

Sonderdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“. Bd. 143, Heft 1.
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig, 1932.

Zur vergleichenden Morphologie der Zeichnung bei den Coccinelliden.

Von

Eugen Smirnov.

(Zoologisches Museum der Universität Moskau, Mitteilung Nr. 22, neue Folge.)

Mit 4 Abbildungen im Text.

Die fruchtbarste Methode der Erforschung der Zeichnung bei Insekten ist die vergleichend-morphologische. Das Aufstellen von Formenreihen erleichtert die Interpretation der kompliziertesten und verwickeltsten Zeichnungstypen außerordentlich. In der Tat können wir, wenn uns eine genügend vollständige Reihe von Modifikationen der Zeichnung vorliegt, Schritt für Schritt verfolgen, wie sich die einzelnen Komponenten verändern, in welche Beziehungen sie untereinander treten und auf welche Weise das Endresultat dieser Prozesse — ein neues kompliziertes Ganzes — entsteht. Vergleichen wir aber das Anfangsglied einer vergleichend-morphologischen Reihe direkt mit dem Schlußglied, so fehlt uns oft jede Möglichkeit, irgendwelche Homologie der Elemente festzustellen. Die Zwischenglieder können hier alle Lücken ausfüllen und in die kompliziertesten Fälle Klarheit bringen. Das glänzende Beispiel einer solchen Arbeit bilden die Untersuchungen von SCHWANWITSCH¹ über die Flügelzeichnung der Lepidopteren. Die Feinheit der morphologischen Analyse ist hier zur Vollkommenheit gesteigert, und dementsprechend hat der Autor höchst interessante Resultate bezüglich der Gesetzmäßigkeiten der Zeichnung erzielt. Nicht weniger interessant, wenn auch von anderer Art, ist der Versuch D'ARCY THOMPSONS (1). Hier handelt es sich schon nicht um die Zeichnung, sondern um einen Vergleich hauptsächlich von Teilen und ganzen Skeletten sowohl bei Wirbeltieren als auch Wirbellosen. Die Besonderheiten

¹ Eine Reihe von Abhandlungen, hauptsächlich in der Ztschr. f. Morphol. u. Ökol. der Tiere.

der vergleichenden Methode bestehen darin, daß der Autor die einzelnen Gattungen aus bestimmten Ausgangsformen durch Transformation des Koordinatensystems ableitet. Hier wird also ein Weg zum vergleichend-geometrischen Studium der Formenmannigfaltigkeit angezeigt. Naturgemäß kann die Methode d'ARCY THOMPSONS auch zur Untersuchung der Zeichnung angewandt werden. Nach unserer Ansicht könnte eine ausgiebige Anwendung mathematischer Methoden die vergleichende Morphologie im allgemeinen stark vorwärts bringen.

In vorliegendem Aufsatz schlagen wir eine einfache Methode des mathematischen Vergleichs von Zeichnungstypen vor. Dementsprechend wählten wir als Material eine sehr einfache Zeichnung, die zudem innerhalb der Reihe verglichener Formen nur verhältnismäßig geringen Modifikationen unterliegt. Wir haben die Absicht, weiterhin kompliziertere und vollkommene Methoden an entsprechendem Material anzuwenden.

I.

Das Objekt unserer Untersuchungen war eine Reihe von Gattungen der Familie *Coccinellidae*, welche von DOBZHANSKY (2) als natürliche Gruppe zusammengefaßt werden. Ein Vertreter der Gattung *Hippodamia* (Abb. 1) kann als Beispiel der Zeichnung dieser Gruppe dienen. Wir sehen hier auf jeder Flügeldecke sieben Flecke, welche wir auf dieselbe Weise numerieren, wie die Systematiker es gewöhnlich tun. Der Fleck, der an der Basis der Flügeldecke liegt, dort, wo letztere am Thorax eingelenkt ist, wird als $\frac{1}{2}$ bezeichnet. Die unweit des Außenrandes der Flügeldecke gelegenen Flecke werden, von vorn nach hinten, durch die Ziffern 1, 2 und 4 bezeichnet, die mehr nach dem Innenrand genäherten mit 3, 5 und 6. Bei den Gattungen *Semiadalia* und *Coccinella* verschmelzen die Flecke $\frac{1}{2} + 3$, was auch bei manchen Arten von *Hippodamia* vorkommt.

Wir stellten uns die Aufgabe, die Anordnung der Flecke hauptsächlich bei den drei erwähnten Gattungen zu vergleichen. Die Form der Flecke interessierte uns im gegebenen Fall nicht. Zur Vereinfachung unserer Aufgabe verglichen wir nur orthogonale Projektionen der Elytren auf eine Ebene. Die Flügeldecken wurden mit Hilfe eines Zeichenapparats in einer solchen Lage gezeichnet, daß der Nahrand der Flügeldecke in der Projektion eine gerade Linie bildete. Ferner nahmen wir, um den Faktor der Flügeldeckengröße bei verschiedenen Gattungen und Arten auszuschalten, die Länge einer Elytre in allen Fällen gleich 200 Maßeinheiten an, indem wir alle übrigen Dimensionen entsprechend änderten. Von jeder Art wurde eine genügend große Anzahl von Exemplaren unter-

sucht, so daß alle nachfolgenden Angaben als typisch angesehen werden können (alle Zahlen sind Mittelwerte). Die Lage der Flecken beurteilten wir nach der Lage ihrer Centren, letztere wurden wiederum durch den Schnittpunkt der Diagonalen eines den Fleck umfassenden Rechtecks bestimmt. Diese Methode ist natürlich keine streng exakte, aber für unsere Zwecke war sie ganz genügend. Die ganze Technik ist derjenigen analog, die wir bei unserer vorhergehenden Arbeit über *Coccinellidae* (3) anwandten.

