppelt punktiert unterbrochen. Auf der horizontalen Achse ist die Variation der Fleckenbreite von 8 bis 20 Maßeinheiten angebracht. Bleibt die Fleckenform bei der Zunahme der Fleckengröße immer kreisförmig, also das Verhältnis zwischen Breite und Länge 1 : 1, so muß die Formtendenzkurve mit der Abszisse zusammenpassen. Das ist aber nicht der Fall. Die kleinsten Flecke bei Palästina sind schwach längsoval, bei der Größenzunahme wird der Fleck queroval. Bei Korfu ist der Fleck II immer queroval und ändert sich mit der Größenzunahme sehr wenig. Bei Ägypten ist der Fleck II längsoval. Die Abweichung der Flecke von der Kreisform ist in Sigen ausgedrückt und auf der Ordinate zu sehen.

Die Analyse dieser Tabelle ergibt folgendes: die Länge des Fleckes nimmt langsamer zu als die Fleckenbreite und dementsprechend ändert sich die Form auffallend mit der Variation der Fleckengröße. Die kleinen Flecke sind bei der Palästina-Population durchschnittlich kreisförmig; die großen sind queroval. Dieses Verhältnis zwischen Länge und Breite des Fleckes in Abhängigkeit von der Fleckengröße kann man graphisch darstellen (Fig. 13). Die graphische Methode ermöglicht die drei obenerwähnten Komponenten der Formvariation, simultan zu analysieren.

Zum Vergleich mit der Palästina-Population bringt dieselbe Zeichnung die Formvariationen des Fleckes II von den Korfu- und Ägypten-Populationen. Die mittlere Fleckenform bei Korfu ist queroval, sie unterscheidet sich von der Palästinarasse sehr wenig. Die Größe des Fleckes ist aber bedeutend nach der Plusrichtung verschoben. Die Form ändert sich mit der Größenzunahme nicht. Der Fleck II bei Ägypten unterscheidet sich von der Palästina-Population in bezug auf Größe sehr wenig. Die Form des Fleckes ist aber ganz anders — nämlich längsoval. Die Variationstendenz der Fleckenform ist nicht gradlinig. Mit der Größenzunahme nähert sich der Fleck der Kreisform. Diese graphische Darstellung der Formvariation wurde „Formtendenzkurve“ genannt.

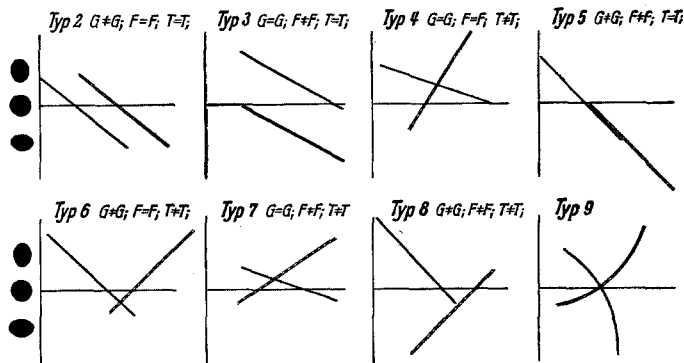


Fig. 14. Acht verschiedene Typen der Formänderung, die jedesmal aus den drei variierenden Formeigenschaften Größe = G, Form (das Verhältnis zwischen Breite und Länge) = F und die Variationstendenz = T verschieden kombiniert sind. Der erste Fall, bei dem alle drei Eigenschaften vollkommen identisch sind, braucht nicht graphisch dargestellt zu werden. In den ersten drei Zeichnungen der Figur (Typen 2, 3 und 4) sind die Fälle dargestellt, bei denen zwei Tendenzkurven sich nur durch irgendeine Eigenschaft, durch Größe, Form oder Tendenz unterscheiden. In den Zeichnungen 5, 6 und 7 unterscheiden sich die zwei Formtendenzkurven durch je zwei verschiedene, aus drei kombinierten Eigenschaften. Jedesmal ist irgendeine Eigenschaft bei ihnen identisch. Die Zeichnung 8 stellt zwei Formtendenzkurven dar, die sich in allen drei Eigenschaften unterscheiden. In allen drei Fällen können die Formtendenzkurven gradlinig und ungradlinig sein. Der letzte Fall ist auf dem Typus 9 zu sehen.

Bei der Anwendung der Formtendenzkurven ist es von Bedeutung, alle drei elementaren Formeigenschaften zu unterscheiden. In jeder Form können sich diese verschieden kombinieren. Auf Fig. 14 stellen wir alle theoretisch möglichen Kombinationstypen der drei Formeigenschaften schematisch dar.

Die eben beschriebenen Fälle der Unterschiede in den Formtendenzkurven sind von verschiedener taxonomischer Bedeutung. Es gilt, die für die einzelnen Populationen charakteristischen Typen herauszufinden. Der Typ 2 tritt besonders häufig als Modifikation auf. So entsteht er immer bei Temperatureinwirkungen und anderen äußeren Faktoren, die Elytrengröße und Fleckendimensionen stark beeinflussen. Nie erwies sich dieser Typ als charakteristisch für eine Population. Dagegen erhielten wir ihn oft beim Vergleich beider Geschlechter (Zarapkin

und H. Timoféeff-Ressovsky 1932). In diesem Falle handelt es sich nur um die Größenvariation, bei der keine Disproportion im ursprünglichen Gewebemuster des Fleckes vorkommt. Wir können aber nicht den Typ immer als Formfluktuation verstehen, denn ein die Pigmentmenge bedingendes Gen kann auch eine solche Formänderung verursachen.

Die Kombination der Unterschiede in Größe und Form (Typ 5) stellt einen zweiten Fall dar, bei dem beide Arten der Faktoreinwirkungen genotypisch und exogen betätigt sein können. Hätten wir die Formtendenzkurven nicht gekannt und hätten wir nur mit Indices zu tun, würden wir den Fall als taxonomisch und für die Rassenunterschiede immer wichtig ansehen.

Die Typen 3, 4, 6, 7 und 8 sind dagegen für einzelne Populationen bzw. Rassen charakteristisch. Es ist selbstverständlich, daß die Unterschiede in zwei Formeigenschaften, in Form und Tendenz, zusammen von größerer Bedeutung sind, als wenn nur eine Eigenschaft sich ändert.

Nach diesen Vorbemerkungen gehen wir auf die Variation der Fleckenform bei den *Epilachna*-Populationen über. Auf Fig. 15 sind die Formtendenzkurven von 6 Elytrenflecken bei Weibchen (oben) und Männchen (unten) der 10 untersuchten Populationen dargestellt.

Der Fleck I weist sehr geringe Unterschiede in der Formvariation auf. Die Form des Fleckes unterscheidet sich meistens durch die Größe und sehr wenig durch die anderen Formeigenschaften. Der Fleck I ist bei allen Populationen fast kreisförmig (eigentlich schwach längsoval). Die Form ändert sich mit der Größenzunahme sehr wenig. Bei einigen Populationen ändert sich die Form überhaupt nicht. Nur bei Konstantinopel, Korsika und Algier können die größten Flecke I queroval sein.

Die Formvariation des Fleckes II zeigt ein ganz anderes Bild. Bei verschiedenen Populationen unterscheidet sich der Fleck II der Größe nach bedeutend und variiert bei allen Populationen von 13—20 Maßeinheiten. Ebenso stark variiert die Form des Fleckes. Bei der Ägypten-Population ist die Form durchschnittlich längsoval und nur sehr selten kann dieser Fleck bei ihr schwach queroval sein. Die kleinen Flecke bei der Palästina-Population sind auch längsoval oder kreisförmig, aber mit der Vergrößerung des Fleckes wird die Form sehr schnell queroval. Bei anderen Populationen zeigt der Fleck II immer eine querovale Form, sie ändert sich dabei mit der Größenzunahme und weicht zunehmend von der Kreisform ab, abgesehen von der Korfu-Population, die keine Formänderung zeigt. Besonders stark ist diese Tendenz bei den Populationen Spalato, Konstantinopel und Korsika ausgeprägt. Die Kapstadt-Form zeigt eine besonders große Abweichung des Fleckes II von der Kreisform, die Formtendenzkurve schwankt dabei sehr stark.

Der Fleck III zeigt die größte Variationsfähigkeit in bezug auf alle drei Formeigenschaften. Die Breitengröße variiert bei allen Populationen von 6 bis 15 Maßeinheiten. Die durchschnittliche Form ist bei allen Gruppen immer queroval; die Formtendenz ist verschieden und bei manchen Populationen sehr variabel. Bei beiden Geschlechtern der Korfu-Population bleibt die Tendenz stabil und die Form ändert sich mit der Größenzunahme nicht. Sehr wenig

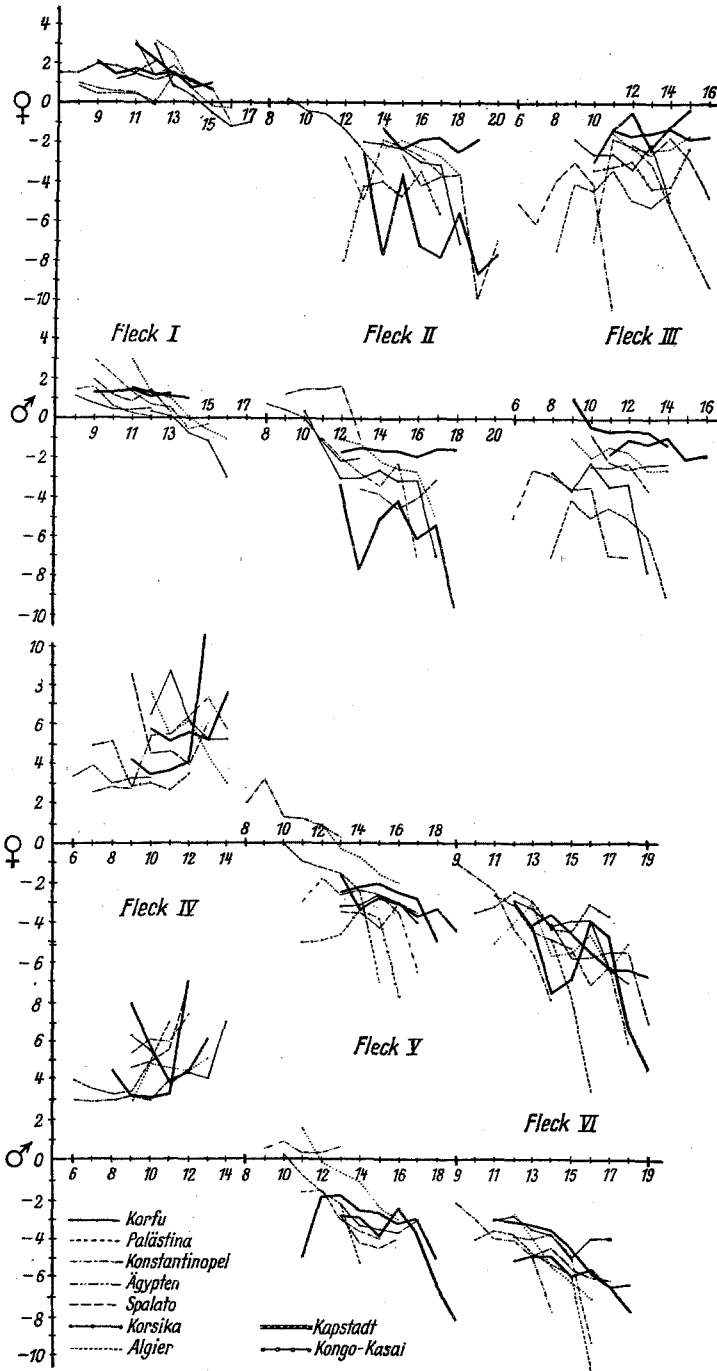


Fig. 15. Die Formänderung der 6 Elytrenflecken bei Weibchen und Männchen von 10 *Epilachna*-Populationen (Formtendenzkurven).

