

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

## ÜBER GERICHTETE VARIABILITÄT BEI COCCINELLIDEN.

### IV. VARIATION DER FLECKENGRÖSSE BEI EINIGEN EPILACHNA-POPULATIONEN.

Von

S. R. ZARAPKIN.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 6. Juni 1933.)

#### Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Einleitung . . . . .	476
2. Variation der gesamten Fleckenpigmentmenge und Fleckengröße bei einigen Populationen der <i>Epilachna chrysozelina</i> . . . . .	476
3. Gerichtetheit in der Verteilung des Pigments unter den Elytrenflecken	478
4. Schlußbemerkungen . . . . .	485
5. Ergebnisse . . . . .	486
Literaturverzeichnis . . . . .	487

#### 1. Einleitung.

In den von mir bis jetzt veröffentlichten Arbeiten über die gerichtete Variabilität habe ich gezeigt, daß die Variation des Pigmentmusters auf den Elytren einiger Coccinellidenarten nomische Tendenzen, d. h. eine gesetzmäßige Gerichtetheit manifestiert. Bei *Coccinella 10-punctata* handelte es sich um die Fleckenzahl und Fleckenlage, bei *Propylaea 14-punctata* um Fleckenverbindungen. Mit Hilfe der Formtendenzkurven habe ich weiter nachgewiesen, daß die Variation der Fleckenform bei *Epilachna* auch gerichtet ist. Die Frage, ob bei der Variation der Fleckengröße auch eine Gerichtetheit zum Vorschein kommt, soll in der vorliegenden Arbeit untersucht werden.

#### 2. Variation der gesamten Fleckenpigmentmenge und Fleckengröße bei einigen Populationen der *Epilachna chrysozelina*.

Bei verschiedenen Rassen und Populationen der *Epilachna chrysozelina* ist die Zahl und Lage der Flecke auf den Elytren beständig. Die Pigmentmenge und Fleckengröße ist aber verschieden stark entwickelt.

Diese Merkmale variieren auch stark unter dem Einfluß äußerer Bedingungen (Temperatur). Tabelle 1 gibt die Variation der Pigmentmenge (also gesamte Pigmentmenge von sechs Flecken in Prozenten der Elytrenfläche) und Variation des Flächeninhalts jedes Fleckenpaares (Durchschnitt, Minimum und Maximum) von vier *Epilachna*-Populationen wieder. Auf dieser Tabelle sind zuerst die mittleren Werte und Variationsbreiten von allen diesen Merkmalen bei den vier Populationen zu sehen. Obwohl die Pigmentmenge und einzelne Fleckengrößen bei den vier Populationen sich meistens ganz klar unterscheiden, sind doch alle diese Merkmale stark transgredierend und deshalb nicht sehr charakteristisch. In den senkrechten Kolonnen dieser Tabelle kann man auch die individuelle Variationspotenz jedes Fleckes innerhalb jeder der vier *Epilachna*-Populationen klar unterscheiden. Bei der Korfu-Rasse ist z. B. der Fleck I deutlich kleiner als der Fleck II, doch transgredieren beide Fleckengrößen sehr stark. Noch stärker ist diese Transgression zwischen den Flecken I und III derselben Rasse. Hier sind die Durchschnittsgrößen, die minimalen und maximalen Werte sehr wenig verschieden. Es ist überflüssig, die Variation jedes einzelnen Fleckes genau zu analysieren. Es genügt darauf hinzuweisen, daß man bei der Korfu-Rasse drei Gruppen der Flecken ihrer Größe nach unterscheiden kann. Die Flecke I und IV sind die kleinsten. Etwas größer

Tabelle 1. Mittelwerte, Minimum und Maximum des Flächeninhalts jedes der sechs Elytrenfleckenpaare und Variation der gesamten Pigmentmenge von sechs Flecken in Prozenten der Elytrenfläche bei vier *Epilachna*-Populationen.