Auf den Abb. 1—3 ist der Vergleich von *Hippodamia convergens* GUÉR. mit drei anderen Arten: *Semiadalia undecimnotata* SCHN., *Coccinella transversoguttata* FALD. und *C. trifasciata* L. gegeben. *Hippo-*

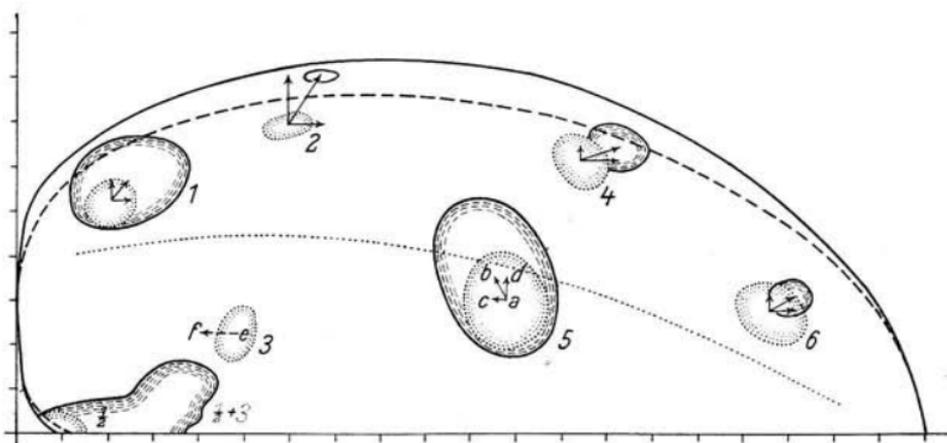


Abb. 1. Projektionen der Flügeldecken von *Hippodamia convergens* GUÉR. (Ausgangsform) und *Semiadalia 11-notata* SCHN. (abgeleitete Form). Die Konturen der Flügeldecke und der Flecke von *H. convergens* sind durch Punktlinien, die entsprechenden Konturen von *S. 11-notata* durch ausgezogene Linien dargestellt. Die durch die Flügeldecke verlaufende punktierte Linie ist die Nulllinie. Sonstiges im Text.

damia wurde aus dem Grunde als Ausgangsform benutzt, weil sie die volle Zahl von sieben Flecken besitzt, wobei die Flecke $\frac{1}{2}$ und 3, wie oben angegeben, nicht miteinander verschmelzen. Die Einzelheiten seien an Abb. 1 erläutert, wo die Ausgangsform mit *Semiadalia 11-notata* verglichen wird. Beide Formen sind hier so abgeglichen, daß die Innenränder der Flügeldecke zusammenfallen. Die Ausgleicheung ihrer Längen erlaubt nun den Unterschied in der Lage der Fleckencentren sowie die Verschiedenheiten der Kontur festzustellen: die Flügeldecke der abgeleiteten Form ist breiter als die der Ausgangsform (erstere ist durch eine gewöhnliche Linie, letztere durch eine Punktlinie angezeigt). Zur Anschaulichkeit sind die Konturen der Flecke von *Hippodamia* durch punktierte Linien dargestellt, diejenigen von *Semiadalia* durch ausgezogene.

Nehmen wir an, daß die Stellung der Flecke bei der abgeleiteten Form das Resultat einer geradlinigen Verschiebung der Fleckencentren der Ausgangsform ist. In diesem Fall kann die Verschiebung durch Vektoren ausgedrückt werden, z. B. die Verschiebung des Flecks 5 durch den Vektor ab . Aus der Abbildung ist ersichtlich, daß die Vektoren der einzelnen Flecke sowohl nach Länge als auch Richtung verschieden sind. Die Vektorengrößen geben ein Bild der relativen »Geschwindigkeit« der Verschiebung einzelner Fleckencentren. Diese Geschwindigkeit ist beim Fleck 2 am größten, beim Fleck 6 am geringsten. Die Gesamtheit der Vektoren gibt uns eine klare Vorstellung vom Charakter der Verschiebung der Flecke und dadurch auch eine Vorstellung von der Differenz in der Fleckenstellung der verglichenen Arten. Noch größerer Klarheit wegen zerlegen wir jeden Vektor in zwei Komponenten, deren eine parallel der Achse XX , die andere senkrecht zu ihr verläuft. So kann z. B. der Vektor ab , der die Verschiebung des Flecks 5 zeigt, in die Vektoren ac und ad zerlegt werden. Durch dieses Verfahren erlangen wir die Möglichkeit, von einer «horizontalen» und einer «vertikalen» Verschiebung der Flecke zu reden. Wie auf Grund der Betrachtung der summarischen Vektoren zu erwarten stand, unterscheiden sich die Komponenten ebenfalls stark durch ihre Größe, wobei die Größen beider Komponenten auf alle mögliche Weise kombiniert sein können. Z. B. beim Fleck 1 sind sie annähernd gleich, während Fleck 2 sich mehr in vertikaler, Fleck 4 mehr in horizontaler Richtung verschiebt.