ändert sich die Form bei Algier und Spalato. Bei der Kapstadttrasse weicht die Form des Fleckes III sehr wenig von der Kreisform ab. Bei den übrigen Populationen variiert die Formtendenz stark und unregelmäßig. Die kleinen Flecke bei Ägypten und Palästina haben die Tendenz von querovaler Form zur Kreisform; diese Tendenz ändert sich an einer bestimmten Stufe und nimmt danach eine entgegengesetzte Richtung an; infolgedessen ist die Formtendenzkurve nicht gradlinig, sondern gekrümmt.

Ganz eigenartig sind die Variationen des Fleckes IV. Die Breitengröße variiert in diesem Falle schwächer als die Länge. Bei allen Populationen ist die Form längsoval. Die Richtung der Fleckenvariation ist bei einzelnen Populationen verschieden. Bei beiden Geschlechtern der Korfu-Population kommt eine stark gekrümmte Formtendenzkurve vor, bei der das Anfangsstadium der Variation sich durch die Tendenz, kreisförmig zu werden, charakterisiert, die größten Flecke zeigen aber die entgegengesetzte Tendenz des Variierens. Bei anderen Populationen ist die Variation der Form verschieden und unregelmäßig. Manche Populationen äußern keine parallele Variation bei den Geschlechtern.

Der Fleck V zeigt auch eine sehr starke Variationspotenz; sie ist dem Variationstypus des Fleckes II ähnlich. Die Größe variiert von 8 bis 18 Maßeinheiten. Die Fleckenform ist meistens queroval, abgesehen von der Ägypten-Population, bei der der Fleck V durchschnittlich längsoval ist. Die kleinen Flecke bei Algier und Ägypten sind auch längsoval oder kreisförmig; mit der Größenzunahme werden sie aber queroval. Bei dem Fleck V ist die Tendenz queroval zu werden. Eine auffallende Abweichung von der Kreisform zeigt die Kapstadt-Form.

Der Fleck VI variiert bei verschiedenen Populationen einheitlicher als der vorige Fleck. Bei allen Populationen ist die Form immer deutlich queroval. Mit der Größenzunahme weicht die Form immer weiter von der Kreisform ab.

Aus der Analyse der Formtendenzkurven bei verschiedenen *Epilachna*-Populationen geht hervor, daß alle Typen der Formvariation, die vorher vorausgesetzt und auf Fig. 14 dargestellt werden, sich tatsächlich verwirklichen können. Hier muß besonders darauf hingewiesen werden, daß die Formtendenzkurven von Männchen und Weibchen sehr oft den Typ 2 der Fig. 14 äußern, die Geschlechter unterscheiden sich also meistens nur durch Größe. Die Analyse der Formvariation hat weiter gezeigt, daß verschiedene Flecke ungleiche Variationspotenz haben. Eine besondere Variationsbreite zeigen die Flecke II, III und V. Mit der Annahme, daß die Formvariation sich in Zusammenhang mit der inneren Gewebsstruktur befindet, kann man diese Tatsache gut erklären. Die Gewebsstruktur der Flecke II und III ist nämlich nicht so konstant wie dieselbe der anderen Flecke. Die pigmentfreien Ringe dieser Flecke sind breiter und unregelmäßiger. Die Ränder der Ringe sind nicht scharf, sondern verschwommen. Sehr oft entsteht Confluens zwischen beiden Flecken. Dieses Gebiet ist also sehr inkonstant. Infolgedessen ist die Formvariation dieser Flecke an einzelnen Individuen und Populationen viel stärker. Die Analyse der Fleckengröße, Fleckenlage und Fleckenachsenwinkel ergibt ähnliche Resultate, nämlich die stärkere Variation dieser Flecke.

III. Bestimmung der Verwandtschaft zwischen den *Epilachna chrysomelina*-Gruppen

10. Variation der Merkmalsabweichungen von der Standardgruppe. Kurvenmethode und Sigmenmethode

In diesem Teil der Arbeit will ich durch die Anwendung von Spezialmethoden die morphologische Verwandtschaft zwischen den *Epilachna*-Gruppen bestimmen. Unter morphologischer Verwandtschaft verstehe ich die Konvergenz bzw. Divergenz der Merkmale. Kehren wir zurück zu der Tabelle I, in der die Merkmalswerte dargestellt sind. Die von den Merkmalswerten erhaltenen Merkmalsunterschiede wurden mit Hilfe der Profilmethode graphisch dargestellt. Das Profil (Fig. 3) weist ohne weiteres darauf hin, welche Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen vorliegen. Die Divergenz zwischen den *Epilachna*-Gruppen besteht nicht nur darin, daß die Merkmale kleiner oder größer werden können, sondern darin, und das ist sehr wichtig, daß die Merkmale verschiedener Populationen bzw. Rassen sich ganz unproportional gegenüber den Merkmalen des Standards entwickeln. Wir behaupten weiter, daß diese Disproportion mit geringerer Verwandtschaft steigt. Diese Behauptung beruht auf dem allgemeinen Divergenzprinzip und wurde neuestens durch spezielle Untersuchung an einigen Carabusgruppen bestätigt (Zarapkin 1934). Wir wollen jetzt mit unseren neuen Methoden den Grad der Divergenz zwischen diesen *Epilachna*-Gruppen bestimmen und ein allgemeines Maß zur Auswertung dieser Divergenz gewinnen.

Die Merkmalsabweichungen einer Population vom Standard können wir als eine variierende Eigenschaft betrachten, die die Ähnlichkeit dieser Population mit dem Standard zeigt. Die Variation der Abweichungen können wir weiter in eine Variationsreihe ordnen und sie durch eine Kurve graphisch darstellen. In dieser Weise wurden die Merkmalsabweichungen von Weibchen und Männchen der 9 untersuchten *Epilachna*-Gruppen gezeichnet. Wir bringen hier nur einige Beispiele dieser Darstellung. Auf der Figur 16 sind die Merkmalsabweichungen von Weibchen der Algier-Population dargestellt. Bei dieser Kurve der Merkmalsunterschiede kann man alle Konstanten der Variation durch gewöhnliche Berechnung erhalten, und zwar den Mittelwert (M), die Standardabweichung ($\sigma = \text{Sigma}$) usw. Die mittlere Abweichung aller Merkmale mit dem mittleren Fehler beträgt: $M = +0,2125 \sigma \pm 0,146 \sigma$. Die Standardabweichung, die wir mit \mathfrak{S} bezeichnen, ist $\mathfrak{S} = \pm 0,92 \sigma$. (Die Berechnung der Variationskonstanten bei Algier-Männchen hat $M = -0,187 \sigma \pm 0,125 \sigma$ und $\mathfrak{S} = \pm 0,79 \sigma$ ergeben.)

Ein weiteres Beispiel bringen wir auf der Figur 17, an der die Variation der Merkmalsabweichungen von Weibchen der Ägypten-Population ebenso dargestellt ist. Die Kurve weist größere Variation der Unterschiede auf als bei der Algier-Population. Die von der Kurve aus berechneten charakteristischen Variationskonstanten ergeben:

$$M = -1,263 \sigma \pm 0,125 \sigma; \mathfrak{S} = \pm 1,353 \sigma.$$

(Bei Männchen dieser Gruppe ist

$$M = -1,063 \sigma \pm 0,186 \sigma; \mathfrak{S} = \pm 1,17 \sigma.)$$

Fig. 16. Variation der Merkmalsabweichungen bei Weibchen der Algier-Population. Der Nullpunkt auf der Abszisse bedeutet die Mittelwerte der Merkmale des Standards. Die Abweichungen sind in Sigmen ausgedrückt. In jedem Viereck sind die durch Ziffern bezeichneten Merkmale, die gleiche Abweichungen vom Standard äußern, zusammengestellt. Die mittlere Abweichung der Merkmale vom Standard ist $M = 0,2125 \sigma$ $\pm 0,146 \sigma$. Die Standardabweichung $\mathcal{S} = \pm 0,92 \sigma$. Die Standardabweichung \mathcal{S} bedeutet die mittlere Divergenz dieser Population von der Standardgruppe Korfu.

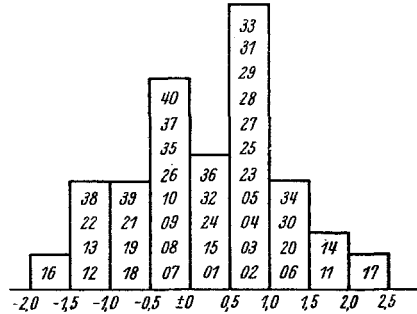


Fig. 17. Variation der Merkmalsabweichungen bei Weibchen der Ägypten-Population. $M = -1,263 \sigma \pm 0,125 \sigma$; $\mathcal{S} = \pm 1,353 \sigma$. Die anderen Bezeichnungen und Erklärungen sind wie zu Fig. 16.

