

(Aus dem Morphologisch-Biologischen Institut der Universität in Zagreb.)

DIE CHROMOSOMENZAHLEN IN DER SPERMATOGENESE DER TAGFALTER.

Von

ZDRAVKO LORKOVIĆ.

Mit 13 Textabbildungen (46 Einzelbildern).

(Eingegangen am 31. März 1941.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	155
II. Material und Methodik	156
III. Die Chromosomenzahlen.	159
Allgemeine Übersicht über die Chromosomenzahlen der Tagfalter . .	163
Niedrigste und höchste Chromosomenzahlen	165
Vervielfachte Zahlen	165
Größe und Form der Chromosomen	166
IV. Die Regel der Zahlenkonstanz und deren Abweichungen	167
V. Niedrige Chromosomenzahlen und deren Entstehung	170
VI. Vervielfachte Chromosomenzahlen und deren Entstehung.	175
Das Vorkommen und Aussehen vervielfachter Sätze	175
Entstehungsweise vervielfachter Sätze	178
a) Die Neubildung der Spindelfaseransatzstelle	178
b) Die Beziehung zwischen der Zahl und Größe der Chromosomen	179
c) Das Verhalten der Chromosomen verschiedenzahliger Sätze in der	
Kreuzung	180
d) Isoliertheit vervielfachter Sätze in der Chromosomenzahlenreihe	180
e) Isometrie der Chromosomen in den vervielfachten Sätzen . .	181
VII. Die Änderung der Chromosomenzahlen und die Außenfaktoren . . .	182
VIII. Der systematische Wert des Karyotypus bei den Lepidopteren . . .	183
1. Abweichende Grundzahlen	183
2. Chromosomenzahlen nahe verwandter Arten	188
Zusammenfassung	189
Schriftenverzeichnis	190

I. Einleitung.

Bis vor etwa 10 Jahren gab es keine zusammenfassende Bearbeitung und Darstellung der Chromosomen und Chromosomenzahlen der Schmetterlinge, wenn auch verstreut bereits vereinzelte Angaben mehrerer Forscher (KERNEWITZ, DONCASTER, FEDERLEY, HARRISON, SEILER, CRETSCHMAR u. a.) vorlagen. Diesem Mangel hat BELIAJEFF (1930) abgeholfen, der von den meisten Lepidopterenfamilien je einige Arten zur Untersuchung heranzog und auf Grund seiner Ergebnisse einige allgemeine Grundsätze über die Schmetterlingschromosomen und deren Zahlen aufstellen konnte. Das Wichtigste seiner Resultate ist die Feststellung, daß bei allen Lepidopterenfamilien dieselbe Grundzahl (30 oder 31) vorhanden ist und daß somit „die karyotypischen Veränderungen in der Evolution der Ordnung nur eine ziemlich sekundäre Rolle haben spielen können“.

Chromosomenuntersuchungen verschiedener Tagfalterarten, die ich im Zusammenhang mit einigen speziellen Fragen durchführte, ergaben Resultate, die sich nicht ohne weiteres in die oben erwähnten allgemeinen Feststellungen einfügen ließen, was mich zu einer eingehenderen Untersuchung der Tagfalterchromosomen veranlaßte. Dabei fand ich die Hauptergebnisse BELIAJEFFS zum großen Teil bestätigt, aber ich stieß auch auf Chromosomenverhältnisse, die bei Schmetterlingen bisher nicht bekannt waren und nicht nur von speziellem Interesse sind, sondern auch allgemeine Ausblicke auf den Mechanismus der Änderung der Chromosomenzahlen erlauben.

Da bisher von den meisten Schmetterlingsfamilien nur einzelne Arten untersucht worden sind, hielt ich es für zweckmäßig, von einer enger umgrenzten Gruppe mehrere Arten zu untersuchen. Meine Wahl fiel auf die Tagfalter (*Rhopalocera*), mit deren Gruppe ich mich schon seit längerer Zeit befasse; bei Bastardierungsversuchen mit Pieriden habe ich über die Chromosomen dieser Familie bereits einige Erfahrungen gesammelt. Die Tagfalter sind auch deswegen für solche Untersuchungen sehr geeignet, weil ihre Formen (Arten, Rassen usw.) heute schon so genau bekannt sind, daß zuverlässige Angaben über verwandtschaftliche und systematische Beziehungen vorliegen, was ja für die richtige Beurteilung der Chromosomenverhältnisse von größter Wichtigkeit ist. Die möglichst lückenlose Untersuchung einer einheitlichen und zugleich artenreichen Gattung, z. B. *Polyommatus (Lycaena)*, die in Europa etwa 30 Arten zählt, während im paläarktischen Gebiet über 100 Arten vorkommen, versprach interessante Ergebnisse bezüglich der Zahlenkonstanz der Chromosomen bzw. ihrer Änderung. Die bisherigen Untersuchungen haben diese Erwartung nicht nur erfüllt, sondern noch übertroffen. Aber auch die artenarme Gattung *Leptidea* lieferte ebenso bemerkenswerte Befunde, die sich allerdings schwer mit den bisherigen Ansichten über die Chromosomenzahlen der Schmetterlinge in Einklang bringen lassen.

Die Abhandlung FEDERLEYS (1938), die sich in ähnlicher Weise mit dem gleichen Thema beschäftigt, kam erst in meine Hände, nachdem das Manuskript meiner Arbeit abgeschlossen und an die Schriftleitung abgegeben war. Ich konnte aber auf die wesentlichsten Untersuchungsergebnisse FEDERLEYS nachträglich noch Bezug nehmen.

Die Untersuchungen wurden zum guten Teil während eines längeren, vom französischen Unterrichtsministerium ermöglichten Aufenthalt in Frankreich durchgeführt. Herrn Prof. Dr. R. JEANELL vom Entomologischen Laboratorium des Nationalmuseums in Paris wie auch seiner Assistenten F. LECERF und CH. BOURSIN gebührt mein Dank für die mir jederzeit bereitwillig gebotene Unterstützung. Nicht zuletzt möchte ich meinem hochverehrten Chef, Herrn Prof. Dr. B. ZARNIK, für manche Anregung und seine stets fördernde Kritik meine Dankbarkeit zum Ausdruck bringen.