Ein besonders interessantes Bild ergibt die horizontale Komponente. Während die vertikale Verschiebung der Flecke 1, 2 und 4—6 in ein und derselben (positiven) Richtung geschieht, ist die horizontale variabel: die Flecke 1, 2, 4 und 6 verschieben sich positiv (d. h. nach rechts), der Fleck 5 negativ (nach links). (Über die Verschiebung des Flecks 3 siehe weiter unten.)

Indem wir auf unserer Voraussetzung basieren, daß die Zeichnung der abgeleiteten Form ein Resultat der Verschiebung der Flecke der Ausgangsform ist, können wir noch eine weitere Annahme machen: Es ist ganz natürlich, anzunehmen, daß auch die zwischen den Flecken gelegenen Partien der Flügeldecken analogen Perturbationen unterliegen, wobei die Flecke uns über die hier vor sich gehenden Veränderungen bloß signalisieren. Wenn beispielsweise eine Reihe benachbarter Flecke sich in ein und derselben Richtung bewegt, eine andere Reihe in entgegengesetzter, so kann angenommen werden, daß der ganze Flügeldeckenteil, zu welchem erstere gehört, sich in analoger Weise im Verhältnis zur anderen Zone verschiebt. Zu unserer Zeichnung zurück-

kehrend, konstatieren wir hier gerade diesen Fall. Die Flecke 1, 2, 4 und 6 gehören zu einer Zone positiver, der Fleck 5 zur Zone negativer Verschiebung. Der ganze peripherische Teil der Flügeldecke bewegt sich

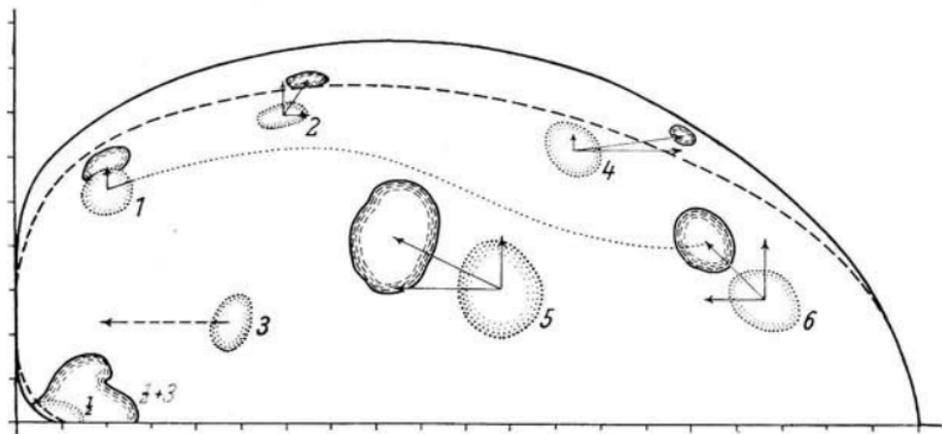


Abb. 2 Projektionen der Flügeldecken von *H. convergens* GUER. (Ausgangsform) und *Coccinella transversoguttata* FALD. (abgeleitete Form). Bezeichnungen wie in Abb. 1.

also hinsichtlich des inneren in entgegengesetzter Richtung. Verhält es sich so, dann muß offenbar in einem gewissen Grenzgebiet zwischen beiden Zonen eine Umkehrung des Zeichens der Bewegung stattfinden.

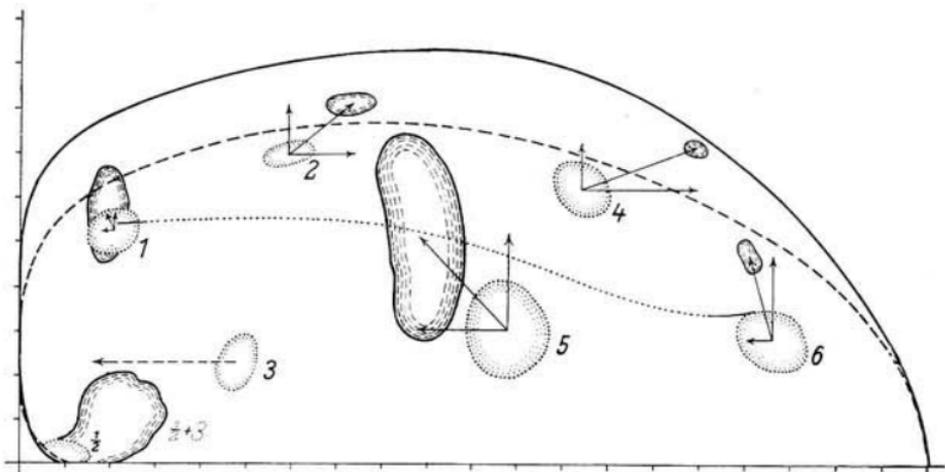


Abb. 3. Projektionen der Flügeldecken von *H. convergens* GUER. (Ausgangsform) und *Coccinella trifasciata* L. (abgeleitete Form). Bezeichnungen wie in Abb. 1.

(Wir nehmen an, daß der Übergang einer Zone in die andere allmählich vor sich geht, widrigenfalls müßte ein Zerreißen der Flügeldecke die Folge sein.) Wie kann nun diese Grenze beider Zonen, oder die »Nulllinie«, wie wir sie nennen wollen, gefunden werden?