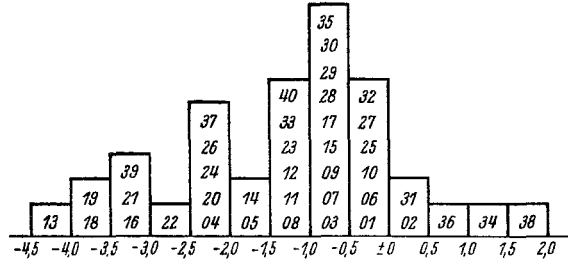


Fig. 18. Variation der Merkmalsabweichungen bei Weibchen der Kongo-Kasai-Population. $M = -0,115 \sigma \pm 0,235 \sigma$; $\mathcal{S} = \pm 1,432 \sigma$. Die eingehende Erklärung wie zu Fig. 16.

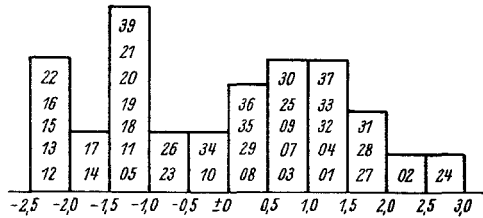
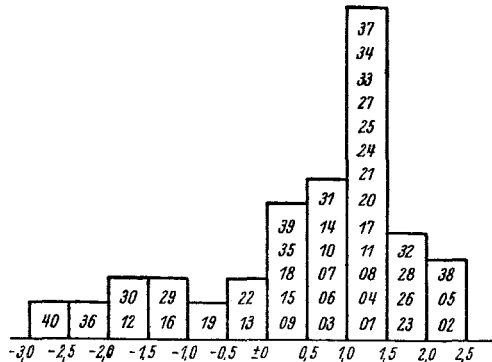


Fig. 19. Die Variation der Merkmalsabweichungen bei Weibchen der Kapstadt-Population. $M = +0,588 \sigma \pm 0,194 \sigma$; $\mathcal{S} = \pm 1,227 \sigma$. Die Bezeichnung und Erklärung wie zu Fig. 16.



Die beiden \mathfrak{S} zeigen, daß die Variation der Merkmalsabweichungen bei Ägypten stärker ausgeprägt ist und dementsprechend muß diese Gruppe als weiter vom Standard divergierende bezeichnet werden.

Die weitere Kurve zeigte eine besonders starke Variation der Merkmalsabweichungen. Das ist die Variation der Abweichungen von Weibchen der Kongo-Form (Fig. 18). Bei Weibchen sind die Konstanten der Variationsreihe $M = -0,115 \sigma \pm 0,235 \sigma$; $\mathfrak{S} = \pm 1,432 \sigma$. (Bei Männchen $M = -0,277 \sigma \pm 0,467 \sigma$ und die Standardabweichung $\mathfrak{S} = \pm 1,419 \sigma$).

Um eine vollkommene Beschreibung der Variation der Merkmalsabweichungen bei *Epilachna*-Gruppen darzustellen, wollen wir noch eine Kurve zeigen, und zwar die von Weibchen der Kapstadt-Form (Fig. 19). Diese Kurve zeigt viele Abweichungen von der Norm (binomiale Kurve). Die Variation ist ebenso breit, wie bei zentralafrikanischen Rassen. Die Kurve ist außerdem zweigipfelig, und zeigt eine merkwürdige Anhäufung der Merkmale an einem bestimmten Punkt der Abzisse, nämlich an $+1,0 \sigma - 1,5 \sigma$; sie ist also zweigipfelig, exzessiv und asymmetrisch. Trotz all dieser Abnormitäten ergibt sie eine ziemlich kleine Standardabweichung $\mathfrak{S} = \pm 1,227 \sigma$. Der Mittelwert ist $M = 0,588 \sigma \pm 0,194 \sigma$. Die Männchenkurve ergibt ähnliche Resultate.

Wir können hier nicht alle die untersuchten Populationen charakterisierenden Kurven bringen. In der Tab. 4 haben wir aber die mittleren Merkmalsabweichungen (M) und Standardabweichungen (\mathfrak{S}) dieser Kurven für Weibchen und Männchen aller mit dem Standard verglichenen 9 *Epilachna*-Populationen zusammengestellt. Diese Größen können die oben beschriebenen Kurven genügend charakterisieren.

Die Divergenz zwischen den hier beschriebenen Populationen sieht man ganz klar auf den dargestellten Kurven. Die Variation der Merkmalsabweichungen bei Algier (Fig. 16) stellt eine Kurve dar, in der alle Bestandteile sich mehr

Tabelle 4

Die Konstanten der Variationsreihen der Merkmalsabweichungen bei Weibchen und Männchen der 9 *Epilachna*-Gruppen von der Standardsippe (Korfu). $M \pm m$ bedeutet die mittlere Merkmalsabweichung \pm mittleren Fehler. \mathfrak{S} ist die Standardabweichung der Merkmalsunterschiede. Sie ist von großem diagnostischen Wert, denn sie zeigt die mittlere Divergenz jeder Gruppe vom Standard.

	Weibchen $M \pm m$	\mathfrak{S}	Männchen $M \pm m$	\mathfrak{S}
Palästina	$-1,413 \sigma \pm 0,2 \sigma$	1,225 σ	$-1,387 \sigma \pm 0,2 \sigma$	1,22 σ
Ägypten	$-1,263 \sigma \pm 0,125 \sigma$	1,353 σ	$-1,063 \sigma \pm 0,186 \sigma$	1,17 σ
Konstantinopel . .	$-0,013 \sigma \pm 0,16 \sigma$	0,995 σ	$-0,025 \sigma \pm 0,16 \sigma$	1,01 σ
Spalato	$+0,413 \sigma \pm 0,14 \sigma$	0,88 σ	$+0,438 \sigma \pm 0,116 \sigma$	1,046 σ
Algier	$+0,213 \sigma \pm 0,146 \sigma$	0,92 σ	$+0,18 \sigma \pm 0,125 \sigma$	0,79 σ
Korsika	$-0,112 \sigma \pm 0,17 \sigma$	1,07 σ	$+0,17 \sigma \pm 0,17 \sigma$	1,08 σ
Kongo-Kasai . . .	$-0,115 \sigma \pm 0,235 \sigma$	1,432 σ	$-0,277 \sigma \pm 0,233 \sigma$	1,419 σ
Kongo-Amadi . . .	$-0,358 \sigma \pm 0,203 \sigma$	1,234 σ	$-0,682 \sigma \pm 0,194 \sigma$	1,18 σ
Kapstadt	$+0,588 \sigma \pm 0,194 \sigma$	1,227 σ	$+0,675 \sigma \pm 0,173 \sigma$	1,093 σ

oder weniger regelmäßig um einen gut ausgeprägten Mittelpunkt verteilen und die ganze Kurve, abgesehen von kleinen Störungen, einer binomialen ähnlich ist. Ähnlich variieren die Populationen Spalato, Konstantinopel und Korsika, und alle diese Populationen weisen immer die kleinsten Standardabweichungen \mathfrak{S} auf.

Die Merkmalsabweichungen der Ägypten-Population (Fig. 17) ergeben einen ganz anderen Kurventyp. Die Abweichungen sind auch um einen gut ausgeprägten Mittelpunkt verteilt. Die Variationsbreite ist aber viel größer und dementsprechend ist \mathfrak{S} auch bedeutend höher. Ebenso verhalten sich die Merkmale der Palästina-Population.

Ein dritter Typ der Merkmalsabweichungen stellt die zentralafrikanische Form Kongo-Kasai dar. Hier ist die Verteilungsart der Merkmale deutlich zweigipfelig, was auf eine große Heterogenität der Merkmalsentwicklungen schließen läßt.

Die zwei der Charakteristik der Kurve dienenden Größen M und \mathfrak{S} haben in der Bestimmung der Divergenz verschiedene diagnostische Bedeutung. Die erste Größe, der Mittelwert der Merkmalsabweichungen, zeigt die durchschnittliche Verschiebung aller Merkmale vom Standard. Diese Verschiebung ist aber mit der mittleren Körpergröße der gegebenen Population verbunden und muß als nicht typische bei der Bestimmung der Verwandtschaft vollkommen ausgeschaltet werden. Die Weibchen der Konstantinopel- und Kongo-Kasai-Population zeigen z. B. gleiche mittlere Verschiebung vom Standard, sie unterscheiden sich jedoch sehr stark durch ihr \mathfrak{S} und gehören wahrscheinlich zu zwei verschiedenen geographischen Rassen oder Spezies.

Die andere Größe, die Standardabweichung \mathfrak{S} , ist dagegen von besonderem diagnostischem Wert. Sie ist von der Durchschnittsgröße unabhängig und zeigt die mittlere Schwankung der Merkmalsabweichungen. Sie zeigt also, wie die ursprüngliche Merkmalskoordination in der gegebenen Population gestört ist. Als solche kann sie also den Durchschnittswert der Divergenz zwischen zwei Populationen darstellen und zur Bestimmung der morphologischen Verwandtschaft zwischen systematischen Kategorien überhaupt dienen. Wir nennen diese Methode zur Bestimmung der Divergenz, eventuell der Verwandtschaft zwischen den systematischen Sippen die Standardabweichungsmethode und bezeichnen die Standardabweichung mit großem deutschem \mathfrak{S} .

Zur Kritik der \mathfrak{S} -Methode muß gesagt werden, daß das \mathfrak{S} nur einen summarischen Wert der Merkmalsunterschiede und Rassendivergenz darstellt. Von Merkmalen selbst, wie jede Standardabweichung, ist sie abstrahiert und zeigt nicht, welche Merkmale zweier Sippen zusammenpassen und welche nicht; den Grad des Nichtzusammenpassens kann sie nicht zeigen. An zwei günstigen Beispielen wollen wir die Unvollkommenheit der \mathfrak{S} -Methode beweisen. Das Merkmal 14 an der Kurve der Algier-Population weicht $+1,5\sigma$ nach der Plusrichtung ab (Fig. 16). Auf Fig. 17 bei Weibchen der Ägypten-Population ist dasselbe Merkmal 14 nach der Minusseite bis $-1,5\sigma$ abgewichen. Das Merkmal 14 weicht also bei zwei verschiedenen Populationen nach zwei entgegengesetzten Richtungen ab und zeigt eine große Divergenz zwischen den gegebenen Popu-

Tabelle 5

Die Korrelation zwischen den Merkmalsunterschieden bei Palästina- und Ägypten-Weibchen.