II. Material und Methodik.

Zur Untersuchung wurden nur die europäischen Tagfalter herangezogen, und zwar hauptsächlich die Pieriden, Papilioniden und die

Unterfamilie *Polyommata* (*Lycaenini*) von den *Lycaeniden*. Von den übrigen Familien oder Gattungen, deren Chromosomenzahlen noch nicht bekannt waren, wurden nur einzelne Arten herausgegriffen. Von den europäischen *Pieriden* sind fast alle leichter zugänglichen Arten untersucht worden, 15 an der Zahl; von den *Lycaeniden* alle 5 europäischen *Cupido* (*Everes*), ferner 14 Arten der Gattung *Polyommatus* (*Lycaena*), 1 *Catochrysopinae*, 1 *Lycaenopsinae* und 4 *Glaucopsychninae*. Außer diesen Gruppen war es notwendig, auch die *Satyrinen* und *Hesperiden* etwas eingehender zu untersuchen, da sich bei ihnen interessante Verhältnisse herausstellten, aber vor der Veröffentlichung der Arbeit FEDERLEYS noch nichts über ihre Chromosomenzahlen bekannt war. Selbst die Anschauungen FEDERLEYS über die Chromosomenverhältnisse bei den *Satyrinen* haben durch meine Befunde beträchtliche Änderungen erfahren. Besonders wurden die Chromosomenzahlen nahe verwandter Arten beachtet, deren systematische Stellung selbst Spezialisten manchmal Schwierigkeiten bereitet.

Zum Unterschied von der bisher fast ausschließlich angewandten Methode, zum Zwecke des Studiums der Schmetterlingschromosomen Reifeteilungen in den Hoden erwachsener Raupen zu untersuchen, hielt ich mich überwiegend an die Untersuchung der Hoden des Falterstadiums. Wenn mit diesem Verfahren der Nachteil verbunden ist, daß häufig auch bei frisch ausgeschlüpften Faltern keine geeigneten Äquatorialplatten mehr zu finden sind, sondern nur atypische Teilungen, so bietet es doch andererseits den großen Vorzug, daß man nicht erst Raupen zu suchen und großzuziehen, sondern nur die weit leichter gewinnbaren Falter zu sammeln hat. Ein besonderer Vorteil liegt aber darin, daß so auch auf Reisen leicht Material für Untersuchungen gesammelt werden kann, während das Suchen von Raupen oder Puppen bei beschränkter Zeit nur selten gelingt.

Gegen die Verwendung der Falterhoden zur Feststellung der Chromosomenzahl dürfte kaum ein Einwand erhoben werden können. Zwischen den typischen und atypischen Reifeteilungen gibt es keine Übergangsstufen, in denen die beiden Teilungsvorgänge nicht jederzeit mit Sicherheit zu unterscheiden wären. Bei allen Tagfaltern sind atypische Teilungen mit ihren völlig unregelmäßigen Chromatinklumpen, in denen einzelne Chromosomen gar nicht oder sehr schwer erkennbar sind, auf den ersten Blick von typischen regelmäßigen Äquatorialplatten zu unterscheiden. Obschon im Falterstadium atypische Teilungen bedeutend überwiegen, so sind doch in den meisten Fällen auch noch normale Teilungen zu finden. Ein bequemer Wegweiser beim Erkennen der beiden Teilungsmodi ist die bekannte Tatsache, daß in derselben Cyste niemals typische und atypische Spermatocyten nebeneinander vorkommen (GATENBY, FEDERLEY, CRETSCHMAR u. a.). Auch ließen sich in keinem Falle, wo sowohl Raupen als auch Falter einer Art untersucht wurden, die geringsten Unterschiede in bezug auf die Zahl und Form der Chromosomen feststellen. Die einzige Abweichung, die zu bemerken war, betraf die Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte, da diese in Äquatorialplatten aus Falterhoden nicht immer so regelmäßig kreisrund und in einer Ebene angeordnet sind wie bei Raupen, was wohl in dem beschränkten Raum, der solchen Cysten im Falterhoden zur Verfügung steht, seinen Grund haben dürfte.

Was allerdings die Häufigkeit typischer Teilungen anbetrifft, so lassen Falterhoden gelegentlich manches zu wünschen übrig. Es gibt Arten und ganze Gruppen, bei denen typische Reifungsteilungen fast stets in Falterhoden zu finden sind, während bei anderen Gruppen auch in den jüngsten Faltern kaum noch typische Mitosen vorkommen. Eine allgemein gültige Regel läßt sich in dieser Beziehung nicht aufstellen, da das Vorkommen bzw. Fehlen der typischen Mitosen außer

von der systematischen Zugehörigkeit auch von anderen Umständen abhängt. Am häufigsten findet man übersichtliche Äquatorialplatten bei Faltern von Lycaeniden, bei denen sogar gänzlich abgeflogene alte Falter manchmal noch gute Mitosen enthalten. Ähnliches gilt für die meisten Pieriden, bei denen Falter der *Euchloë*-Arten aus sogar 2mal überwinterten Puppen noch reichliche Reifeteilungen mit klaren Äquatorialplatten enthalten. Eine Ausnahme bilden unter den Pieriden die auch sonst fernstehenden *Leptidea*-Arten, bei denen nur frisch ausgeschlüpfte Falter der Sommergeneration noch eine oder zwei Cysten mit einer der beiden Reifeteilungen, meistens der zweiten, beherbergen, während Hoden von Faltern aus überwinterten Puppen nur ganz ausnahmsweise geeignete Teilungsfiguren enthalten.

Auch bei einigen Gattungen der Nymphaliden (*Neptis*, *Vanessa*) und Satyriden (*Pararge*, *Epinephele*, *Coenonympha*) gibt es in frischen Faltern noch genügend brauchbare Teilungen. Anders steht es hingegen bei vielen Papilioniden, einigen Gattungen der Nymphaliden (*Melithaea*), Satyriden und Hesperiden; bei *Erebia*- und *Melanargia*-Arten sowie den meisten Hesperiden muß man schon viele frischgeschlüpfte Falter untersuchen, bis man auf eine brauchbare Äquatorialplatte stößt. Bei *Erebia ottomana* traf ich unter 10 ganz jungen Faltern mit noch weichen Flügeln keine einzige typische Teilung mehr.

Die Beschaffenheit der Teilungsfiguren des Falterhodens ist ferner auch vom Entwicklungsmodus der Puppe abhängig. Im allgemeinen verhalten sich Falter nach subitaner Puppenentwicklung günstiger als Falter aus überwinterten Puppen, was in deren verhältnismäßig länger dauernden Entwicklung seinen Grund hat. Überwinterte Falter sind nicht verwendbar, da ihre Hoden weder Spermatocyten noch Spermien mehr enthalten und bereits in Rückbildung begriffen sind.

Wenn man also für die Untersuchung der Chromosomen Falterhoden verwenden will, muß man, je nach der systematischen Gruppe, Hoden mehrerer möglichst junger Falter fixieren, um sicher zu gehen, daß man typische Reifeteilungen findet.