Zur Erläuterung des nachfolgenden dient Abb. 4. Die Flecke mit den Centren A, B, C, D gehören der Ausgangsform. Betrachten wir die Lage, welche diese Flecke bei der abgeleiteten Form einnehmen werden, und berücksichtigen wir nur die horizontale Verschiebung. Sie wird durch die Vektoren AR, BS, CT und DU dargestellt. AR und DU haben negative, BS und CT positive Richtung. Folglich haben wir hier zwei Zonen, eine obere und eine untere, die sich gegeneinander in entgegengesetzter Richtung verschieben.

Ziehen wir durch die Mittelpunkte der Flecke A und B eine Gerade AB und durch die Endpunkte der Vektoren AR und BS eine zweite. Diese Geraden können wir als zwei Stellungen (die ursprüngliche und die definitive bei der abgeleiteten Form) der Achse betrachten, an wel-

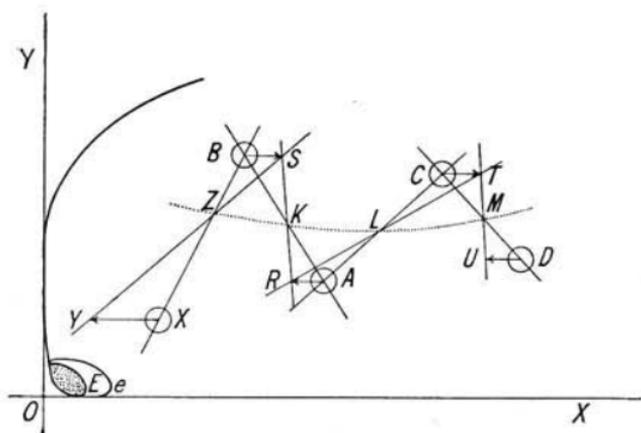


Abb. 4. Das Auffinden der Nulllinie $ZKLM$ (Schema). Erklärung siehe im Text.

cher die horizontale Verschiebung der Fleckencentren geschieht. Der Schnittpunkt K wird nun offenbar den unbeweglichen Punkt dieser sich drehenden Achse darstellen. Zugleich muß er aber auch gerade ein Punkt der gesuchten Nulllinie sein. In der Tat besteht die naheliegendste Annahme darin, daß die Entfernungen des Nullpunkts K von den Fleckencentren längs der Achse AB im direkten Verhältnis zu den Größen der Vektoren AR und BS stehen. Aus den ähnlichen Dreiecken KBS und KAR ist leicht zu ersehen, daß unsere Annahme dieser Bedingung Rechnung trägt, da

$$KB : BS = KA : AR.$$

(Es muß jedoch bemerkt werden, daß der von uns angenommene geradlinige Verlauf der Achse AB keineswegs bewiesen ist und nur eine erste Annäherung an die tatsächlichen Verhältnisse darstellt.) Zur Auffindung weiterer Punkte der Nulllinie benutzen wir auf analoge Weise

die Fleckenpaare A, C und C, D . So finden wir die Punkte L und M . Nun haben wir im ganzen drei Punkte der Nulllinie festgestellt, welche uns schon die Möglichkeit geben, die Linie selbst mit einer gewissen Genauigkeit zu ziehen.

Beim Studium der Fleckenverschiebungen begegnen wir einer Komplikation, welche darin besteht, daß ein Fleck, der bei der Ausgangsform isoliert steht, bei der abgeleiteten mit einem anderen verschmilzt. Dieser Fall ist in Abb. 4 vorgesehen. Der Fleck X ist nur bei der Ausgangsform isoliert, bei der abgeleiteten bildet er mit dem basalen zusammen ein geschlossenes Ganzes von entsprechend größeren Dimensionen ($e = X + E$). Wie können wir seine horizontale Verschiebung beurteilen? Zu diesem Zweck wollen wir den benachbarten Fleck benutzen. Durch die Mittelpunkte beider Flecke ziehen wir die Gerade BX , welche die Drehungsachse darstellt. Haben wir die Nulllinie bereits festgestellt, so können wir auch ihren Schnittpunkt Z mit der Achse BX bestimmen. Nun genügt es, S und Z durch eine Gerade zu verbinden und sie bis zur Kreuzung mit der horizontalen Linie fortzusetzen, auf welcher der Mittelpunkt des Flecks X liegt. XY ist der gesuchte Vektor der horizontalen Verschiebung des Flecks 3 (negativ gerichtet, wie auch die anderen Flecke der unteren Zone). Man überzeugt sich davon leicht aus der Betrachtung der ähnlichen Dreiecke ZBS und ZXY , da

$$ZB : BS = ZX : XY.$$

Wenden wir uns nochmals zur Abb. 1. Wir sehen dort eine punktierte Linie, welche die Flecke 1, 2, 4 und 6 von den übrigen trennt. Es ist die Nulllinie, die auf demselben Wege festgelegt wurde, wie in Abb. 4 erläutert. Der Fleck 3 der Ausgangsform verschmilzt bei der abgeleiteten mit dem basalen $1/2$. Die soeben geschilderte Methode anwendend, bestimmen wir den Vektor ef seiner horizontalen Verschiebung. Es ist klar, daß diese horizontale Komponente von einer vertikalen begleitet ist, die abwärts gerichtet, d. h. negativ ist. Im entgegengesetzten Falle könnte der Fleck 3 nicht mit dem basalen Fleck der Ausgangsform verschmelzen. Der vorspringende rechte Teil des zusammengesetzten Flecks ($1/2 + 3$) entspricht dem hinzugeetretenen Fleck 3.