Merkmale	Korfu			Palästina			Algier			Korsika		
	Mini- mum	Mittel	Maxi- mum									
Fleck I . . . . .	72	144,5	240	64	109,4	182	143	210	272	132	207,8	289
Fleck II . . . . .	110	234	342	63	119	182	130	207	288	98	192,5	288
Fleck III . . . . .	70	169,3	288	18	81,7	165	63	135,6	210	54	102	210
Fleck IV . . . . .	88	154	247	63	107,9	198	139	208,8	315	140	216,6	294
Fleck V . . . . .	120	198,8	288	80	140	195	132	196,8	272	130	191,8	270
Fleck VI . . . . .	132	218,9	336	80	137,8	221	88	168,2	252	99	193,3	285
Gesamtpigmentmenge in Prozenten der Elytren- fläche . . . . .	18,55	35,01	54,55	13,30	25,10	41,32	20,56	33,20	50,50	20,64	39,92	54,75

sind die Flecke III und V. Die Flecke II und VI sind die größten.

Drei Flecke (I, II und VI) der Palästina-Rasse unterscheiden sich sehr wenig. Die Flecke V und VI sind etwas größer, sie unterscheiden sich aber voneinander auch sehr wenig. Nur der Fleck III der Palästina-Rasse ist bedeutend reduziert.

Bei der Algier-Rasse unterscheiden sich die relativ größeren Flecke I, II, IV und V voneinander wenig. Der Fleck III und etwas weniger der Fleck VI sind bedeutend reduziert. Die höchste Variationstendenz nach der Plusrichtung zeigt der Fleck IV.

Von den Flecken der Korsika-Rasse weicht Fleck III nach der Minus- und Fleck IV nach der Plusrichtung ab.

Aus dieser kurzen Beschreibung geht hervor, daß die Variation der Größe jedes Fleckes innerhalb einer bestimmten Population keine charakteristischen Unterschiede zwischen den sechs Flecken zeigt. Die Variation der Fleckengrößen ist immer transgredierend und die Flecke sind in bezug auf ihre Größen 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.

### 3. Gerichtetheit in der Verteilung des Pigments auf die Elytrenflecke.

Im folgenden will ich zeigen, daß auffallende Unterschiede zwischen den *Epilachna*-Rassen in der Variationsrichtung der Pigmentverteilung auf die sechs Elytrenflecke bestehen. In Tabelle 1 kann man schon sehen, daß die mittleren Werte der Flecke, ihrer Größe nach geordnet, eine eigentümliche Reihenfolge für jede Rasse darstellen. Vier Zeichnungen der Abb. 1 geben diese Reihenfolgen der Fleckengröße bei vier *Epilachna*-Populationen schematisch wieder. Diese Reihe ist bei der Korfu-Rasse: II-VI-V-III-IV-I. Bei Palästina ist die Reihenfolge ganz anders, nämlich: V-VI-III-I-IV-III. Noch andere Kombinationen stellen die Algier- und Korsika-Populationen dar, wie es auf Abb. 1 zu sehen ist. Die Art der Pigmentverteilung unter den sechs Elytrenflecken ist also bei den vier *Epilachna*-Populationen ganz verschieden und für jede Rasse charakteristisch. Auf Abb. 2 sind die Reihenfolgen der Fleckengröße bei vier *Epilachna*-Populationen etwas anders, nämlich durch sechs einzelne Zeichnungen für jede Population dargestellt, und zwar so, daß jede Zeichnung sich nur durch einen bestimmten schwarzen Fleck unterscheiden läßt. Oberhalb jeder Zeichnung ist der mittlere Wert der entsprechenden Fleckengröße angegeben. Die unteren Zahlenreihen stellen die Häufigkeit der Individuen in jeder Population für jede Form dar, bei der der entsprechende Fleck als relativ der größte aufgetreten ist. Für jede der vier Populationen dieser Abbildung ist charakteristisch,

daß die obenstehenden nach abnehmender Größe geordneten Durchschnittswerte der Fleckengrößen der abnehmenden Reihe der Individuenzahlen entsprechen. Daraus folgt, daß der Unterschied zwischen den

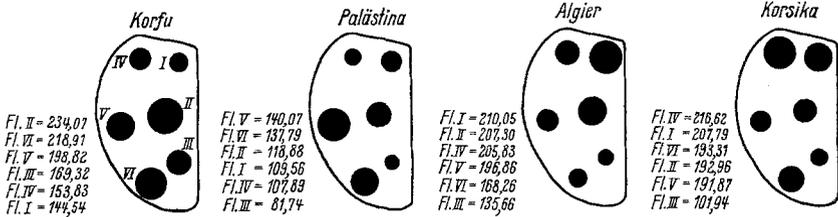


Abb. 1. Abstufung der Pigmentmenge der Elytrenflecken bei vier Populationen der *Epilachna chrysomelina*. Unten links sind die Mittelwerte in abnehmender Reihenfolge angebracht.