In den mit der Diagonale durchgestrichenen Zellen befinden sich die vollkommen zusammenpassenden Merkmale beider Populationen. In den übrigen Zellen sind die divergierenden Merkmale angebracht. Die Merkmalskorrelation ergibt den Korrelationskoeffizienten $r = +74,92 \%$, was eine hohe Merkmalskonvergenz bedeutet.

Palästina ♀♀ Ägypten ♀♀	Palästina ♀♀ — Ägypten ♀♀														
	-4,75	-4,25	-3,75	-3,25	-2,75	-2,25	-1,75	-1,25	-0,75	-0,25	+0,25	+0,75	+1,25	+1,75	
-4,25				13											1
-3,75			18			19									2
-3,25	39				16	21									3
-2,75						22									1
-2,25					37		04 20 24 26								5
-1,75						05		14							2
-1,25					12	33	08	11	23		40				6
-0,75							07 09	03 15 28	17 29 30		35				9
-0,25							10	01 25	27 32			06			6
+0,25									31	02					2
+0,75														36	1
+1,25											34				1
+1,75									38						1
	1	0	1	1	3	5	8	7	8	1	3	0	1	1	40

lationen. Bei der Berechnung der Standardabweichung \mathfrak{S} verschwindet diese Divergenz vollkommen und beide Populationen werden in bezug auf das Merkmal 14 zahlenmäßig ganz die gleichen Unterschiede äußern.

Die Kurven der Merkmalsabweichungen stellen alle Unterschiede und Divergenzen zwischen den untersuchten Populationen ganz richtig dar. Das allgemeine Maß der Merkmalsunterschiedvariation, die Standardabweichung \mathfrak{S} umfaßt aber die Divergenzen nicht vollkommen. Wir sind also gezwungen, unsere Untersuchung zu erweitern.

Man muß noch folgendes hinzufügen. Alle hier festgestellten Divergenzkoeffizienten wurden auf die Korfu-Population bezogen. Sie zeigen nur die Divergenzen aller übrigen Gruppen von dieser Sippe. Um einen Divergenzgrad zwischen z. B. Palästina und Ägypten festzustellen, muß man eine dieser Populationen als Standard annehmen und von diesem von Neuem das „ \mathfrak{S} “ berechnen. Im allgemeinen kann mit Hilfe eines Standards die Populationen, die zur Standardrasse gehören, von allen anderen unterschieden werden; für die weitere Rassendifferenzierung muß als Standard eine andere, nicht zu der ersten Standardrasse gehörende Population genommen werden.

11. Bestimmung des Konvergenzkoeffizienten durch die Korrelation zwischen Merkmalsabweichungen von zwei systematischen Sippen

Aus der eben durchgeführten Analyse der Variation von Merkmalsabweichungen geht hervor, daß die Standardabweichungsmethode noch nicht ganz einwandfrei ist. Obwohl sie die absoluten Unterschiede zwischen den Merkmalen zweier Sippen ausschaltet und damit alle unwesentlichen Größenfluktuationen beseitigt, kann sie jedoch nicht alle Differenzen zwischen den Merkmalen erfassen und zu richtigen Schlüssen führen.

Um alle eben erwähnten Unvollkommenheiten in der Bestimmung der Verwandtschaft zwischen kleinen systematischen Kategorien zu vermeiden, muß die Analyse der Merkmalsvariation noch vertieft werden. Das in dieser Arbeit angenommene Verfahren, mit vielen Merkmalen zu arbeiten, ermöglicht diese Aufgabe zu lösen. Mit Hilfe der Korrelation der Merkmalsabweichungen zwischen zwei Sippen glauben wir die Konvergenzkoeffizienten feststellen zu können. Die Variation der Merkmalsunterschiede nehmen wir wie früher als eine Eigenschaft an, die die entsprechende Population charakterisiert. In der Tab. 5 ist die Korrelation zwischen den Merkmalsabweichungen der Palästina- und Ägypten-Population dargestellt. Wäre die Konvergenz der Merkmale absolut, so würden alle 40 Merkmale sich in den an der Diagonale liegenden Zellen befinden. Das ist aber nicht der Fall. Der Korrelationsexponent, der durch die Bravaische Formel ausgerechnet wurde, ergab +74,92 %. Also, die Konvergenz zwischen der Palästina- und Ägypten-Population ist sehr hoch, aber nicht absolut, d. h. nicht 100prozentig.

Wenn aber die Merkmalsabweichungen zweier Sippen keine Übereinstimmung äußern, so müssen die Merkmale sich ganz zufällig auf alle Zellen des Korrelationsnetzes verteilen. In unseren Untersuchungen über die Konvergenz zwischen den *Epilachna*-Gruppen haben wir nur einzelne Annäherungen an

eine zufällige Verteilung der Merkmale erhalten. Das sind die Korrelationen zwischen Konstantinopel und Kongo-Kasai, Konstantinopel und Kongo-Amadi, Palästina und Kapstadt, Korsika und Kapstadt, Korsika und Kongo-Kasai bei Weibchen. Bei Männchen beobachtet man diese Erscheinung in den Korrelationen zwischen Palästina und Kapstadt.

Meistens ergeben die in Korrelation gebrachten Merkmalsunterschiede einen Übergangsfall zwischen der absoluten Konvergenz und dem vollkommenen Nichtzusammenpassen.

Ebenso wurden alle Korrelationen beliebiger Populationspaare untersucht und die Korrelationsexponenten berechnet. Hier können wir nicht alle Korrelationstabellen (64) anführen. In der Tabelle 6 haben wir alle Korrelationsexponenten der Merkmalsabweichungen von Weibchen und Männchen der 10 *Epilachna*-Populationen zusammengestellt. Man kann den Grad der Verwandtschaft anhand dieser Zahlen folgendermaßen bestimmen. Wir teilen alle Korrelationswerte in drei Gruppen ein. Die erste Gruppe umfaßt alle Fälle,

Tabelle 6

Die Korrelationskoeffizienten (Konvergenzkoeffizienten) der Merkmalsabweichungen bei 9 untersuchten *Epilachna*-Gruppen.

Die auf Weibchen bezogenen Zahlen befinden sich oben rechts, auf Männchen unten links.

	Paläst.	Ägypten	Konst.	Spalato	Algier	Korsika	Kasai	Amadi	Kapst.
Palästina	♂ / ♀	74,92	37,01	18,04	49,93	44,83	30,13	17,17	13,23
Ägypten	85,88	♂ / ♀	48,50	30,51	41,64	30,48	47,54	33,52	17,95
Konstantinopel	45,03	55,39	♂ / ♀	64,61	69,25	72,41	11,79	11,79	28,25
Spalato	28,44	52,23	42,45	♂ / ♀	53,84	38,17	55,45	50,62	48,58
Algier	52,93	56,72	71,10	60,36	♂ / ♀	77,71	28,71	27,03	31,57
Korsika	45,39	44,42	68,16	55,36	77,14	♂ / ♀	14,81	18,11	13,19
Kongo—Kasai	36,88	58,12	33,40	38,10	51,71	35,31	♂ / ♀	80,77	25,08
Kongo—Amadi	48,18	48,67	18,17	69,20	37,85	27,01	91,73	♂ / ♀	26,07
Kapstadt	13,76	27,98	45,75	50,39	55,19	39,16	49,11	29,56	♂ / ♀

bei denen die Korrelation höher ist als 50 %. Das sind die Verhältnisse zwischen den Weibchen von: Palästina und Ägypten, Konstantinopel und Spalato, Konstantinopel und Algier, Spalato und Algier, Algier und Korsika, Spalato und Kongo-Kasai, Kongo-Kasai und Kongo-Amadi; bei den Männchen: Konstantinopel und Spalato, Spalato und Kongo-Kasai.

In der zweiten Gruppe befinden sich alle Korrelationen, die von 25 % bis 50 % bewertet werden. Diese Gruppe umfaßt die größte Zahl der Korrelationen. Wir brauchen nicht alle diese Korrelationen einzeln aufzuzählen. Man findet sie in der Tabelle 6.

Zur dritten Gruppe gehören die Korrelationen, die mit den niedrigsten Korrelationskoeffizienten bewertet sind, von 0—25 %. Diese niedrigen Werte beobachtet man bei den Weibchen von Palästina und Spalato, Konstantinopel und Kongo-Kasai, Korsika und Kongo-Kasai, Palästina und Kongo-Amadi, Konstantinopel und Kongo-Amadi, Korsika und Kongo-Amadi, Palästina und Kapstadt, Ägypten und Kapstadt, Korsika und Kapstadt. Bei Männchen: Palästina und Kapstadt, Konstantinopel und Kongo-Amadi.

Wir wollen schließlich besonders die auffallenden Fälle betonen und vor allem auf eine sehr hohe Korrelation zwischen beiden zentralafrikanischen Populationen und auf eine merkwürdige Konvergenz der Spalato-Population mit den beiden Kongorassen und der Kapstadt-Form hinweisen.

12. Bestimmung der Zugehörigkeit einzelner Individuen zur Sippe

Für die Systematik ist diese Frage von besonderer Bedeutung, denn jeder Systematiker hat immer mit der Bestimmung einzelner Individuen zu tun. Die Benutzung der gewöhnlichen systematischen Bestimmungsmethoden ist bei den kleinen systematischen Einheiten meist nicht anwendbar, weil die Unterschiede zwischen ihnen immer quantitativ und transgredierend sind. Die von Heincke vorgeschlagene Methode (1898) ist nicht einwandfrei. Wir haben schon darauf hingewiesen.

Wir wollen jetzt ganz kurz eine neue Methode beschreiben, mit deren Hilfe man die Zugehörigkeit des Individuums zur Sippe sicherer bestimmen kann. Die Methode stellt eine Konsequenz aus den oben entwickelten Vorstellungen dar. Einige Beispiele sollen uns in das Problem einführen. Es wurden zuerst zwei Exemplare (N 8 und N 19) aus den von uns gemessenen Weibchen der Korfu-Population ganz zufällig herangezogen und ihre 40 Merkmale von den Mittelwerten derselben Merkmale der Korfu-Population subtrahiert. Die Merkmalsabweichungen von den Durchschnittswerten wurden durch die Standard-Sigmen dividiert. Auf Fig. 20 ist die Variation der Merkmalsabweichungen des Weibchens N 19 in Kurvenform (ebenso wie früher in Kapitel 10 gezeigt wurde) dargestellt. Ein anderes Exemplar, N 8, wurde ebenso bestimmt. Die beiden Kurven scheinen, abgesehen von kleinen Störungen, normal zu sein. Die Standardabweichungen beider Merkmalsvariationen (S) sind klein. Bei N 8 ist $S = \pm 0,64 \sigma$, bei N 19 $S = \pm 0,93 \sigma$. Das durchschnittliche Variationsmaß aller Merkmale beider Individuen ist also geringer als die Variation jedes einzelnen Merkmals innerhalb der Sippe.