Auf diese Weise haben wir die Gesetzmäßigkeiten der horizontalen Verschiebung der Flecke von *Semiadalia 11-notata* im Vergleich zu *Hippodamia convergens* ermittelt. Die vertikale Komponente ist nur bei Fleck 3 negativ, bei allen übrigen ist sie positiv, wobei sie beim Fleck 2 ihr Maximum erreicht.

Abb. 2 illustriert die Beziehungen zwischen *Hippodamia convergens* und *Coccinella transversoguttata*. Hier sehen wir bedeutende Abweichungen vom ersten Fall. Fleck 1 verschiebt sich nur vertikal, die horizontale Komponente fehlt gänzlich. Fleck 6 verschiebt sich nicht nach rechts, wie bei *S. 11-notata*, sondern nach links. Im Zusammenhang damit verläuft auch die Nulllinie anders: sie beginnt beim Centrum des Flecks 1, nähert sich dann stark dem Fleck 2, verläuft ungefähr in der Mitte zwischen Fleck 4 und 5, biegt schließlich in das Gebiet zwischen Fleck 4 und 6, sich letzterem bedeutend mehr nähernd. Fleck 6 kommt also hier in die untere, negative Zone zu stehen, während er sich bei *S. 11-notata* innerhalb der Grenzen der oberen Zone befindet. Fleck 3 verschiebt sich stark nach links und verschmilzt mit $1/2$. — Die vertikale Komponente ist im allgemeinen viel stärker entwickelt, als bei der genannten Art und ist besonders groß beim Fleck 6.

Ein drittes Beispiel sei *Coccinella trifasciata* L. (Abb. 3). Diese Art steht nach dem Charakter der Fleckenanordnung der vorhergehenden *C. transversoguttata* näher als der *S. 11-notata*. Fleck 1 hat eine geringe negative horizontale Komponente. Fleck 2 verschiebt sich stärker nach rechts als bei *C. transversoguttata*, während beim Fleck 6 die horizontale Komponente wieder schwächer entwickelt ist. Die vertikale Verschiebung ist hier viel bedeutender als bei vorhergehender Art, besonders stark ist sie bei Fleck 5 und 6. Die Nulllinie beginnt etwas über dem 1. Fleck, verläuft zwischen Fleck 2 und 5 etwas weiter vom Centrum des letzteren entfernt und nähert sich in ihrem rechten Teil stark dem Fleck 6. Sie ist im allgemeinen schwächer gebogen als auf Abb. 2. Fleck 3 ist ebenfalls mit dem basalen verschmolzen.

Die drei angeführten Beispiele erklären zur Genüge die von uns vorgeschlagene Methode. Sie ermöglicht nicht nur einen Vergleich jeder abgeleiteten Form mit der Ausgangsform, sondern auch der abgeleiteten Formen untereinander. Statt *Hippodamia convergens* könnten wir natürlich eine beliebige andere Form als Ausgangsstadium benutzen.

II.

Mittels der im vorigen Kapitel beschriebenen Methode haben wir eine Reihe Formen untersucht, die zur angegebenen natürlichen Gattungsgruppe gehören. Die beigefügte Tabelle 1 enthält die bei verschiedenen Gattungen und Arten gewonnenen Resultate. Wir wählten nach Möglichkeit solche Formen, welche die volle Fleckenzahl aufweisen.

Jede senkrechte Rubrik der Tabelle entspricht einem Fleck, ihre beiden Einteilungen der horizontalen (x) und der vertikalen (y) Kom-

ponente. Als Ausgangsform dient wieder *Hippodamia convergens*. Für diese Art bedeuten die Zahlen die Koordinaten der Flecken-centren (in Einheiten, wie früher angegeben), für die anderen Arten entsprechen sie den Vektoren der Verschiebung, analog den solchen an drei Beispielen erläuterten. Die Vorzeichen von x und y geben an, in welcher Richtung, im Vergleich mit *H. convergens*, die Verschiebung geschieht — nach rechts oder links, nach oben oder unten. Der Fleck 3 ist in den meisten Fällen mit dem basalen verschmolzen, weshalb die Angaben hier meistens fehlen. Die Tabelle macht im allgemeinen einen ziemlich bunten Eindruck. Die einzelnen Formen unterscheiden sich in höherem oder geringerem Maße von der Ausgangsform. Am nächsten stehen ihr — was zu erwarten war — die Arten derselben Gattung und von Vertretern anderer Gattungen *Semiadalia notata*. Einen interessanten Fall zeigt *Spiladelpa barovskii*, die durch eine starke Verschiebung der Flecke nach links und unten charakterisiert ist. Hier begegnen wir nicht mehr den beiden Zonen

Tabelle I.