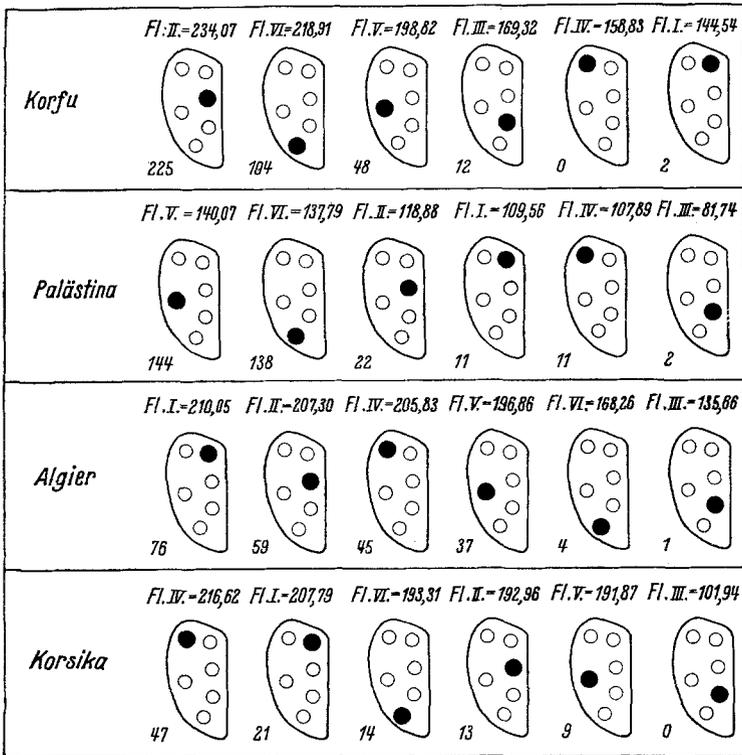


Abb. 2. Abstufung der Pigmentmenge der Elytrenflecken bei vier Populationen der *Epilachna chrysomelina*. Über den Abbildungen sind die Durchschnittsgrößen des jeweilig schwarz ausgefüllten Fleckes, unter den Abbildungen die Anzahl der Individuen bezeichnet, bei denen der entsprechende Fleck der größte ist.

Fleckengrößen in jeder Population, obwohl er nicht groß ist, eine bestimmte Reihenfolge der Fleckengrößen doch determinieren kann.