In Fällen, in denen es sich um die Feststellung der Chromosomenzahl ganz nahe verwandter Arten handelt, die selbst im Falterstadium meist nur von Spezialisten unterschieden werden können, während Raupen oder Puppen vielfach gar nicht bekannt oder nicht voneinander zu unterscheiden sind, ist man, falls man nicht eine Zucht anlegen kann, ausschließlich auf die Untersuchung der Falterhoden angewiesen. Der getrocknete Falter bleibt dann auch als Beleg für die Richtigkeit der systematischen Bestimmung erhalten, während sich Raupen oder Puppen schwer oder gar nicht in ihrer völligen Naturtreue erhalten lassen.

Wie bereits erwähnt, bewährt sich die Entnahme der Falterhoden besonders gut auf Reisen, da das Aufziehen und Halten der Raupen auf längere Zeit sehr umständlich wäre. Ist man während des Tages unterwegs, so führt man sie am besten am Abend in der Unterkunft oder wenn dort keine geeigneten Lichtverhältnisse herrschen, noch an demselben Nachmittag aus. Der Falter wird wie gewöhnlich aufgespießt und mit ausgebreiteten Flügeln so auf einer Korkplatte aufgesteckt, daß der Hinterleib auf die Unterlage zu liegen kommt. Die mittleren 3—4 Tergiten des Abdomens werden von hinten nach vorne aufgeschnitten und mit einer Pinzette offen gehalten; mit einer anderen werden die Hoden herausgenommen. Häufig schrumpft der Hinterleib des am Morgen oder Vormittag gefangenen Falters bis zum Abend schon ziemlich ein, so daß die Hoden nicht leicht zu finden sind. In solchem Falle genügt es, einen Tropfen Wasser in das geöffnete Abdomen einzuführen, die Eingeweide samt den Hoden treten dann deutlich hervor. Allerdings muß die Entnahme sofort erfolgen, damit es nicht zu einer Schädigung des Gewebes kommt.

Zum Fixieren der Hoden wurde BOUVINSche Flüssigkeit angewandt, die für meinen Zweck stets gute Resultate lieferte. Die beiden Reifeteilungen, die ja für die Feststellung der Chromosomenzahlen allein ins Frage kommen, zeigen fast keinen Unterschied gegenüber der Fixierung mit Flemming. Spermatogonienteilungen werden weniger befriedigend fixiert, doch gibt in dieser Beziehung bei

Schmetterlingen auch Flemming keine wesentlich besseren Resultate. Vor anderen Fixierungsgemischen, namentlich FLEMMINGScher Lösung, hat die BOUINSche Flüssigkeit den Vorteil, daß eine Einwirkung von $\frac{1}{2}$ Stunde genügt, während auch bedeutend längere Einwirkung nicht schädlich ist, was bei dem sonst so geeigneten Gemisch von CARNOY der Nachteil ist. Auch die Nachbehandlung ist einfach. Die BOUINSche Lösung ist daher besonders für Reisen geeignet. Ich verfähre nach einer in unserem Institut gebräuchlichen Methode: Nach dem Abspülen mit 80%igem Alkohol kommen die Objekte in Glastuben mit einem Gemisch von 80 Teilen 96%igem Alkohol und 16 Teilen konzentrierter Lösung von Lithiumkarbonat. Der darin enthaltene feine Niederschlag von Lithiumkarbonat zieht die Pikrinsäure in wenigen Stunden aus dem Objekt. Die Objekte können in diesem Gemisch beliebig lange gehalten werden. Vor der Weiterbehandlung wird mit 70%igem Alkohol abgespült, wodurch der Niederschlag restlos entfernt wird.

Geschnitten wurde 6—8 μ und gefärbt mit HEIDENHAINS Hämatoxylin.

Sämtliche Abbildungen in dieser Arbeit sind mit ABBESchem Zeichenapparat, Leitz-Apochromat 2 mm, Okular K 12 (15mal), bei 170 mm Tubuslänge auf dem Arbeitstisch gemacht, was einer 1430fachen Vergrößerung entspricht. Für den Druck wurden die Abbildungen auf 1325fache Vergrößerung reduziert.

III. Die Chromosomenzahlen der *Rhopalocera* und *Hesperoidea*.

In der Tabelle 1 sind 85 von mir untersuchte Tagfalterarten mit ihren Chromosomenzahlen angeführt. Von 58 Arten waren die Chromosomenzahlen bisher noch nicht bekannt, von weiteren 5 nicht in der Spermatogenese. Die übrigen Tagfalterarten, deren Chromosomenformel uns bereits bekannt ist, größtenteils durch das Verdienst FEDERLEYS, sind in der Tabelle 2 enthalten.

Da nur die wenigsten der von mir angegebenen Fundorte bekannt sein dürften, sei im folgenden Verzeichnis die Lage der angeführten Orte näher erläutert.:

<i>Boussens</i> , Ort in Südfrankreich im Departement Hte Garonne,	<i>Ozalj</i> , Ort 50 km westlich von Zagreb,
<i>Digne</i> (les Baines), Frankreich, Basses Alpes,	<i>Podsused</i> , Ort an der Save, 10 km westlich von Zagreb,
<i>Eze</i> , Ort an der franz. Riviera, unweit von Nizza,	<i>Samobor</i> , Ort 20 km südwestlich von Zagreb,
<i>Fontainebleau</i> , Wald 60 km südöstlich von Paris,	<i>Sevnica</i> , Ortschaft an der Save in Slowenien,
<i>Gavarnie</i> , Hautes Pyrénées (1350 m),	<i>Split</i> , Hafenstadt in Dalmatien,
<i>Gračani</i> , Dorf bei Zagreb, am Fuße des Sljeme-Gebirges,	<i>Stenjevec</i> , Dorf 5 km westlich von Zagreb,
<i>Jelsa</i> , Ort auf der Insel Hvar in Dalmatien,	<i>St.-Germain en Laye</i> , Städtchen bei Paris,
<i>Krnica</i> , Tal in den Julischen Alpen (1000—1400 m),	<i>St. Martin-Vesubie</i> , Alpes Maritimes, 1000 m,
<i>Krško</i> , Ort an der Save in Slowenien,	<i>Triglav</i> , der höchste Gipfel der Julischen Alpen (2864 m),
<i>Levens</i> , Ort bei Nizza,	<i>Velebit</i> , Küstengebirge in Kroatien, 1758 m,
<i>Makarska</i> , Stadt in Dalmatien,	<i>Veles</i> , Städtchen am Vardarfluße in Mazedonien,
<i>Marjan</i> , Halbinsel neben Split in Dalmatien,	<i>Vence</i> , Ort bei Nizza,
<i>Nice</i> , Nizza,	<i>Vernet-les-Bains</i> , Pyrénées orientales, 600 m.
<i>Oštrc</i> , Berg im Samoborer Gebirge bei Zagreb (753 m),	

Tabelle 1.