Fleck Nr. →	1		2		3		4		5		6	
	x	y	x	y	x	y	x	y	x	y	x	y
<i>Hippodamia convergens</i> GUÉR.	20,5	52,5	59,5	69,5	47,5	23,0	124,0	61,5	108,0	30,5	166,0	28,0
<i>Spiladelpa barovskii</i> S. und D.	1,5	-9,5	-10,0	-16,5	-7,0	-6,0	-12,5	-15,5	-13,0	-4,0	-22,5	-7,0
<i>H. 13-punctata</i> L.	0,5	-3,5	0,0	-5,5	4,5	3,0	-2,0	-2,0	-7,5	2,0	-6,5	4,0
<i>H. rickmersi</i> Ws.	2,5	-4,5	7,0	-10,5	—	—	-0,5	-0,5	-5,5	3,5	-2,0	0,0
<i>Adonia amoena</i> FALD.	8,0	1,0	-4,0	1,5	—	—	0,5	2,5	-4,0	5,0	-0,5	6,5
<i>Semiadalia 11-notata</i> SCHN.	4,0	4,5	7,5	11,0	—	—	8,5	3,0	-2,5	5,0	4,5	3,0
<i>S. apicalis</i> Ws.	3,5	7,5	10,5	0,5	—	—	19,0	2,5	-19,0	5,0	-5,5	0,0
<i>S. notata</i> LAICH.	6,5	-1,0	3,0	4,0	—	—	5,0	1,5	-4,5	7,5	2,5	-0,5
<i>Coccinella 11-punctata</i> L.	-1,0	6,5	7,5	2,0	—	—	15,0	3,5	-21,0	1,0	-7,0	2,5
<i>C. transversoguttata</i> FALD.	0,0	-5,5	6,0	7,5	—	—	24,5	2,5	-24,0	11,5	-13,0	13,0
<i>C. 5-punctata</i> L.	-1,5	10,0	3,0	8,5	—	—	14,0	7,5	-18,5	8,5	-11,0	8,5
<i>C. trifasciata</i> L.	-1,0	3,5	13,5	11,0	—	—	25,0	9,5	-20,0	20,5	-5,0	18,5

mit entgegengesetzt gerichteter Verschiebung, die bei *Coccinella* besonders deutlich ausgeprägt sind. Die Arten der letzteren Gattung unterscheiden sich von der Ausgangsform ebenfalls recht bedeutend, am wenigsten noch *C. 11-punctata*. Die *Semiadalia*-Arten stehen *Hippodamia convergens* näher. Vergleicht man die abgeleiteten Formen untereinander, so treten die größten Unterschiede zwischen den Arten *Spiladelphia barovskii* und *Coccinella trifasciata* zutage.

Die einzelnen Flecke der abgeleiteten Formen besitzen verschiedene Grade von «Beweglichkeit». Tabelle 2, die auf Grund der Tabelle 1 zusammengestellt ist, gibt die Grenzen der Verschiebung der einzelnen Flecke im Verhältnis zur Ausgangsform. Die zweite und dritte Rubrik zeigt die maximale Verschiebung eines jeden Flecks nach links und rechts (x), unten und oben (y), d. h. gesondert in der Richtung der horizontalen und vertikalen Komponente. Spalte IV enthält die Differenzen der entsprechenden Werte, um die Amplitude der Verschiebungen jedes Flecks nach jeder Komponente anzuzeigen. Diese Differenz erreicht ihr Maximum bei Fleck 4 nach der horizontalen Komponente und bei Fleck 2 nach der vertikalen.

Tabelle 2.

Fleck Nr.	Minimaler Wert	Maximaler Wert	Differenz
1 { x	-1,5	8,0	9,5
{ y	-9,5	10,0	19,5
2 { x	-10,0	13,5	23,5
{ y	-16,5	11,0	27,5
3 { x	-7,0	4,5	11,5
{ y	-6,0	3,0	9,0
4 { x	-12,5	25,0	37,5
{ y	-15,5	9,5	25,0
5 { x	-24,0	-2,5	21,5
{ y	-4,0	20,5	24,5
6 { x	-22,5	4,5	27,0
{ y	-7,0	18,5	25,0

Am stabilsten ist Fleck 1 nach der horizontalen und Fleck 3 nach der vertikalen. Übrigens muß bemerkt werden, daß in bezug auf den letzteren die Angaben offensichtlich ungenügend sind. Wenn man auch die Formen, bei denen sich dieser Fleck mit dem basalen verschmilzt, in Betracht ziehen würde, so würde sich das Bild verändern. Ziehen wir beiderlei Verschiebungen, sowohl die horizontale als auch vertikale,

in Betracht, so kommt an Beweglichkeit Fleck 4 an erster Stelle zu stehen, Fleck 3 an letzter; dieser Fleck wird jedoch wahrscheinlich bei Benutzung zahlreicherer Angaben seinen Platz dem 1. abtreten. Allgemein gesprochen fällt das Maximum der horizontalen Verschiebung nach rechts auf den Fleck 4 von *C. trifasciata*, nach links auf denselben Fleck von *C. transversoguttata*. Dementsprechend ist die Verschiebung nach oben am stärksten beim Fleck 5 von *C. trifasciata*, nach unten beim Fleck 2 von *S. barovskii*. Nach dem Grad der «horizontalen» Beweglichkeit können wir folgende Reihe aus unseren Flecken zusammenstellen:

$$1-3-5-2-6-4.$$

Die entsprechende Reihe für die vertikale Komponente wäre:

$$3-1-5-4-6-2.$$

Dabei behält die oben in Beziehung auf den Fleck 3 gemachte Einschränkung ihre Kraft.

Bei der Beurteilung der allgemeinen Struktur der Flügeldeckenzeichnung bei den von uns untersuchten *Coccinelliden* ist folgender Umstand zu beachten. Zieht man gerade Linien durch die Fleckenpaare 2, 5 und 4, 6 und verlängert sie dann bis zur Abszissenachse, so kann man leicht bemerken, daß die von diesen Linien mit der negativen Richtung der Achse gebildeten Winkel α bei vielen abgeleiteten Formen bedeutend größer sind als bei den Ausgangsformen. Die Geraden stehen also bei ersteren mehr senkrecht als bei letzterer. Bei *S. 11-notata* ist dieser Unterschied verhältnismäßig gering, während er bei der Mehrzahl der *Coccinella*-Arten sehr bedeutend ist. Hinsichtlich dieser Eigentümlichkeit könnten wir folgende Formenreihe aufstellen: *Spiladelpa*, *Hippodamia*, *Semiadalia*, *Coccinella*¹. Innerhalb jeder Gattung sind ihrerseits ähnliche Reihen angedeutet.