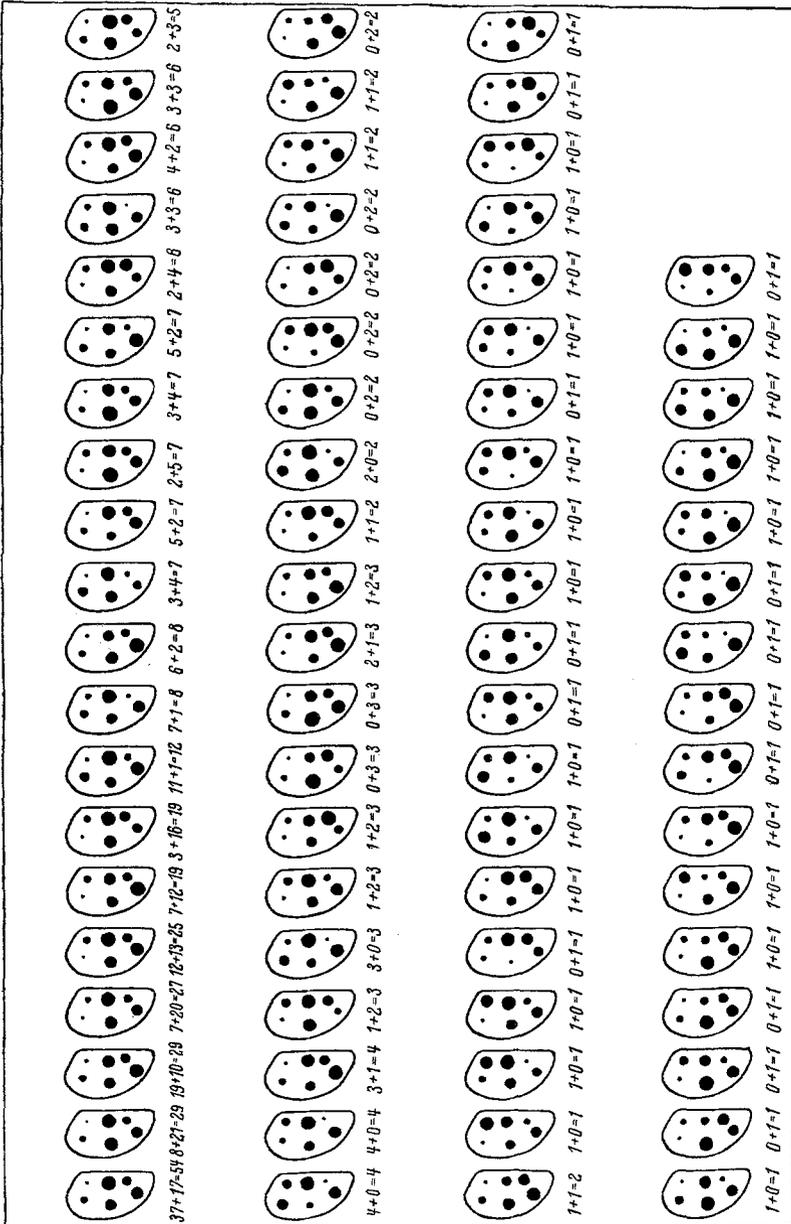


Abb. 3. 76 verschiedene Formen der Pigmentverteilung bei der Korfu-Population. Bei ungerichteter Verteilung der Pigmentmenge auf die sechs Flecken würden 720 verschiedene Formen in gleicher Häufigkeit entstehen. Durch die Gerichtetheit der Pigmentverteilung ist aber die Zahl der verwirklichten Kombinationen auf 76 beschränkt und nicht mit gleicher Häufigkeit verwirklicht.

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 Pigmentmenge-

variation nur je eine Form mit einer ganz bestimmten Reihenfolge und Richtung der Fleckengröße sich verwirklichen, die den Formen entsprechen müssen, welche auf Abb. 1 gezeichnet sind. Wenn aber keine Korrelation zwischen den Fleckengrößen besteht und das Pigment ganz zufällig unter den Flecken verteilt ist, dann sind alle theoretisch möglichen Permutationen aus den sechs Flecken zu erwarten (720 Permutationen). Tatsächlich sind aber diese zwei extremen Fälle bei den vier 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 theoretisch möglichen Formen sich nicht voll verwirklichen kann.

Auf Abb. 3 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 + 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 wenig häufig vertreten. Die häufigste Form, die an der ersten Stelle der Abb. 4 steht, zeigt gerade eine solche Reihenfolge der Fleckengrößen, die der Gesetzmäßigkeit der Pigmentverteilung bei der Korfu-Population entspricht, d. h. II, VI, V, III, IV, I (erste Form der Abb. 2). Die übrigen, auch häufig auftretenden Formen weisen kleine Abweichungen von dieser Reihenfolge der Flecken auf.

Ebenso sind 142 Formen der Pigmentverteilung bei der Palästina-Population auf Abb. 4 dargestellt. Hier findet man unter 458 Individuen 67 Unica, 21 Formen, die nur 2mal und 19 nur 3mal vorkommen. 35 Formen sind öfter vorhanden.