Spezies	Haploidzahl der Chromo- somen in der Metaphase der		Zahl der unter- such- ten Indivi- duen	Lokalität
	I. Reife- teilung	II. Reife- teilung		
RHOPALOCERA.				
Familie <i>Pieridae</i> .				
Subfamilie <i>Dismorphinae</i> .				
1. <i>Leptidea sinapis</i> L.	28	28	1	Krško
	29	29	2	Krško, Podsused
	30	30	1	Krško
	31	31	1	Podsused
	34	34	2	Podsused
	35	35	2	Podsused
	39	39	2	Podsused
	41	41	2	Fontainebleau
2. <i>Leptidea morsei</i> FENT.	54	54	9	Podsused, Samobor. Zagreb
	53	53	1	Podsused
3. <i>Leptidea duponcheli</i> STGR.	104	104	4	Digne, Veles
Subfamilie <i>Pierinae</i> .				
4. <i>Gonepteryx rhamni</i> L.	31	31	3	Zagreb, Moskau (BELIAJEFF)
	32	32	1	Gračani
5. <i>Colias croceus</i> FOURC.	31	31	5	Zagreb
6. <i>Colias hyale</i> L.	31	31	2	Zagreb, Vence
7. <i>Euchloë cardamines</i> L.	31	31	2	Podsused, Levens
8. <i>Euchloë crameri romana</i>	31	31	2	Marjan, Veles
<i>Euchloë crameri occidentalis</i> VRTY.	31	31	2	Nice
9. <i>Aporia crataegi</i> L.	26	26	1	Zagreb
10. <i>Pieris daphidicae</i> L.	26	26	1	Zagreb
11. <i>Pieris napi</i> L.	25	25	4	Zagreb, St.-Germain-en-Laye
<i>Pieris napi bryoniae</i> OCHS.	25	25	1	Krnica
12. <i>Pieris ergane</i> HBN.	26	26	4	Split, Makarska
13. <i>Pieris manni</i> MAYER	25	25	10	Zagreb, Split, Nice, Eze, St.-Martin-Vesubie
14. <i>Pieris rapae</i> L.	25	25	8	Zagreb, Podsused
15. <i>Pieris brassicae</i> L.	15	15	1	Samobor
Familie <i>Papilionidae</i> .				
Subfamilie <i>Papilioninae</i> .				
16. <i>Papilio machaon</i> L.	30	30	2	Podsused, Fontainebleau
17. <i>Papilio alexanor</i> ESP.	30	30	1	St. Martin-Vesubie
18. <i>Papilio feisthameli</i> DUP.	30	30	3	Vernet-les Bains
19. <i>Papilio podalirius</i> L.	30	30	2	Zagreb, Podsused
Subfamilie <i>Zerynthiinae</i> .				
20. <i>Zerynthia polyxena</i> SCHIFF.	31	31	5	Podsused
Subfamilie <i>Parnassiinae</i> .				
21. <i>Parnassius apollo</i> L.	30	30	2	Velebit, Gavarne

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Spezies	Haploidzahl der Chromosomen in der Metaphase der		Zahl der untersuchten Individuen	Lokalität
	I. Reifeteilung	II. Reifeteilung		
Familie <i>Lycaenidae</i> .				
Subfamilie <i>Lycaeninae</i> ¹ .				
22. <i>Lycaena</i> ² <i>dorilis</i> HUFN.	24	24	1	Ozalj
23. <i>Lycaena phlaeas</i> L.	24	24	2	Zagreb
Subfamilie <i>Polyommatinae</i> ³ .				
24. <i>Syntarucus telicanus</i> LANG.	24	—	1	Makarska
25. <i>Scolitantides orion</i> PAL.	23	23	1	Podsused
26. <i>Philotes vicrama</i> MR.	24	—	1	Zagreb
27. <i>Glaucopsyche arion</i> L.	23	—	1	Stenjevec
28. <i>Glaucopsyche cyllarus</i> ROTT.	23	—	1	Oštrc
29. <i>Celastrina argiolus</i> L.	25	25	1	Podsused
30. <i>Cupido</i> ⁴ , <i>argiades</i> PALL.	24	24	15	Zagreb, Podsused, Boussens
31. <i>Cupido alceas</i> HFFGG.	26	26	9	Podsused, Stenjevec
	25	25	4	Vernet-les-Bains
32. <i>Cupido decolorata</i> STGR.	25	25	26	Podsused, Samobor, Stenjevec
33. <i>Cupido minimus</i> FUESSL.	24	24	1	Podsused
34. <i>Cupido sebrus</i> OCHS.	24	—	2	Vence
35. <i>Polyommatus</i> ⁵ <i>argyrognomon</i> BERGSTR. <i>euergetes</i> STAUD.	24	24	2	Zagreb, Stenjevec
36. <i>Polyommatus idas croatica</i> GRD.	24	—	2	Velebit (Metla, 1300 m)
<i>Polyommatus idas armaricana</i> OBTH.	24	24	1	Fontainebleau
37. <i>Polyommatus argus</i> L.	23	23	3	Zagreb, Fontainebleau
38. <i>Polyommatus eumedon</i> ESP.	24	24	2	Velebit (Visočica, Metla, 1300 bis 1550 m)
39. <i>Polyommatus medon</i> HUFN. (<i>astrarche</i>)	24	24	1	Makarska
40. <i>Polyommatus semiargus</i> ROTT.	24	24	2	Vence, Samobor
41. <i>Polyommatus eros</i> OCHS.	23	23	1	Velebit (Sv. Brdo, 1753 m)
42. <i>Polyommatus icarus</i> ROTT.	23	23	2	Zagreb, Nice
43. <i>Polyommatus thersites</i> CANT.	24	24	4	Podsused, Veles
44. <i>Polyommatus amandus</i> SCHN.	24	24	2	Digne, Vence
45. <i>Polyommatus hylas</i> ESP.	24	24	1	Vence
46. <i>Polyommatus bellargus</i> ROOT.	45	45	7	Samobor, Makarska, Jelsa, Fontainebleau
47. <i>Polyommatus coridon</i> PODA.	90	90	8	Sevnica, Samobor, Velebit
48. <i>Polyommatus meleager</i> ESP.	24	24	6	Samobor

¹ Da die üblichen alten Systeme der *Polyommatae* (*Lycaeninae* auct.) im SEITZ, STAUDINGER-REBEL, SPULER usw. nicht einmal auf der Unterscheidung der grundsätzlichen Typen dieser Gruppe basieren, sondern ein völliges Durcheinander darstellen, folgt die Anordnung der *Polyommatae* hier dem neuen System von FORSTER (1938), das in seinen Hauptzügen mit dem Entwurf meines Systems (1930/31) im allgemeinen übereinstimmt, obwohl es von diesem hier und da durch beträchtliche Änderungen, Ergänzungen und Verbesserungen abweicht.