Diese Erscheinung ist eine natürliche Folge des Vorhandenseins einer oberen und einer unteren Zone mit entgegengesetzt gerichteter Verschiebung bei *Semiadalia* und *Coccinella*. Wie aus den Abb. 2 und 3 ersichtlich ist, bewegen sich die Centren der Flecke 2, 5 und 4, 6 einander entgegen. Natürlich werden die entsprechend durch ihre Centren verlaufenden Geraden durch eine solche Bewegung mehr vertikal zur Abszissenachse gestellt. Ein besonders charakteristisches Beispiel sind

¹ Auf diese Reihe lenkte unsere Aufmerksamkeit Prof. TH. DOBZHANSKY (Pasadena), ebenso wie auf den Zusammenhang zwischen der Fleckenanordnung und der Flügeldeckenform. Ihm verdanken wir auch sehr wertvolles Coccinellidenmaterial, wofür wir an dieser Stelle unseren wärmsten Dank zum Ausdruck bringen.

die Flecke 4 und 6 bei *C. transversoguttata*. Bei *S. 11-notata* bewegen sich die Flecke 2 und 5 nur wenig einander entgegen, weshalb auch die Lage der durch ihre Centren verlaufenden Geraden sich wenig ändert. Was das Fleckenpaar 4, 6 dieser Art anbelangt, so bewegen sich die Centren in ein und derselben, positiven Richtung. Der obere Fleck verschiebt sich jedoch stärker als der untere, was ebenfalls eine Lageveränderung der verbindenden Geraden, analog der soeben beschriebenen, bedingt. Schließlich muß noch der Einfluß der vertikalen Komponente auf die Größe des Winkels α betrachtet werden. Fehlte in der Bewegung der Flecke 2, 5 (Abb. 3) die vertikale Komponente, so wäre der Winkel α bedeutend größer. Er würde jedoch noch mehr anwachsen, wenn diese Komponente nur dem Fleck 5 fehlen würde: die die Centren verbindende Gerade müßte noch steiler werden. Trete an Stelle der positiven vertikalen Komponente dieses Flecks eine negative, so würde das ein weiteres Anwachsen des Winkels α bedeuten. Die durch die Centren der Flecke 1 und 5 gezogene Gerade ändert ebenfalls bei den abgeleiteten Formen ihre Lage im Vergleich mit der Ausgangsform *H. convergens*, indem sie im Verhältnis zur Achse *XX* steiler wird. Da aber der Fleck 3 bei den abgeleiteten Formen mit dem basalen verschmolzen ist, können wir ihre Lage hier nicht genau feststellen. — Alle diese Beispiele zeigen uns, auf welche Weise das Verhalten der einzelnen Flecke die allgemeine Struktur der Zeichnung beeinflußt.

Die von uns als Beispiele herausgegriffenen drei Vertreter der Coccinelliden unterscheiden sich voneinander außer der Fleckenanordnung auch durch die Form ihrer Flügeldecken. Die Kontur der Projektion ist bei *H. convergens* flacher als bei *S. 11-notata*; die Kontur dieser Art ist, wie Abb. 1 zeigt, mehr vorgewölbt. Die Flügeldecke von *C. transversoguttata* ist wiederum in der Projektion gewölbter als bei *S. 11-notata*, und bei *C. trifasciata* erreicht die Wölbung ihr Maximum. Es ist natürlich die Frage zu stellen, ob der Grad der Wölbung mit der Fleckenanordnung im Zusammenhang steht. Die Betrachtung der untersuchten Formen zeigt in der Tat, daß ein solcher Zusammenhang existiert. Besonders auffallend ist die positive Korrelation zwischen der Flügeldeckenwölbung und der Größe des Winkels α . Bei der am wenigsten gewölbten Flügeldecke von *S. barovskii* ist dieser Winkel am kleinsten, bei den stark gewölbten *Coccinella*-Arten am größten. Diese Abhängigkeit ist jedoch keine sehr strenge, da sie keinen funktionellen, sondern eben einen korrelativen Charakter hat¹. —

¹ Es ist interessant, diese Tatsache mit analoger Korrelation der Fleckenanordnung und der Flügelkontur bei *Phytodecta* zu vergleichen, was von GAUSE festgestellt worden ist (4).

Es darf nicht außer acht gelassen werden, daß wir es die ganze Zeit mit nur einer Projektion zu tun hatten und uns daher kein erschöpfendes Bild von dem genannten Zusammenhang machen können.‡

III.

Zum Schluß müssen wir zwei Momente von allgemeiner Bedeutung behandeln.