Auf Abb. 5 sind alle Formen (124) der Algier-Population, die sich unter 318 Individuen befinden, dargestellt. Hier zählt man 61 Unica, 26 je 2mal, 14 je 3mal und 23 häufiger vorkommende Formen. Auch bei der Palästina- und der Algier-Population stehen an erster Stelle die aus Abb. 2 folgenden Formen.

Aus diesen drei Beispielen geht hervor, daß die Verteilung des Pigments bei der Korfu-Population strenger determiniert und gerichtet ist als bei den zwei anderen Populationen.

Es ist leicht zu zeigen, daß dieser Gerichtetheit der Pigmentverteilung dieselbe Regelmäßigkeit zugrunde liegt, die von mir bei der *Coccinella 10-punctata* und *Propylaea 14-punctata* beschrieben wurden (ZARAPKIN 1930). Diese Regelmäßigkeit läßt sich auf Abb. 6 durch zwei Reihen von Formen für jede der drei *Epilachna*-Populationen zeigen. Die erste Reihe jeder Population stellt die sie charakterisierende Reihenfolge der Fleckengröße dar, wie sie oben beschrieben wurde. Die zweite Reihe jeder Population gibt die Zahl und Art der Kombinationen der zwei





Kombinationen aus zwei Flecken folgen in zwei anderen Populationen derselben Regel. Die Kombinationen aus drei, vier usw. Flecken, die hier nicht angeführt sind, folgen auch der Kombinationsregel. Die