² *Chrysophanus* auct. — ³ *Lycaeninae* auct. — ⁴ *Everes* auct. — ⁵ *Lycaena* auct.

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Spezies	Haploidzahl der Chromosomen in der Metaphase der		Zahl der untersuchten Individuen	Lokalität
	I. Reifeteilung	II. Reifeteilung		
Familie Nymphalidae .				
Subfamilie Satyrinae .				
49. <i>Coenonympha arcania</i> L.	32	32	1	Fontainebleau
50. <i>Coenonympha tiphon occupata</i> RBL.	29	29	2	Velebit (Visočica, 1550 m)
51. <i>Epinephele jurtina</i> L.	29	29	2	Zagreb, Fontainebleau
52. <i>Satyrus hermonie</i> L.	29	29	1	Samobor
53. <i>Satyrus dryas</i> SCOP.	—	—	1	Podsused. 54 Spermatogonien
54. <i>Pararge megaera</i> L.	29	29	1	Zagreb
<i>Pararge megaera lyssa</i> B.	29	29	3	Makarska
55. <i>Pararge maera pannonica</i> LRK.	28	28	1	Samobor
<i>Pararge maera adrasta</i> HB.	28	28	2	Digne
56. <i>Melanargia galathea</i> L.	24	—	1	Samobor, Lourdes. 48 Spermatogonien
57. <i>Melanargia lachesis</i> HBN.	—	24	1	Vernet-les-Bains
58. <i>Erebia epiphron cassiope</i> F.	17	17	1	Velebit (Zavižan, 1600 m)
59. <i>Erebia pharte</i> HBN.	19	—	1	Triglav-Gebiet
60. <i>Erebia medusa</i> F.	—	—	1	Velebit. 22 Spermatogonien
61. <i>Erebia oëme</i> HBN.	14	14	2	Velebit. 2n=28
62. <i>Erebia melas</i> HRBST.	21	21	5	Velebit (1700 m), auch Zucht in Zagreb
63. <i>Erebia nerine</i> FRR.	22	22	1	Julische Alpen
64. <i>Erebia glacialis</i> ESP.	19	19	2	Triglav (2400 m)
65. <i>Erebia pronoe</i> ESP.	—	—	1	Velebit. Eireifung 19, Spermatogonien 38
66. <i>Erebia gorge</i> ESP.	21	21	2	Velebit, Triglav-Gebiet 2000m
67. <i>Erebia aethiops</i> ESP.	—	21	1	Stenjevec
68. <i>Erebia ottomana</i> H.-S.	40	40	2	Velebit, Zucht in Zagreb
Subfamilie Nymphalinae .				
69. <i>Argynnis euphrosine</i> L.	31	31	1	Fontainebleau
70. <i>Argynnis adippe</i> L.	29	29	1	Fontainebleau
71. <i>Melitaea aurinia</i> ROTT.	30	30	1	Fontainebleau
72. <i>Vanessa polychloros</i> L.	31	31	1	Fontainebleau
73. <i>Vanessa xanthomelas</i> ESP.	31	31	1	Samobor
74. <i>Pyrameis cardui</i> L.	31	31	1	Zagreb
75. <i>Araschnia levana</i> L.	31	31	2	Stenjevec, Zagreb
76. <i>Neptis aceris</i> LEP.	30	30	2	Stenjevec, Krško
Familie Libytheidae .				
77. <i>Libythea cellis</i> FUESSL.	31	31	1	Velebit, 800 m
HESPEROIDEA.				
Familie Hesperiidae .				
78. <i>Augiades sylvanus</i> ESP.	29	—	2	Zagreb
79. <i>Thanaos tages</i> L.	31	31	1	Podsused
80. <i>Hesperia alveus</i> L.	24	24	2	Stenjevec
81. <i>Hesperia serratulae</i> RMB.	30	—	1	Fontainebleau
82. <i>Hesperia onopordi</i> RMB.	30	30	1	Vence
83. <i>Hesperia sao</i> HBN.	—	31	1	Ljubljana
84. <i>Hesperia orbifer</i> HBN.	—	30	1	Split
85. <i>Carcharodus alceae</i> ESP.	31	31	1	Samobor

Tabelle 2.

Spezies	Haploide Chromosomenzahl		Spezies	Haploide Chromosomenzahl	
	Spermatogenese	Oogenese		Spermatogenese	Oogenese
Familie Papilionidae.			23. <i>Argynnis aglaja</i> L.	29	29
1. <i>Papilio rutulus</i>	28	—	24. <i>Argynnis paphia</i> L.	29	29
2. <i>Parnassius mnemosyne</i> L.	—	29	25. <i>Argynnis niobe</i> L.	29	29
Familie Pieridae.			Subfamilie <i>Satyrinae.</i>		
3. <i>Colias palaeno</i> L.	31—32	31	26. <i>Erebia ligea</i> L.	—	29
4. <i>Colias hecla</i> LET.	—	31	27. <i>Erebia lappona</i> ESP.	—	28
Familie Nymphalidae.			28. <i>Erebia dissa</i> THNB.	—	29
5. <i>Limenitis populi</i> L.	30	30	29. <i>Oeneis jutta</i> HBN.	—	32
6. <i>Limenitis camilla</i> SCHIFF.	31	—	30. <i>Satyrus semele</i> L.	29	29
7. <i>Vanessa antiopa</i> L.	30—31	31	31. <i>Pararge aegeria</i> L.	28	28
8. <i>Vanessa urticae</i> L.	31	—	32. <i>Pararge hiera</i> F.	29	29
9. <i>Polygonia c-album</i> L.	31	31	33. <i>Aphantopus hyperantus</i> L.	—	29
10. <i>Pyrameis atalanta</i> L.	31	—	34. <i>Coenonympha iphis</i> SCHIFF.	—	29
11. <i>Melithaea matura</i>	31	—	35. <i>Coenonympha pamphilus</i> L.	29	28, 29
12. <i>Melithaea iduma</i> DALM.	—	31	Familie Lycaenidae.		
13. <i>Melithaea cinxia</i> L.	—	31	36. <i>Thecla pruni</i> L.	23	—
14. <i>Melithaea athalia</i> ROTT.	31	31	37. <i>Callophrys rubi</i> L.	—	23
15. <i>Argynnis aphirape</i> HBN.	30	30	38. <i>Zephyrus betulae</i> L.	—	16?
16. <i>Argynnis selene</i> SCHIFF.	30	30	39. <i>Chrysophanus virgaureae</i> L.	24	24
17. <i>Argynnis pales</i> SCHIFF.	30	29—30	40. <i>Chrysophanus hippothoe</i> L.	—	24
18. <i>Argynnis freija</i> THNB.	31	31	41. <i>Lycaena optilete</i> KNOCH	24	24
19. <i>Argynnis frigga</i> THNB.	—	31	Familie Hesperiidae.		
20. <i>Argynnis thore</i> HBN.	—	30	42. <i>Adopoea lineola</i> L.	29	29
21. <i>Argynnis ino</i> ROTT.	12—13	13—14	43. <i>Hesperia malvae</i> L.	—	31
22. <i>Argynnis lathonia</i> L.	30	30			