Indem wir die Vektoren der Fortbewegung der Flügeldeckenflecke bestimmen, schließen wir auf die Bewegung ganzer Zonen, in welchen die Flecke liegen. Es drängt sich der Gedanke auf, daß man die ganze Flügeldecke als ein bestimmtes Feld betrachten kann, in welchem sich materielle Punkte gesetzmäßig mit verschiedener Geschwindigkeit und nach verschiedenen Richtungen fortbewegen. Als wir von Zonen der Verschiebung sprachen, taten wir damit schon einen Schritt in dieser Richtung. Weiter wäre es nötig, ein System von Isolinien der vertikalen und horizontalen Verschiebung aufzufinden (ähnlich dem, was wir bei unseren Untersuchungen am wachsenden Blatt von *Tropaeolum majus* L. [5] vorgenommen haben). Danach könnten die Gradienten bestimmt und eine erschöpfende mathematische Charakteristik des Feldes gegeben werden. Leider verfügen wir über zu karge Angaben für ein solches Verfahren. Die Flecke der Flügeldecken bei unseren Coccinelliden sind zu wenig zahlreich und zu verstreut; zum Aufbau der Isolinien ist aber ein dichtes Netz von Punkten erforderlich, auf deren Ortsveränderungen wir uns stützen könnten. Offenbar muß zum Feldaufbau ein geeigneteres Material benutzt werden¹.

Noch ein Punkt, und dabei ein grundlegender, muß erörtert werden. Indem wir gewisse Formen mit anderen verglichen, sprachen wir stets von Bewegung der Elemente der ersteren im Verhältnis zu den letzteren. In welchem Sinne ist nun hier eigentlich die Bewegung gemeint? Wir haben es doch tatsächlich nur mit der Statik, mit einzelnen Arten zu tun. Auf diese Frage sind zwei Antworten möglich.

Erstens könnte man unsere Reihe der aufeinanderfolgenden Zeichnungstypen als reale phylogenetische Folge ansehen. Eine gewisse Berechtigung einer solchen Annahme kann man in der Erscheinung der sogenannten Epistasen und Heteroepistasen erblicken (beide Termini sind von EIMER eingeführt worden). Stützen wir uns auf paläontologische

¹ Obgleich sich das Feld in der vergleichenden Morphologie vom morphogenen Feld A. GURWITSCHS unterscheidet, so basiert es doch, im Grunde genommen, auf ähnlichen Grundgedanken.

Tatsachen der phylogenetischen Entwicklung systematischer Gruppen, z. B. Gattungen, so können wir folgende Gesetzmäßigkeit feststellen.

In einem gewissen Zeitpunkt der phylogenetischen Entwicklung der Gattung zeigen sich bei den dazu gehörenden Arten Modifikationen eines bestimmten Merkmals. Stellen wir eine vergleichend-morphologische Reihe der Ausbildung dieses Merkmals bei verschiedenen Arten im Rahmen eines bestimmten Zeitpunktes zusammen, so erweist es sich, daß diese Reihe bis zu einem gewissen Grad der phylogenetischen Reihe des gegebenen Merkmals entspricht. Die Arten einer Gattung stehen also hinsichtlich des betreffenden Merkmals auf verschiedenen Stufen der Phylogenese. Dieser Umstand berechtigt uns, die morphologische Reihe im allgemeinen der phylogenetischen gleichzustellen. Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß solches nur in bezug auf ein Merkmal oder eine beschränkte Gruppe von Merkmalen gestattet ist. Verschiedene Merkmale können miteinander verschiedene Kombinationen ergeben, so daß ein und dieselbe Art hinsichtlich ihrer verschiedenen Merkmale sich nicht auf gleicher Stufe phylogenetischer Entwicklung befindet (Heteroepistase EIMERS). Deshalb wäre es grundfalsch, eine Reihe recenter Arten der phylogenetischen Ahnenreihe einfach gleichzustellen.

In unserem Falle haben wir nur eine beschränkte Gruppe von Merkmalen betrachtet, nämlich die Anordnung der Flecke auf der Flügeldecke. Deshalb kann unsere Formenreihe mit gewissem Recht und bis zu einem gewissen Grade der phylogenetischen Reihe gegenübergestellt werden. Dann müßte auch die Verschiebung der Flecke bei den verschiedenen Formen als reale phylogenetische Veränderung angesehen werden.

Wir haben jedoch die Möglichkeit, die Sache auch mit anderen Augen zu betrachten, wenn wir den Ausdruck »Verschiebung« nur als bedingte Bezeichnung benutzen. In diesem Falle wird uns der rein statische Vergleich der Glieder der untersuchten Artengruppe den Schlüssel zur Erkenntnis der architektonischen Gesetzmäßigkeiten der Zeichnung in die Hand geben. Die Aufgabe läuft darauf hinaus, die Invarianten der gegebenen Vielgestaltigkeit zu entdecken, d. h. die Einheit in dieser Mannigfaltigkeit festzustellen.

Es ist uns eine angenehme Pflicht, den Kollegen Prof. N. TSCHEWERUCHIN und GEORG GAUSE, die uns durch wertvolle Ratschläge unterstützt haben, unseren Dank zum Ausdruck zu bringen.

Zitierte Literatur.

1. D'ARCY THOMPSON, W., 1916: Morphology and Mathematics. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 50.
 2. DOBZHANSKY, TH., 1926: Über die Morphologie und systematische Stellung einiger Gattungen der Coccinellidae (tribus Hippodamiina). Zool. Anzeiger. 69.
 3. SMIRNOV, E., 1928: Mathematische Studien über individuelle und Kongregationsvariabilität. Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Supplement. II.
 4. GAUSE, G., 1930: Die Variabilität der Zeichnung bei den Blattkäfern der Gattung Phytodecta. Biolog. Zentralbl. 50.
 5. SMIRNOV, E. und ZHELOCHOVTSEV, A., 1931: Das Gesetz der Altersveränderungen der Blattform bei *Tropaeolum majus* L. unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen. (Ein Beitrag zur Feldtheorie.) Planta. 15.
-