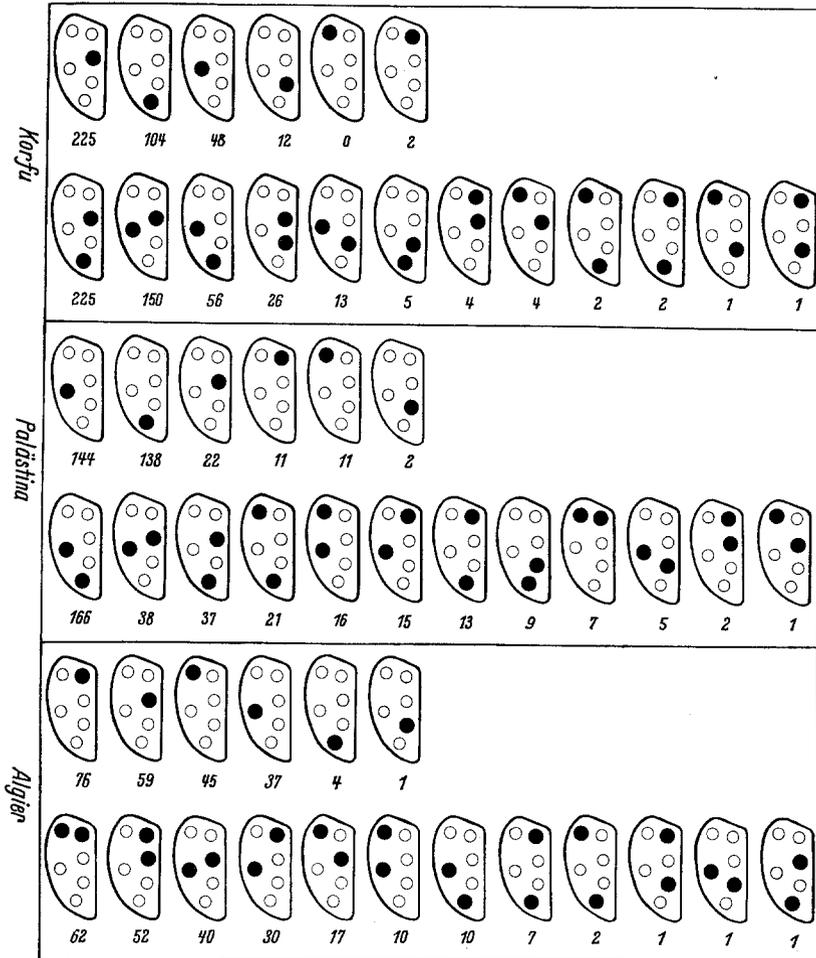


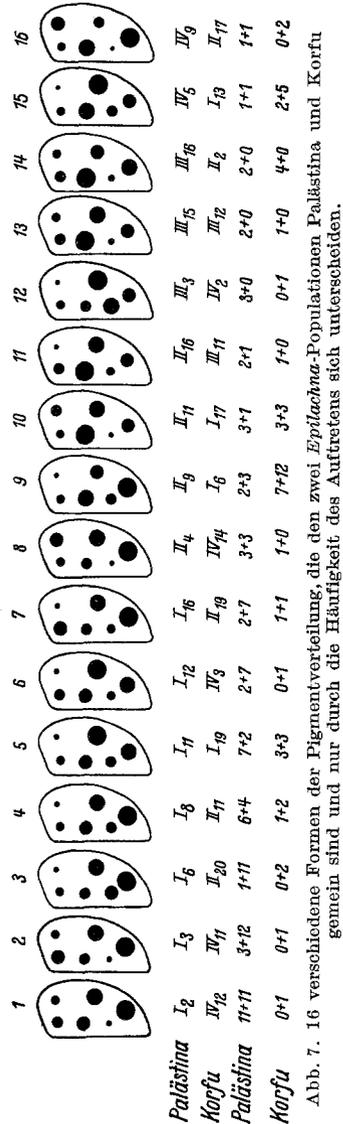
Abb. 6. Gesetzmäßigkeit im Auftreten der zwei größten Flecken bis drei Populationen der *Epilachna chrysopepla*. Für jede Population ist in der oberen Reihe dargestellt, wie oft der betreffende Fleck der größte ist. In den unteren Reihen sind die Häufigkeiten der Kombinationen von den zwei größten Flecken dargestellt.

Kombinationen aus allen sechs Flecken wurden schon von uns auf den Abb. 3, 4 und 5 gezeigt und eingehend analysiert. Jede Form entsteht also nicht zufällig, sondern folgt der für jede Rasse charakteristischen Gerichtetheit.

4. Schlußbemerkungen.

Die Analyse des Pigmentmusters auf den Elytren bei den vier *Epilachna*-Populationen hat gezeigt, daß weder die gesamte Pigmentmenge noch die einzelnen Fleckengrößen auffallende Unterschiede zwischen den systematischen Gruppen zeigen. Die untersuchten Populationen unterscheiden sich aber deutlich durch die Art der Pigmentverteilung auf die sechs Elytrenflecke. Sie unterscheiden sich also durch die Kombination der Merkmale. Dies erinnert an die von HEINCKE beschriebenen Merkmalskombinationen (HEINCKE 1898). Der Unterschied zwischen den Vorstellungen HEINCKES und den meiningen über Art, Rasse und Individuum ist jedoch tief und liegt darin, daß HEINCKE keine andere Gesetzmäßigkeit in der Kombinierung der Merkmale eines einzelnen Individuums gesehen hat, als nur die variationsstatistische, die „nur dem Gesetze des Zufalls folgt“. Bei der Pigmentverteilung unter den sechs Elytrenflecken bei den *Epilachna*-Populationen entstehen aber verschiedene Kombinationen *nicht zufällig*, sondern *gerichtet*.

Die in dieser Arbeit angewandte Methode kann für die Diagnostik der kleinen systematischen Kategorien von Bedeutung sein. HEINCKE hat schon gezeigt, daß man mit Hilfe der Methode der Merkmalskombinationen die Zugehörigkeit einzelner Individuen zur entsprechenden systematischen Sippe bestimmen kann. Kehren wir zu den drei Abb. 3, 4 und 5 zurück, die die gesamte Anzahl der Formen in jeder Population darstellen. Auf jeder dieser Abbildungen 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, 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 Palästina. Auf Abb. 7 sind solche 16 Formen zusammengestellt, die in beiden Populationen vorkommen. Die übrigen Formen sind in beiden Populationen verschieden. Die Ziffern unter den Abbildungen zeigen die Stelle jeder Form auf den Abb. 3 (Korfu) und 4 (Palästina) und die Häufigkeit der Weibchen + Männchen. Die erste Form kommt z. B. sehr oft in der Palästina-Population und nur als Unicum unter den Korfu-Individuen vor. Sie befindet sich an zweiter Stelle der ersten horizontalen Reihe der Abb. 4 (Palästina) und an zwölfter Stelle der vierten Reihe der Abb. 3 (Korfu). Diese Form ist also sehr weit vom Anfang der Reihenfolge der Korfu-Formen verschoben. Die anderen für beide Populationen identischen Formen zeigen auch auffallende Verschiebungen in bezug auf ihre Stellen in den Rassen-Reihenfolgen. Die häufigsten Formen der Palästina-Population sind meistens *Unica* in der Korfu-Population und umgekehrt. Nur drei Formen sind in diesem Sinne Ausnahmen, die ziemlich oft in beiden Populationen vorkommen; das sind die Formen 5, 9 und 10.