Man könnte die Variation eines beliebigen anderen Korfu-Individuums ebenso untersuchen, um als Folge dasselbe Resultat, die geringe Variationsbreite, eine bestimmte Kurvenform und eine kleine Standardabweichung S (eine Bruchzahl) zu bekommen. Wir können also behaupten, daß die Variation der Merkmalsabweichungen des einzelnen Individuums von den Mittelwerten seiner Sippe gering ist und immer eine Standardabweichung (\mathfrak{S}) ergibt, die kleiner als 1 Sigma ist. Die letzte Behauptung soll eingehender erklärt werden. Bei oberflächlicher Betrachtung kann es den Anschein erwecken, als ob die Merkmale des Individuums sich zufällig kombinieren, d. h. ein bestimmtes Merkmal bei einem Individuum entwickelt sich nach der Plusrichtung von den Mittelwerten der Sippe, ein anderes nach der Minusrichtung. Diese scheinbar zufällige Kombination der Merkmale beim Individuum ist aber keineswegs absolut zufällig. Alle meßbaren Merkmale des Individuums sind miteinander und mit der Körpergröße überhaupt mehr oder weniger stark korrelativ verbunden. Bei einem kleinen Individuum kombinieren sich nur die kleinsten Merkmale, bei einem großen nur die größten. Infolge-

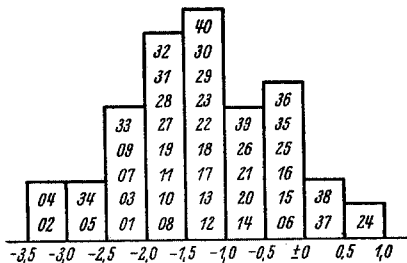


Fig. 20.

Die Variation der Merkmalsabweichungen eines zufällig entnommenen Weibchens der Korfu-Population von den Durchschnittswerten der Korfu-Weibchen. Die charakteristischen Werte dieser Variation sind: $M = -1,19 \sigma$ und $\mathfrak{S} = \pm 0,93 \sigma$.

dessen kann die zufällige Kombination sich nicht verwirklichen. In der Kombinierung der Merkmale bei jedem Individuum manifestiert sich dieselbe Gesetzmäßigkeit, die von uns an der in dieser Arbeit beschriebenen Verteilung des Pigments auf 6 Elytrenflecken bei *Epilachna* gezeigt wurde. Jedes Individuum äußert in der Entwicklung seiner Merkmale eine Tendenz, die in der Beschränkung des Zufalls besteht. Infolgedessen ist die Variation jedes Merkmals einer Sippe immer größer als die Variation der Merkmalsabweichungen eines Individuums dieser Sippe. Und weil wir die Variationsbreite des Merkmals innerhalb der Sippe mit einer bestimmten Variationsmaßeinheit σ und die Variationsbreite der Merkmalsabweichungen mit einer analogen Größe \mathfrak{S} ausdrücken, muß σ größer als \mathfrak{S} sein, denn die Merkmalsabweichungen des Individuums sind durch die entsprechenden Sigmen (σ) der Sippe dividiert. Und nur bei den von der Körpergröße unabhängigen Merkmalen (Zahlmerkmale, Winkel) kann \mathfrak{S} gleich und manchmal sogar größer als σ sein. Aber auch in diesem Falle muß sich \mathfrak{S} sehr wenig von 1 unterscheiden.

Nun wollen wir sehen, wie sich die Merkmale des Individuums verhalten, das zu einer anderen Sippe gehört. Dazu ziehen wir auch ganz zufällig zwei

Weibchen N 6 und N 20 der Spalato-Population heran. Die Variation der Merkmalsabweichungen von den Mittelwerten des Standards des Weibchens N 20, ist auf Figur 21 dargestellt. Obwohl die Verschiebung der Merkmalsunterschiede geringer ist als im ersten Falle, ist die Variationsbreite größer und die Verteilung der Merkmalsabweichungen unregelmäßiger. Die beiden letzten Kurven sind zweigipfelig und dementsprechend steigt die Standardabweichung \mathfrak{S} bedeutend: bei N 6 ist $\mathfrak{S} = \pm 1,30 \sigma$, bei N 20 $\mathfrak{S} = \pm 1,62 \sigma$. Diese Erhöhung der Variation ist wohl verständlich und hängt von der Summierung zweier Größen ab, von der individuellen Variation und von der Divergenz zwischen den beiden Populationen Korfu und Spalato. Bezeichnet man die Standardabweichung des Individuums innerhalb der Sippe mit \mathfrak{S}_i ($i = \text{Individuum}$) und die für die Divergenz zwischen zwei Sippen charakteristische Standardabweichung mit \mathfrak{S}_p ($p = \text{Population}$),

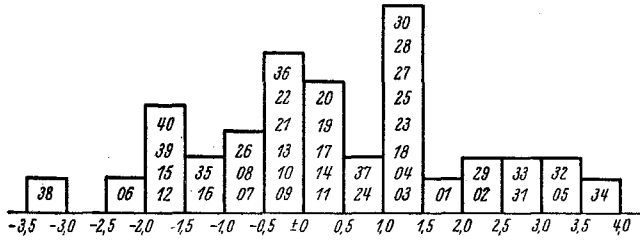


Fig. 21. Die Variation der Merkmalsabweichungen eines Weibchens der Spalato-Population von den Durchschnittswerten von Korfu. $M = + 0,375 \sigma$; $\mathfrak{S} = \pm 1,62 \sigma$.

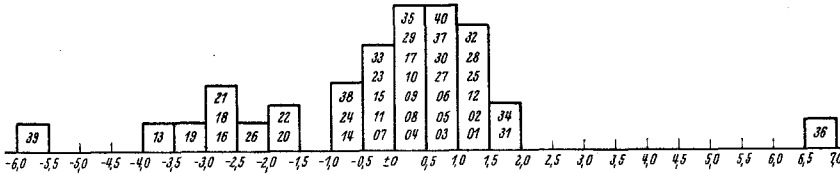


Fig. 22. Die Variation der Merkmalsabweichungen eines Weibchens der Ägypten-Population vom Standard. $M = -0,14 \sigma$, $\mathfrak{S} = \pm 1,996 \sigma$.

dann kann man den Abweichungsgrad des Individuums von der fremden Sippe mit der Summe beider Standardabweichungen ausdrücken: $\mathfrak{S}_{pi} = \mathfrak{S}_i + \mathfrak{S}_p$. Die zahlenmäßige Bedeutung dieser Größe muß, wie aus der eben angeführten Definition folgt, normalerweise immer höher als 1 sein.

Eine weitere Erhöhung der Merkmalsunterschiede bekommt man, wenn man einzelne Individuen von einer weiter divergierenden Sippe, z. B. von Ägypten, ebenso untersucht. Die Merkmalsunterschiede von einem Weibchen N 4 dieser Gruppe sieht man auf der Fig. 22. Das Weibchen N 4 variiert in Grenzen von $-6,0 \sigma$ bis $+7,0 \sigma$. Die durchschnittliche Verschiebung ist negativ $= -0,14 \sigma$. Die Standardabweichung $\mathfrak{S} = \pm 1,99 \sigma$. Das Weibchen N 74 variiert etwas geringer, obwohl es eine größere Verschiebung vom Standard äußert ($-3,0 \sigma$). Die Variationsbreite ist $-6,5 \sigma$ bis $+2,0 \sigma$. Die Standardabweichung ist $\mathfrak{S} = \pm 1,66 \sigma$. Die letzte Größe nähert sich zum \mathfrak{S} des Weibchens N 20 aus der

Spalato-Population. Diese zahlenmäßige Annäherung ist aber nicht so zu verstehen, daß die zwei Weibchen, eins aus Spalato, das andere aus Ägypten, nahe verwandt sind. Die richtige Verwandtschaft zwischen den beiden Weibchen kann man nur dann feststellen, wenn man sie mit den Mittelwerten der Merkmale der Spalato- oder Ägypten-Gruppe vergleicht. Die nach der oben beschriebenen Methode abgeleiteten Standardabweichungen (\mathfrak{S}) beider Weibchen von Spalato-Durchschnittswerten haben ergeben: beim Weibchen aus Spalato $\mathfrak{S} = \pm 0,94 \sigma$, aus Ägypten $\mathfrak{S} = \pm 1,90 \sigma$.

Aus der durchgeführten Analyse der Merkmalsabweichungen einzelner Individuen innerhalb bzw. außerhalb der Sippe geht klar hervor, daß die Zugehörigkeit des Individuums zur Sippe durch die kleine und regelmäßige Variation der Merkmalsabweichungen von den Durchschnittswerten der Sippe und durch die auffallende Standardabweichung \mathfrak{S} , die immer eine Bruchzahl (abgesehen von besonders besprochenen Fällen) sein muß, anerkannt werden kann. Umgekehrt ist die Fremdheit des Individuums durch die unregelmäßige, zweigipfelige usw. Variation der Merkmalsunterschiede und durch das \mathfrak{S} , daß größer als 1σ ist, gekennzeichnet.

Die \mathfrak{S} -Methode hat deshalb einen Vorteil gegenüber der Methode von Heincke, weil man mit Hilfe dieser in der Bestimmung der Zugehörigkeit des Individuums eine absolute Grenze der Variationsbreite der Merkmalsunterschiede findet. Die Summe der Quadrate der Abweichungen in der Heineschen Methode hat aber nur eine rein relative Bedeutung.

IV. Allgemeine Ergebnisse der Phänoanalyse von *Epilachna chrysom.*

13. Einteilung der *Epilachna*-Gruppen in systematische Kategorien

Die Spezies zerfällt, wie uns die Beobachtung lehrt, in kleinere und einfachere taxonomische Kategorien. Wir unterscheiden innerhalb der Art die geographischen Rassen und innerhalb der letzten die Populationen. Die Population ist die letzte natürliche systematische Einheit, mit der die Systematik zu tun hat.