Die Zahl der von jeder Art bzw. jedem Individuum durchgesehenen Äquatorialplatten ist in der Tabelle nicht angeführt. Sie liegt durchschnittlich zwischen 10 und 30. Von Arten, denen entweder wegen ihrer abweichenden Chromosomenzahl oder aus anderen Gründen besonderes Interesse gewidmet wurde, sind sämtliche klaren Platten durchgezählt worden (in einem Falle 64). Nur für *Erebia aethiops*, *Glaucopsyche arion*, *Polymmatos eros* und *Hesperia orbifer* beruhen meine Angaben auf nicht mehr als 2—3 Zählungen, da nur soviel brauchbare Platten zu finden waren. Bei *Erebia medusa* waren zwar keine Reifeteilungen vorhanden, aber an 4 Spermatogonienteilungen konnte dank den großen Chromosomen genau die diploide Chromosomenzahl festgestellt werden. Ähnlich, jedoch weniger sicher, konnte auch die diploide Chromosomenzahl bei *Erebia pronoë* und *Satyrus dryas* festgestellt werden.

Allgemeine Übersicht über die Chromosomenzahlen der Tagfalter. Im ganzen sind uns jetzt Chromosomenzahlen von 128 Tagfalterarten bekannt; von etwa 270 in Europa vorkommenden Arten ist das beinahe die Hälfte (46%).

Das folgende Diagramm I (Abb. 1) stellt die Variationsreihe der Chromosomenzahlen der Tagfalter dar. Dabei sind auch alle häufigen Zahlen der karyotypisch unbeständigen Arten mitgezählt, weswegen die so erhaltene Artenzahl die Zahl der tatsächlich bestehenden Arten um 11 übersteigt. Die Zahlen in Klammern rühren alle von der unbeständigsten Art *Leptidea sinapis* her. Das Diagramm III stellt die Variationsreihe der Lepidopteren dar, wie sie von BELLAJEFF zusammengestellt worden ist. Sofort fällt der große Unterschied der beiden Diagramme auf: die Variations-

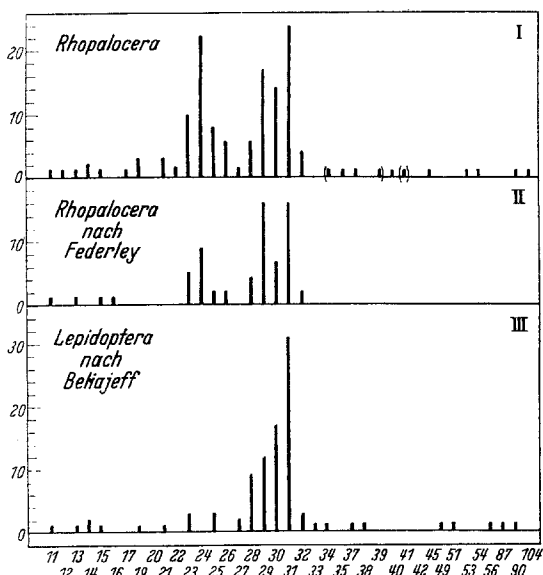


Abb. 1. Häufigkeit der Chromosomenzahlen bei Lepidopteren (vgl. Text).

reihe der Tagfalter zeigt zwei fast gleichwertige Häufigkeitsmaxima,

das eine bei der Zahl 24, das andere bei 31. Richtig ist zwar, daß das erste Diagramm nicht die tatsächlichen Verhältnisse bei den Tagfaltern wiedergibt, da meinerseits gerade die Familie *Lycaenidae*, bei der die Zahl 24 überwiegt, am ausführlichsten zur Untersuchung herangezogen wurde; bei gleich ausführlicher Bearbeitung aller Gruppen würde das Maximum bei der Zahl 24 jedenfalls niedriger ausfallen. Aber bei dem

großen Anteil, den die *Lycaeniden* an den Tagfaltern haben, wird die Zahl 24 auch weiterhin merklich heraustreten. Dies bestätigt am besten das von FEDERLEY zusammengestellte Diagramm II, bei dem keine Bevorzugung bestimmter Gruppen anzunehmen ist. Die Ähnlichkeit, die beide Tagfalterdiagramme miteinander haben, ist jedenfalls weit größer als die, die jedes von ihnen mit dem allgemeinen Diagramm der Lepidopteren hat.

Bemerkenswert ist weiterhin, daß nach den Befunden FEDERLEYS nicht die Zahl 31, sondern 29 die häufigste Chromosomenzahl der Tagfalter wäre, so daß die Frage entsteht, ob die Zahl 31 überhaupt als Grundzahl der Tagfalter gelten kann. Es fragt sich sogar weiter, ob bei den Tagfaltern nur eine Zahl als Grundzahl gelten kann, da ja die Zahlen 29 und 31 miteinander wetteifern. Unmöglich wäre es aber, nur die Zahlen 29 und 31 als die Grundzahlen zu betrachten, ohne auch die

Zahl 30 hinzuzunehmen. Rechnet man jedoch auch die Zahl 30 zu den Grundzahlen, so ist auch die Zahl 24 hinzuzufügen, da sie ja häufiger als 30 ist! Tatsächlich kann bei den Tagfaltern von einer gemeinsamen Grundzahl nicht gesprochen werden; denn eine ganze große Familie (*Lycaenidae*) hat die Zahl 24 als Grundzahl; bei den Satyrinen überwiegt neben vielen niedrigeren, bis zu 11 herabsteigenden Zahlen die Zahl 29, während die Zahl 31 oder 30 in dieser Gruppe bisher überhaupt nicht gefunden worden ist. Schließlich sind bei den Pieriden zwei Zahlen, 25 und 31, fast gleich häufig. Nur bei den Papilioniden und Nymphalinen ist die übliche Grundzahl der Lepidopteren — 31 — die häufigste.