Dieselben Resultate würden wir erhalten, wenn wir ebenso die Formen bei anderen *Epilachna*-Populationen vergleichen würden. Aus dieser Analyse geht klar hervor, daß die Feststellung der Reihenfolge der mittleren Fleckengrößen eine erschöpfende Bestimmung der *Epilachna*-Populationen ergibt. Etwas schwerer ist die Zugehörigkeit einzelner Individuen zu einer Rasse oder Population zu bestimmen, da die Gerichtetheit, welche der Pigmentverteilung auf sechs Flecke zugrunde liegt, sich nicht ausnahmslos äußert. Aber auch in diesem Fall kann man durch die Feststellung der Reihenfolge der Fleckengröße die Zugehörigkeit eines einzelnen Individuums zu der einen oder der anderen Rasse mit großer Wahrscheinlichkeit bestimmen.

### 5. Ergebnisse.

1. Die variationsstatistische Analyse des Pigmentmusters auf den Elytren einiger *Epilachna*-Populationen hat gezeigt, daß die Unterschiede zwischen den Populationen in der gesamten Pigmentmenge oder in einzelnen Fleckengrößen nicht charakteristisch sind, weil diese Merkmale sehr stark transgredieren.

2. Die Art der Pigmentverteilung auf die sechs Elytrenflecke ist ganz charakteristisch für jede Population und kann als gutes Merkmal für die Beschreibung der *Epilachna*-Populationen dienen.

3. Der Pigmentverteilung liegt eine Gerichtetheit zugrunde, welche sich in diesem Fall nicht ausnahmslos äußert; sie determiniert aber die Verwirklichung jedes Musters und beschränkt die zufällige Entstehung von Formen.

4. Die Bestimmung der Gerichtetheit in der Mustervariation bei *Epilachna*-Populationen ist von großer diagnostischer Bedeutung. Mit

Hilfe dieser Methode kann man nicht nur Rassen und Populationen trennen, sondern auch meist die Zugehörigkeit eines einzelnen Individuums zu einer systematischen Sippe bestimmen.

---

#### Literaturverzeichnis.

**Dobzhansky, Th. u. N. P. Siverzev-Dobzhansky:** Die geographische Variabilität von *Coccinella septempunctata* L. Biol. Zbl. **1927**. — **Moderegger, Ursula:** Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden III. Zur Variabilität von *Coccinella 14-pustulata* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **26** (1933). — **Timoféeff-Ressovsky, N. W. u. S. R. Zarapkin:** Zur Analyse der Formvariationen. I. Eine graphische Darstellungsmethode der Abhängigkeit zwischen der Variabilität zweier Größen. Biol. Zbl. **52** (1932). — **Vogt, O. u. S. R. Zarapkin:** Über dysnomische Variabilität und ihre nosologische Bedeutung. J. Psychol. u. Neur. **39** (1929). — **Zarapkin, S. R.:** Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden. I. Allgemeine Einleitung und Analyse der I. Pigmentierungsetappe bei *Coccinella 10-punctata*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17** (1930). — Über gerichtete Variabilität bei Coccinelliden. II. Entwicklung der komplizierten Zeichnungsformen bei *Propylaea 14-punctata* Muls. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **18** (1930). — **Zarapkin, S. R. u. H. A. Timoféeff-Ressovsky:** Zur Analyse der Formvariationen. II. Einige Gesetzmäßigkeiten in der Variabilität der Fleckenform bei *Epilachna chrysamelina* F. Naturwiss. **22—24** (1932).

---