Unter Population verstehen wir eine solche genotypisch heterogene Gemeinschaft der Lebewesen, die durch freie und tatsächlich sich realisierende Kreuzung zwischen den Individuen entsteht und sich fortpflanzt. Die einzelnen Individuen in der Population sind infolge der panmiktischen Beschaffenheit der letzteren mehr oder weniger miteinander verwandt. Jedes Individuum innerhalb der Population bildet eine zufällige und inkonstante Kombination der für die Population charakteristischen Gene. Jede solche Kombination der Gene ist individuell und zerfällt bei der Nachkommenschaft. Die Verbreitungsgrenzen der Populationen brauchen nicht genau bestimmbar zu sein, denn die Populationen stellen innerhalb der Rasse eine kontinuierliche Variationsmannigfaltigkeit dar. Die in einer Population entstandenen Gene können mehr oder weniger schnell in andere Populationen diffundieren. Jede Population ist aber durch bestimmte Konzentration der Gene charakterisiert. Die Unter-

schiede zwischen den Populationen sind meistens quantitativ und transgredierend. Die örtliche Entfernung bestimmt zum Teil den Divergenzgrad zwischen ihnen.

Die Rasse ist durch Isolation, natürliche Auslese und dadurch bedingte Anpassung ans äußere Milieu charakterisiert. Die freie Kreuzung zwischen den Individuen aus zwei Rassen ist physiologisch möglich, sie ist aber in der freien Natur durch äußere Hindernisse eingeschränkt. Einige, meist selektionistisch wichtige Gene können im Isolationszustande den Konzentrationsgrad erreichen, bei dem sie homozygot werden. Die geographischen Rassen sind deshalb durch gewisse Konstanz der Merkmalsgruppen charakterisiert.

Die Art ist durch eine endogene Isolation, die als Folge einer tiefen Genotypenänderung entstanden ist, charakterisiert. Kreuzungen zwischen Arten können deshalb nicht in der freien Natur stattfinden. Die oft unternommenen experimentellen Artkreuzungen haben entweder eine vollkommene Sterilität oder verschieden starke Störungen bei der Nachkommenschaft ergeben. Die genotypische Divergenz zwischen den Arten betrifft nicht nur einzelne auffallende (von Systematikern als Artmerkmale bezeichnet), sondern meistens viele verschiedene Merkmale. Jede Art ist deshalb durch die spezifische Kombination ihrer Merkmale charakterisiert.

Das allgemeine Prinzip, auf dem unsere Vorstellung über Individuum, Population, Rasse und Art beruht, besteht darin, daß jedes Individuum in einer einheitlichen Sippe, abgesehen von der Körpergrößenvariation, nach einem bestimmten Plan gebaut ist und alle Organe, Körperteile und einzelne Merkmale des Individuums sich in einer bestimmten und für die Sippe charakteristischen Koordination befinden. Die Rassen- bzw. Artbildung bedeutet eine Störung der ursprünglichen Merkmalskoordination und Änderung des Körperbauplanes, die bei ihrer späteren Stabilisierung zu einem neuen harmonischen Typus führt.

Anhand der von uns analysierten *Epilachna*-Populationen kann man folgende Beziehungen zwischen Individuum, Population, Rasse und Art feststellen. Innerhalb einer einheitlichen Population ist die Variation der Merkmalsunterschiede des Individuums von den Mittelwerten der Population (Kombination der Merkmale des Individuums aus den Populationsmerkmalen) beschränkt und im Falle der meßbaren Merkmale immer geringer als die normale Fluktuation der einzelnen Merkmale der Population. Infolgedessen ist \mathcal{E}_i kleiner als $\pm 1 \sigma$.

Die Variation der Merkmalsunterschiede eines Individuums von den Durchschnittswerten einer anderen Population ergibt eine Erhöhung der Merkmalschwankung und dementsprechend des \mathcal{E}_{pi} (p_i bedeutet ein Individuum aus einer fremden Population). Diese Erhöhung ist ein Resultat der Summierung zweier verschiedener Größen \mathcal{E}_i und \mathcal{E}_p . Die erste ist meistens die von außen hervorgerufene Fluktuation, die zweite ist vornehmlich genotypisch bedingt. Bei der Auswertung der Divergenz evtl. Konvergenz zwischen den systematischen Kategorien muß deshalb die erste Größe vollkommen ausgeschaltet werden.

Die Variation der Merkmalsunterschiede eines Individuums aus einer anderen Rasse ergibt selbstverständlich die weitere Steigerung des \mathcal{E}_{ri} , denn dieses \mathcal{E}_{ri} besteht aus zwei Größen, \mathcal{E}_i und \mathcal{E}_r ; \mathcal{E}_r ist dabei größer als \mathcal{E}_p .

Diese Analyse bis auf die Art durchzuführen, ist heute noch nicht möglich. Die Verhältnisse zwischen den Arten innerhalb einer Gattung oder auch in einer verwandten Artgruppe wurden noch nicht untersucht.

Es entsteht nun die Frage, ob wir schon jetzt imstande sind, die kleinen systematischen Kategorien durch die Divergenz- und Konvergenzkoeffizienten zu definieren. Die Aufgabe besteht praktisch in der Abgrenzung der Rasse einerseits von der Population und andererseits von der Art. Bei *Epilachma* können wir folgende zahlenmäßige Verhältnisse vorläufig annähernd annehmen.

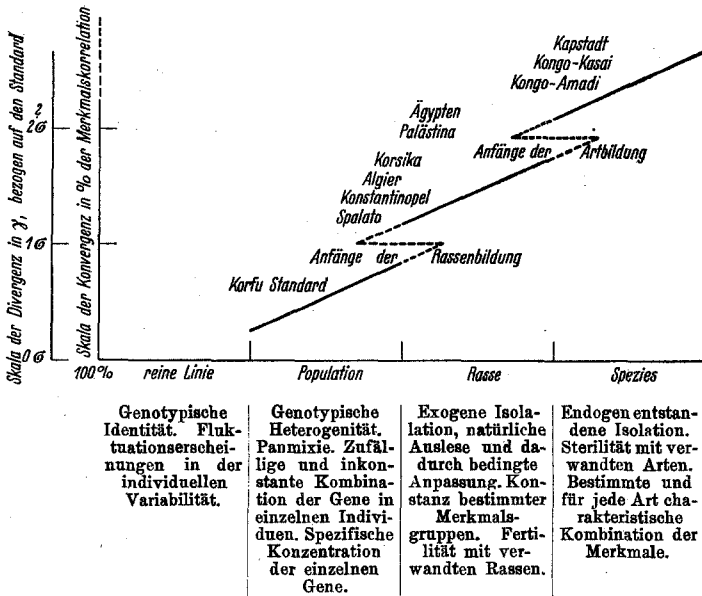


Fig. 23. Schema. Die Unterschiede zwischen den kleinen systematischen Kategorien, Abstufung der Divergenz zwischen ihnen und Einteilung der *Epilachma*-Gruppen in systematische Kategorien.

1. Die Variation der mittleren Merkmalsunterschiede einer Population vom Standard ist der eines Individuums innerhalb seiner Population ähnlich und ergibt die Standardabweichung \mathcal{S}_p , die zwischen 0 und $\pm 1 \sigma$ schwankt (Fig. 16 und 20).

2. Die Variation der mittleren Merkmalsunterschiede einer Rasse vom Standard ist derselben eines Individuums aus einer fremden Population ähnlich und ergibt \mathcal{S}_r , welches etwa von ± 1 bis $\pm 2 \sigma$ schwankt (Fig. 17 und 21).

3. Die Variation der mittleren Merkmalsunterschiede einer Art vom Standard ist noch nicht genügend untersucht und wir können noch keine zahlenmäßige Definition geben.

Die Divergenzabstufungen der kleinen systematischen Kategorien sind schematisch auf Fig. 23 dargestellt. Auf der horizontalen Achse sind vier verschiedene taxonomische Kategorien angeführt, reine Linien, Populationen,

Rassen und Arten. Unten sind ihre charakteristischen Definitionen angegeben. Die zwei parallel gezeichneten Ordinaten stellen die Skalen der Divergenz in Sigmen des Standards und die der Konvergenz in Prozenten der Merkmalskorrelation dar. Die zickzackartige Linie stellt die Unterschiede zwischen den systematischen Kategorien dar. Die Zickzacke selbst bedeuten die Transgression zwischen der Population und Rasse, und zwischen Rasse und Art. Diese Transgressionen können wir als Anfänge der Rassen- und Artbildung bezeichnen. Die *Epilachna*-Gruppen befinden sich auf bestimmten Stellen des Schemas entsprechend ihrer Divergenz und Konvergenz. Alle Mittelmeer-Populationen können wir in bezug auf Korfu-Population als Anfänge geographischer Rassen bezeichnen. Das \mathcal{S}_p bei ihnen schwankt immer um $\pm 1 \sigma$. Die Populationen Palästina und Ägypten sind, bezogen auf Korfu, richtige geographische Rassen, d. h. Subspezies. Die Kreuzungsexperimente an diesen zwei *Epilachna*-Gruppen gehen konform mit dieser Definition. Sie haben immer normale Nachkommenschaft ergeben. Die durch die Korrelation der Merkmalsunterschiede erhaltenen Konvergenzkoeffizienten ergeben auch höhere Werte zwischen den Populationen innerhalb jeder der zwei Rassen und eine Senkung des Wertes zwischen den Vertretern von beiden Rassen.

Die zwei zentralafrikanischen Populationen Kongo-Kasai und Kongo-Amadi zeigen einen höheren Grad der Divergenz vom Standard. Die Kurven der Merkmalsabweichungen sind bei beiden Populationen deutlich zweigipfelig. Das bedeutet, daß die beiden Populationen artmäßig von der typischen *Epilachna*-Form abweichen. Die Konvergenzkoeffizienten mit den Mittelmeer-Populationen sind meistens niedrig. Das \mathcal{S} ist aber noch nicht genügend hoch, um sie zu einer anderen Art rechnen zu können. Leider haben wir bis jetzt kein einziges lebendiges Individuum aus Zentralafrika und können deshalb nicht diese Gruppe experimentell analysieren und endgültig ihre systematische Kategorie bestimmen.