Wird trotz der oben erklärten Schwierigkeiten doch die Zahl 31 als Grundzahl auch der Tagfalter angenommen, so fällt der große Unterschied in der Häufigkeit zwischen den Plus- und Minusvarianten ins Auge. Schon die der Grundzahl nächstfolgende Zahl 32 ist selten, während alle über 32 hinausgehenden Zahlen nur je einmal vertreten sind. Ganz anders verhalten sich die niedrigeren Zahlen, die auch in der allgemeinen Schmetterlingsreihe weit häufiger vorkommen als die Plusvarianten. Wie im Kapitel V noch näher besprochen wird, dürfte aus dieser Erscheinung manches über die Entstehungsweise niederzahliger wie hochzahliger Karyotypen zu entnehmen sein.

Unter der ziemlich großen Zahl untersuchter Arten erscheinen mehrere für die Lepidopteren bisher noch nicht bekannte Chromosomenzahlen; das sind 17, 22, 35, 39, 40, 41, 45, 53, 54, 90 und 104.

Niedrigste und höchste Chromosomenzahlen. Unter den Tagfaltern sind uns jetzt Arten mit den niedrigsten und höchsten Chromosomenzahlen der Schmetterlinge bekannt. Die niedrigste Zahl kommt bei *Erebia medusa* vor, bei welcher FEDERLEY in der Oogenese 11 Chromosomen fand, während ich damit übereinstimmend in den Spermatogonien die diploide Zahl 22 zählen konnte. Dieselbe niedrige Zahl ist bereits von dem Nachtfalter *Orgyia thyellina* bekannt gewesen. Als höchste Chromosomenzahl der Tagfalter führt noch FEDERLEY 32 Chromosomen bei *Oeneis jutta* HBN. an. Diese Zahl ist durch meine Befunde von einer Reihe weit höherer Zahlen überholt worden; darunter hat *Leptidea duponcheli* STGE. mit ihren 104 Chromosomen die höchste Chromosomenzahl der Tagfalter und die zweithöchste der Lepidopteren überhaupt. Es ist eigenartig, daß dieselbe hohe Zahl auch bei 2 Crustaceen, *Cambarus immunitis* (FASTEN 1914) und *Paralithodes camtschatica* (NIJAMA, 1935), gefunden worden ist.

Vervielfachte Chromosomenzahlen. Zu den auffallendsten Ergebnissen der Untersuchungen FEDERLEYS gehört der Befund, daß in 3 Tagfalterfamilien je eine Art mit besonders niedrigen Zahlen vorkommt. Demgegenüber sind aber die interessanteste Entdeckung meiner Untersuchungen gerade die hohen Zahlen, die ganze vielfache Grundzahlen einzelner Familien oder Gattungen darstellen. Das sind die Sätze

23—45—90 in der Gattung *Polyommatus* (*Lycaena*), 28—54—104 in der Gattung *Leptidea* und 20—40 bei *Erebia*. Diese Sätze sind rein zahlenmäßig entweder genau polyploid oder nur wenig davon abweichend, wie es bei den Lepidopteren noch nicht bekannt waren; daher sind wir gezwungen, die bisher vorherrschende Ansicht, welche die Entstehung hoher Sätze der Lepidopteren ausschließlich in der Fragmentation der Chromosomen sah, einer gründlichen Überprüfung zu unterziehen. Dieser Frage ist das VI. Kapitel gewidmet.

Größe und Form der Chromosomen. Was Form und Größe der Chromosomen anbelangt, wäre außer in einem Falle nichts Neues zu berichten.

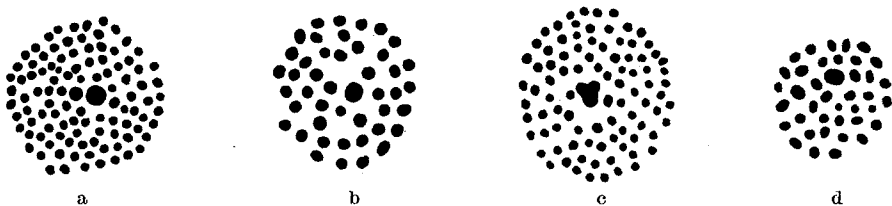


Abb. 2a—d. Vervielfachte Chromosomensätze mit je einem großen Chromosom. a *Leptidea duponcheli*, b *Polyommatus bellargus*, c *P. coridon*, d *Erebia ottomana*. I. Reifeteilung.

Die untersuchten Falterarten zeigen kleine, runde oder ovale Chromosomen, die in vielen Karyotypen annähernd gleich groß sind. Häufiger zeigen einzelne oder mehrere Chromosomen Größenunterschiede, aber nur selten so bedeutende, daß die einzelnen Chromosomen einwandfrei zu identifizieren sind. Letzteres ist nur bei solchen Chromosomen möglich, die die übrigen durch ihre Größe beträchtlich überragen. Dies kommt am deutlichsten bei den Karyotypen mit den vervielfachten Chromosomenzahlen vor, besonders bei *Leptidea duponcheli*, *Polyommatus coridon*, *P. bellargus* und *Erebia ottomana* (Abb. 2, 7, 8 und 9), bei denen neben fast gleichmäßig großen Chromosomen je ein die übrigen 2mal oder 4mal an Größe übertreffendes Chromosom auftritt. Ein sehr großes Chromosom, das deutlich von anderen zu unterscheiden ist, treffen wir regelmäßig auch bei den Hesperiden (Abb. 13, S. 188). Außerdem stößt man auf erkennbar große Chromosomen in den Karyotypen mit niedrigen Zahlen, wie bei *Erebia* und *Polyommatus* (Abb. 3 und 10), doch treten in solchen geringzahligen Karyotypen die großen Chromosomen nicht so stark hervor, da immer Übergangsgrößen von den größten zu den kleinsten Chromosomen vorhanden sind. In allen diesen Fällen behalten aber die großen Chromosomen stets ihre runde oder etwas viereckige Gestalt bei, wie sie auch die kleineren Chromosomen haben. Eine Ausnahme bildet nur das große Chromosom von *Polyommatus coridon*, das häufig Einschnürungen oder Aufspaltung zeigt.