Eine größere Schwierigkeit entsteht bei der Bestimmung der südafrikanischen Form Kapstadt. Die Variation der Merkmalsunterschiede vom Standard hat bei dieser Gruppe keine normale binomiale Kurve ergeben. Die Kurve ist exzessiv, asymmetrisch und zweigipfelig. Die Standardabweichung \mathcal{S} ist trotzdem ziemlich niedrig. Der Konvergenzkoeffizient mit den mediterranen Populationen ist dagegen immer sehr niedrig, abgesehen von der Spalato-Population. Die Konvergenz mit den zentralafrikanischen Formen steigt aber auffallend. Diese Form ist weiter, wie die Kreuzungsexperimente von Zimmermann ergeben haben, mit der mediterranen Form steril. Auf Grund dieser Experimente hat Zimmermann diese Form als eine andere Art *Epilachna capensis* Thunberg bestimmt. Die Phänoanalyse hat aber gezeigt, daß die Unterschiede zwischen *chrysomelina* und *capensis* noch nicht genügend groß sind, um die südafrikanische Form auf Grund morphologischer Merkmale als eine andere Spezies von *chrysomelina* trennen zu können. *Epilachna capensis* kann anhand der morphologischen Merkmale als Endglied oder extremste divergierende Form der *Epilachna chrysomelina* betrachtet werden. Wir sind leider noch nicht imstande, die weiteren, planmäßig organisierten Kreuzungsexperimente zwischen verschiedenen, geo-

Populationen.	Divergenz.	Konvergenz.		Fleckenachsenlage.		
	σ	maxim.	min.	M	Mi.	Ma.
Korfa	von Standard	Standard		2 - 92,02°	(73° - 118°)	
				3 - 85,48°	(55° - 100°)	
				5 - 97,38°	(90° - 108°)	
Palästina	1,225	Agypt 74,92	Epal. 18,04	2 - 104,89°	(91° - 121°)	
		Algier 49,93	Amadi 17,17	3 - 63,21°	(48° - 84°)	
		Korsit 44,83	Kapst. 13,23	5 - 75,84°	(45° - 99°)	
Konstantinopel	0,995	Korsit 72,41	Kasai 11,77	2 - 90,40°	(64° - 115°)	
		Algier 69,25	Amadi 11,79	3 - 74,38°	(52° - 91°)	
		Epal. 64,61	Kapst. 28,25	5 - 94,72°	(85° - 112°)	
Agypten	1,353	Paläst 74,92	Kapst. 17,45	2 - 97,00°	(51° - 150°)	
		Konst. 48,50	Epal. 30,51	3 - 69,22°	(46° - 91°)	
		Kasai 47,54	Korsit 30,48	5 - 82,89°	(66° - 96°)	
Epalato	0,88	Konst. 64,40	Paläst 18,04	2 - 85,67°	(59° - 98°)	
		Kasai 55,45	Agypt 30,51	3 - 85,89°	(63° - 111°)	
		Algier 53,84		5 - 97,60°	(88° - 112°)	
		Kapst. 48,58				
Korsita	1,07	Konst. 72,41	Kasai 14,81	2 - 103,24°	(82° - 130°)	
		Algier 77,71	Amadi 18,11	3 - 82,37°	(53° - 107°)	
		Paläst 44,83	Kapst. 13,19	5 - 95,68°	(85° - 106°)	
Algier	0,92	Korsit 77,71	Kasai 28,71	2 - 92,06°	(56° - 110°)	
		Konst. 69,25	Amadi 27,03	3 - 83,39°	(56° - 123°)	
		Epal. 53,84	Kapst. 31,53	5 - 93,90°	(72° - 114°)	
Kapstadt	1,227	Epal. 48,58	Paläst 13,23	2 - 74,45°	(56° - 89°)	
		Algier 31,57	Agypt 17,95	3 - 95,04°	(69° - 126°)	
		Konst. 28,25	Korsit 13,19	5 - 98,19°	(81° - 117°)	
Kongo Kasai	1,432	Amadi 80,77	Konst. 11,77	2 - 92,20°	(68° - 116°)	
		Epal. 55,45	Korsit 14,81	3 - 96,10°	(72° - 121°)	
		Agypt 47,54	Kapst. 25,08	5 - 92,50°	(83° - 113°)	
Kongo Amadi	1,234	Kasai 80,77	Paläst 17,17	2 - 94,83°	(73° - 117°)	
		Epal. 50,62	Konst. 11,79	3 - 96,50°	(74° - 115°)	
			Korsit 18,11			
			Kapst. 25,08	5 - 99,64°	(85° - 119°)	

Fig. 24. Synoptische Tafel, die anhand der einzelnen untersuchten Merkmale die Verwandtschaft für *Epilachna*-Rassen dienen kann. Es sind hier die folgenden diagnostisch wichtigen Werte der Merkmalsunterschiede bedeuten. 2. Die maximalen und minimalen Konvergenzkoefficienten. 3. Die Fleckenachsenlagen von 3 variablen Flecken 2, 3 und 5. Es sind die Durchrichtungen der drei Fleckenachsen dargestellt. 4. Die charakteristischen Reihenfolgen der tendenzkurven der 6 Elytrenflecke schematisch dargestellt. Auf jeder einzelnen Form auf der senkrechten Achse und c) die Änderung der Form mit der Größenzunahme, die Form bedeutet die längsovale, nach unten die querovale Form. Die unten oder oben bei jeder Fleckes, also den Breiten-Längen-Index.

Reihenfolge der Fleckengröße	Formtendenzkurven der Flecke					
	1	2	3	4	5	6
	0,913 	 1,143	 1,148	 0,728	 1,162	 1,268
	 0,953	 1,097	 1,560	 0,718	 1,105	 1,284
	 0,939	 1,200	 1,287	 0,665	 1,219	 1,339
	 0,969	 0,902	 1,577	 0,752	 0,911	 1,290
	 0,917	 1,305	 1,233	 0,738	 1,257	 1,307
	 1,003	 1,192	 1,291	 0,696	 1,210	 1,233
	 0,968	 1,175	 1,210	 0,682	 1,075	 1,332
	 0,916	 1,476	 1,120	 0,735	 1,241	 1,379
	 0,870	 1,410	 1,359	 0,811	 1,320	 1,225

schaft bzw. Divergenz zwischen den *Epilachna*-Gruppen zeigt und als Bestimmungstabelle und Merkmale zusammengestellt. 1. Divergenzkoeffizienten \mathcal{S} , die die Standardabweichungen zienten, die die Merkmalskorrelationen zwischen verschiedenen *Epilachna*-Gruppen dar- schnitts-, minimalen und maximalen Abweichungen und Schemata der durchschnittlichen Fleckengröße für jede einzelne *Epilachna*-Gruppe. 5. In den fünften Spalten sind die Form- tendenzkurve sieht man a) die Größe des Fleckes auf der wagerechten Achse, b) die Form- tendenz, auf der Kurve. Die Abweichung der Kurve nach oben von der wagerechten Achse Figur stehenden Zahlen bedeuten das mittlere Verhältnis zwischen Breite und Länge des

graphisch isolierten Gruppen durchzuführen, um die Blutsverwandtschaft zwischen ihnen festzustellen. Es ist vor allem durchaus notwendig, die Kreuzungsexperimente zwischen der zentralafrikanischen Form einerseits mit mediterranen Rassen und andererseits mit der Form *capensis* durchzuführen.

Die Verwandtschaftsbeziehungen und die Differenzen zwischen den *Epilachna*-Gruppen stellen wir in einer synoptischen Tafel dar, die man als Bestimmungstabelle für die *chrysomelina*-Gruppe gebrauchen kann (Abb. 24). In dieser Tafel wurden nur die charakteristischen Merkmale zusammengestellt, und zwar: 1. Die Divergenzkoeffizienten \mathfrak{S} , 2. Die maximalen und minimalen Konvergenzkoeffizienten, 3. Die Richtungen der Fleckenachsen von drei variableren Flecken II, III und V. 4. Die Reihenfolgen der Fleckengrößen und 5. Die Formtendenzkurven der 6 Elytrenflecke.

14. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden 10 *Epilachna*-Populationen phänoanalytisch untersucht. Die zur Analyse herangezogenen *Epilachna*-Populationen umfassen nicht das ganze Areal dieser Art. Mehr oder weniger gut sind die Mittelmeergebiete besiedelnden Populationen repräsentiert. Aus der afrikanischen Bevölkerung wurden nur die Vertreter aus den drei wichtigsten zoogeographischen Gebieten, aus Nord-, Zentral- und Südafrika, hinzugefügt. In der Analyse fallen die Formen aus Kleinasien, Persien usw. vollkommen aus.

1. In der Arbeit wurde gezeigt, daß die Verbreitung der *Epilachna* von der Temperatur abhängig ist. Die mittlere Juliisotherme von etwa $+25^{\circ}$ und die mittlere Januartemperatur von etwa $+5^{\circ}$ bestimmen die nördliche Verbreitungsgrenze der *Epilachna* (Fig. 1).

2. In der Analyse wurden zwei wichtige Fragen der Rassenentstehung, die Divergenz und Konvergenz phänoanalytisch untersucht. Dabei wurden Methoden benutzt, die teilweise neu beschrieben sind. Für das Charakteristikum der *Epilachna*-Populationen wurden nicht einzelne auffallende Merkmale, sondern eine Reihe von verschiedenen meßbaren Merkmalen benutzt.

3. Die Divergenz der Merkmale einzelner Populationen wurde graphisch dargestellt (Profilmethode (Fig. 3)).

4. Die Merkmalskomplexe wurden mit besonderen Methoden einzeln eingehend analysiert.

a) Die Analyse der Variation der Elytrenfleckengröße führte zu dem Schluß, daß die Verteilung des Pigments auf 6 Elytrenflecken gerichtet ist und daß jede Population sich durch eine eigenartige Gerichtetheit charakterisiert (Fig. 5, 6, 7 u. 8).

b) Die Variation der Fleckenlage wurde durch das Messen der Entfernung der Fleckenzentren vom Prothorax und der Naht bestimmt. Die auf Grund der gewöhnlichen, variationsstatistischen Berechnung erhaltenen Mittelwerte und Variationsbreiten der Fleckenlage haben ermöglicht, die individuelle und rassenmäßige Variation dieser Eigenschaften zu vergleichen. Die Ergebnisse sind: die rassenmäßige Fleckenverschiebung ist meistens geringer als die individuelle Variation. Nur die Gruppen Kapstadt, beide Kongo und seltener Palästina und

Ägypten weisen größere Verschiebungen auf. Z. B. die Lage des Fleckes II bei Kasai, Amadi und Kapstadt, des Fleckes III bei Kapstadt, des Fleckes IV bei Ägypten und Kapstadt, des Fleckes V bei Amadi und Kapstadt (Fig. 9, 10).

c) Mit dem Okular-Goniometer von Zeiss wurden die Fleckenachsenwinkel gemessen. Die Ergebnisse der variationsstatistischen Analyse sind: die Fleckenachsenlage ist keine alternative Eigenschaft. Die Variationskurven bestimmter Flecke bei verschiedenen Populationen sind immer transgredierend. Doch zeigen die Flecke II, III und V eine eigenartige mittlere Richtung der Achsenlage bei manchen Populationen (Fig. 11 u. 12). Die einzelnen Besonderheiten in der Variation dieser Eigenschaft bringen wir in einer synoptischen Tafel (Fig. 24).

d) Die Form der Flecke wurde durch das Messen und durch die variationsstatistische Berechnung der Fleckenbreite und Fleckenlänge bestimmt. Die drei Formeigenschaften: die Größe, das Verhältnis zwischen Breite und Länge (die Form selbst) und die Formvariationstendenz wurden mit Hilfe von Formtendenzkurven analysiert. Diese Methode läßt nämlich nicht nur die drei elementaren Formeigenschaften unterscheiden, sondern auch die zwei Variationsarten, die nicht erblichen Fluktuationen und die rassenmäßigen evtl. erblichen Formänderungen, was bei der Rassendiagnose von großer Bedeutung ist (Fig. 13, 14 u. 15).

5. Alle einzeln analysierten Eigenschaften und Merkmalskomplexe wurden für die Bestimmung der morphologischen Verwandtschaft zwischen den *Epilachna*-Populationen herangezogen. Die Bestimmung der Verwandtschaft ist von zwei Seiten durchgeführt worden: erstens als Bestimmung der Divergenz und zweitens als die der Konvergenz zwischen den *Epilachna*-Gruppen. In der Bestimmung der Verwandtschaft wurden die absoluten Merkmalsunterschiede zwischen den Populationen vollkommen ausgeschaltet, denn sie können bekanntlich ebensogut von äußeren Umständen als auch von erblichen Anlagen hervorgerufen werden. Die für die Bestimmung der Divergenz bzw. Konvergenz gebrauchten Methoden stützen sich ausschließlich auf die Variation der Merkmalsabweichungen vom Standard. Auf diese Weise tritt besonders deutlich die Art und der Grad der morphologischen Divergenz der untersuchten Sippen zutage.

6. Die Variation der Merkmalsabweichungen stellen wir in Kurven (Polygonen) dar. An der Abszisse dieser Kurve sind zwei wichtige Punkte zu unterscheiden, ein Nullpunkt, der die Mittelwerte des Standards bedeutet, und die in Sigma des Standards ausgedrückte mittlere Merkmalsabweichung der gegebenen Population (Media der gewöhnlichen Häufigkeitskurven). Die Kurve selbst bedeutet nicht die Häufigkeit der Individuen in bezug auf eine bestimmte Eigenschaft, sondern die Häufigkeit der vom Standard abweichenden Merkmale der zu untersuchenden Population. Deshalb kann man an die Ordinate der Kurve die Merkmale selbst anbringen. (Die Merkmale sind mit Ziffern bezeichnet.) Den Grad der Variation der Merkmalsabweichungen drücken wir durch die Standardabweichung aus und bezeichnen sie gegenüber dem gewöhnlichen Sigma (σ) mit dem deutschen großen \mathcal{S} . Diese Größe bedeutet den mittleren Variationsgrad der Merkmalsabweichungen (Körperdisproportionen) und kann als durchschnittliches Maß für die Divergenz bei der Bestimmung der Verwandtschaft dienen (Fig. 16, 17, 18).

7. Die Konvergenz zwischen den *Epilachna*-Gruppen wurde mit Hilfe der Korrelation der Merkmalsabweichungen zweier Sippen bestimmt. Mit dieser Methode wurde die Möglichkeit gegeben, die Merkmale zweier Sippen in die Korrelation unmittelbar hineinzubringen, was auf dem gewöhnlichen variationsstatistischen Wege vollkommen unmöglich ist. In der Korrelationstabelle der Merkmalsabweichungen sind nicht die Individuen, bezogen auf zwei, bzw. drei Argumente zusammengestellt, um die Beziehung zwischen ihnen festzustellen, sondern das Zusammenpassen der Merkmale zweier Sippen berücksichtigt. In der Korrelationstabelle ist deshalb nicht die Zahl der Individuen, die bestimmte Werte zweier Merkmale zeigen, sondern die Zahl der Merkmale, die diese oder jene Abweichung vom Standard aufweisen, angegeben. Die Merkmale bezeichnen wir wie oben mit bestimmten Zahlen. Der Korrelationskoeffizient bedeutet in diesem Fall den Grad des Zusammenpassens der Merkmale, oder anders gesagt, die Konvergenz der Merkmale zweier Sippen (Tab. 5 und 6).

8. Mit Hilfe der in dieser Arbeit entwickelten Methoden kann man noch eine wichtige Frage, die Zugehörigkeit des Individuums zur Sippe, lösen. Dazu sind die Kurven der Merkmalsabweichungen und der \mathcal{S} -Methode von Nutzen. Die Resultate dieser Analyse sind: die Variation der Merkmalsunterschiede eines Individuums von den Mittelwerten seiner Sippe ist gering und ergibt die Standardabweichung \mathcal{S}_i , die immer kleiner als $\pm 1 \sigma$ ist. Die Fremdheit des Individuums kann umgekehrt durch die breite, unregelmäßige Kurvenform und durch das \mathcal{S} , das immer größer als $\pm 1 \sigma$ ist, erkannt werden (Fig. 20, 21 und 22).

9. Nach der Phänoanalyse der *Epilachna*-Gruppen kann man eine bestimmte Gradation im Variieren der Merkmale bei Individuum, Population, Rasse und Art feststellen und dadurch die Verwandtschaft zwischen verschiedenen kleinen systematischen Kategorien bestimmen.

Bezeichnet man die Differenzkoeffizienten bei dem Individuum des Standards mit \mathcal{S}_i , bei einer Population mit \mathcal{S}_p , bei einer Rasse mit \mathcal{S}_r und bei der Art mit \mathcal{S}_s , mit \mathcal{S}_{pi} und \mathcal{S}_{ri} beim Individuum einer anderen Population bzw. Rasse, so bekommt man folgende Gradation der Merkmalsabweichungen in Sigmen des Standards, die wir vorläufig nur annähernd und bedingt bestimmen können.

\mathcal{S}_p ist ähnlich dem \mathcal{S}_i und schwankt von $\pm 0 \sigma$ bis $\pm 1 \sigma$.

\mathcal{S}_r „ „ „ \mathcal{S}_{pi} „ „ „ $\pm 1 \sigma$ „ $\pm 2 \sigma$.

Die Verwandtschaftsbeziehungen und die Differenzen zwischen den untersuchten *Epilachna*-Populationen stellen wir schematisch auf der Fig. 23 und in einer synoptischen Tafel dar, die man als Bestimmungstabelle für die *Epilachna*-Populationen gebrauchen kann (Fig. 24).

10. Anhand der durchgeführten Analyse können wir die *Epilachna chryso-melina*-Gruppen in folgende systematische Einheiten einteilen: a) Alle mediterranen Populationen: Korfu, Spalato, Konstantinopel, Algier und Korsika gehören zu ein und derselben Rasse. Sie zeigen untereinander die niedrigste Divergenz und die höchste Konvergenz ihrer Merkmale. Die Unterschiede zwischen ihnen sind aber groß genug, um sie als Anfänge geographischer Rassen zu beurteilen. b) Die zweite Gruppe, Palästina und Ägypten, läßt sich als eine andere Rasse

von der mediterranen Form abgrenzen. c) Die zwei zentralafrikanischen Populationen Kongo-Kasai und Kongo-Amadi und die von K. Zimmermann als *Epilachna capensis* bestimmte südafrikanische Form Kapstadt definieren wir morphologisch als Anfänge zweier neuer Arten.

15. Literaturverzeichnis

- Heineke, Naturgeschichte des Herings. Abhandlung der Seefische, 2.—3., 1898.
- Johannsen, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena, Fischer, 1926.
- Klemm, M., Beitrag zur Morphologie und Biologie der *Epilachna chrysolina* Fabr. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie, 1930, Bd. 24.
- Strassburger, E. H., Über Störungen der Eientwicklung bei Kreuzungen von *Epilachna chrysolina* F. mit *Epilachna capensis* Th. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 1936, Bd. 71.
- Tenenbaum, E., Variabilität der Fleckengröße innerhalb der Palästinarrasse von *Epilachna chrysolina*. Naturwiss. 1931, Bd. 19, Heft 23/25.
- , Der Ausfärbungsprozeß in den Flügeldecken von *Epilachna chrysolina* F. Wilhelm Roux-Archiv für Entwicklungsmechanik d. Organismen, Bd. 132.
- , Zur Vererbung der Zeichnungsmuster von *Epilachna chrysolina* F. Biologisches Zentralblatt, Bd. 53, 1933.
- Timoféeff-Ressovsky u. S. R. Zarapkin, Zur Analyse der Formvariationen. I. Eine graphische Darstellungsmethode der Abhängigkeit der Variabilität zweier Größen.
- Vogt, O., Studien über das Artproblem. Über das Variieren der Hummeln. Mitt. 1 u. 2. Sitzungsber. naturf. Freunde Berlin 1909—11.
- u. S. R. Zarapkin, Über dynomische Variabilität und ihre nosologische Bedeutung. Journal Psychol. u. Neur., Bd. 39, 1929.
- Zarapkin, S. R., Über gerichtete Variabilität bei *Cocc.* I., II., IV. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol., Bd. 17, 18 und 27.
- , Über eine neue Methode zur Phänoanalyse kleiner systematischer Kategorien. Forschungen und Fortschritte, Berlin N. 5, 1934.
- , Zur Phänoanalyse von geographischen Rassen und Arten. Archiv f. Naturgeschichte, N. F., Bd. 3, 1934.
- u. H. A. Timoféeff-Ressovsky, Zur Analyse der Formvariationen. II. Einige Gesetzmäßigkeiten in der Variabilität der Fleckenform bei *Epilachna chrys.* F. Die Naturwissenschaften, H. 22/24, 1932.
- Zimmermann, K., Zur Genetik der geographischen Variabilität von *Epilachna chrysolina* F. Entomologische Beihefte aus Dahlem, Bd. 1, 1934.
- , Wirkung von Selektion und Temperatur auf die Pigmentierung von *Epilachna chrysolina* F. Naturwissenschaften 1931.
- , Die geographischen Rassen von *Epilachna chrysolina* F. und ihre Beziehung zu *Epilachna capensis* Thunbg. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 1936, Bd. 71.