Von dieser relativen Einheitlichkeit hebt sich durch ihre abweichende Chromosomengestalt nur *Leptidea sinapis* besonders ab. In den Chromo-

somensätzen dieser karyotypisch so variablen Art findet man immer einige Chromosomen, die durch ihr langes stäbchenförmiges sowie v-förmiges Aussehen eine Ausnahme unter den Lepidopteren bilden. Soweit heute bekannt ist, zeichnet sich nur die in bezug auf die Chromosomenzahl auch etwas variable Art *Phragmatobia fuliginosa* (SEILER, 1925) durch ein stäbchenförmiges Chromosom aus, das als Heterochromosom gedeutet wird. *Leptidea sinapis* zeigt aber in sämtlichen bisher gesehenen Äquatorialplatten mehrere lange gerade oder leicht gebogene Chromosomen sowie einige v-förmige (Abb. 4). Ähnliches hat auch FEDERLEY bei der finnländischen *sinapis* bemerkt, doch kommt dort nur ein langes Chromosom vor. Da eine solche Chromosomenform den Lepidopteren sonst gänzlich fremd ist, muß sie als ein sekundäres Merkmal betrachtet werden, und in Anbetracht dessen ist die Herkunft dieser abweichend aussehenden Chromosomen auf Bindung von Chromosomen zurückzuführen, worüber noch im IV. Kapitel eingehender gesprochen wird. Daß es sich bei diesen Chromosomen um keine Fixationsartefakte handelt, beweist ihre stets gleiche Zahl, Form und Größe in jeder Spermatocyte eines und desselben Individuums; bei verschiedenen Individuen ein und desselben Geleges kann sie aber verschieden sein.

IV. Die Regel der Zahlenkonstanz und deren Abweichungen.

Aus dem uns vorliegenden verhältnismäßig noch geringem Material kann geschlossen werden, daß bei den Lepidopterenarten die Chromosomenzahl im allgemeinen konstant ist. Dies gilt sowohl für die Individuen eines beschränkten Gebietes als auch für geographische Rassen einer Art. Unter etwa 70 Tagfalterarten, deren Chromosomenzahl uns in der Spermatogenese in mehr als von einem Exemplar bekannt ist, sind etwa 58 Arten mit konstanter Zahl gefunden worden, was 83 % ausmacht.

Die Abweichungen von der Normalzahl sind zweckmäßig in folgende 4 Gruppen einzuteilen: Zellabweichungen, Cystenabweichungen, individuelle Verschiedenheiten und Rassenunterschiede.

Die *Zell-* und *Cystenabweichungen* sind unregelmäßige, wohl meist durch verschiedene Störungen hervorgerufene Aberrationen der Normalzahl, die entweder in einer oder zwei Spermatocyten I oder II oder in allen Zellen einer Spermatocytencyste auftreten. Solche Abnormitäten sind mir nur in der Vergrößerung der Normalzahl bekannt und werden zum guten Teil auf Nichtpaarung homologer Chromosomen zurückgeführt, wie dies auch FEDERLEY annimmt, der ebenfalls mehrere solche Fälle beschrieben hat. Ich selbst habe sie seltener gefunden, und zwar bei einem Imago von *Cotias hyale*, in dessen Hoden sich neben 12 Spermatocyten I und II mit 31 Chromosomen auch eine Spermatocyte mit

32 Chromosomen befand. Bei einem Falter von *Cupido decolorata* fand ich neben 15 Spermatocyten I mit 25 Chromosomen eine einzige mit 27, und bei einem zweiten Falter derselben Art fanden sich neben 30 Spermatocyten I mit 25 Chromosomen auch 2 Zellen mit 26 Chromosomen. In allen diesen Fällen treten entsprechend der vergrößerten Chromosomenzahl 2 bzw. 4 winzige Chromosomen von der Größe der 2. Reifeteilung auf, die wohl durch Ausbleiben der Paarung zustandegekommen sein dürften, da sie sonst normal in dem Teilungsspindel liegen. Bei Chromosomenfragmentation bleibt der ansatzlose Teil nicht nur außerhalb der Äquatorialplatte, sondern häufig auch ganz außerhalb der Teilungsspindel und gelangt ungeteilt nur in eine Tochterzelle.

Neben solchen Unregelmäßigkeiten stieß ich in meinem Material auch auf polyploide Zahlen. So sind bei einem Imago von *Leptidea sinapis* mit 39 Chromosomen 2 Spermatocyten II mit 78 Chromosomen vorhanden gewesen. Bei *Cupido argiades* ($n = 24$) fand sich unter den Spermatocyten II eine große Zelle mit 48 Chromosomen. Auch bei *Polymmatius coridon* habe ich 2 polyploide Zellen gefunden, aber in schräger Stellung, so daß sich die Chromosomenzahl nicht feststellen ließ. Bei *Pyrameis cardui* fand sich sogar eine ganze Cyste II. Ordnung, deren sämtliche Zellen die verdoppelte Chromosomenzahl führten.

Wichtiger als die zufälligen Abnormitäten sind die *individuellen* und *rassischen Verschiedenheiten*. Erstere fand ich bei 2 Faltern von *Gonepteryx rhamni*, von denen einer konstant 31, der andere 32 Chromosomen führt. Weiter hat von 10 *Leptidea morsei* einer in allen Spermatocyten I und II nur 53 anstatt 54 Chromosomen und ein Chromosom zeigt deutlich seine Doppelheit. Schließlich sind bei *Leptidea sinapis* bisher 8 verschiedene in jedem Individuum aber konstante Chromosomenzahlen gefunden worden, zu denen sich noch weitere 2 von den finnländischen Faltern gesellen. Es sind dies die Zahlen 26—31, 34, 35, 39 und 41. Wie aus der Gestalt der Chromosomen geschlossen werden kann, ist die Ursache dieser großen Inkonstanz nur in der Verbindung mehrerer Chromosomen zu suchen.

Ein bedeutender Teil von regelmäßigen Verschiedenheiten der Chromosomenzahlen der Schmetterlinge entfällt auf *Rassenunterschiede*. Durch FEDERLEYS wie durch meine eigenen Untersuchungen hat sich ein Vergleichsmaterial angesammelt, das schon vorsichtige Schlüsse über die Konstanz bzw. Verschiedenheit der Chromosomenzahlen bei Individuen von verschiedenen Stellen des Verbreitungsgebietes einer Art erlaubt. 38 Arten sind zum Teil von FEDERLEY aus Finnland, von BELIAJEFF aus Rußland und von mir aus Südost- und Westeuropa untersucht worden; darunter befinden sich 10 Arten, die nicht überall dieselbe Chromosomenzahl haben. Es sind dies:

	Spezies	Südost- und Mittel- europa	West- europa	Finn- land	Ruß- land	Amerika
1	<i>Papilio machaon</i> L.	30	30	30—33	—	—
2	<i>Aporia crataegi</i> L.	26	—	25—26	25	—
3	<i>Gonepteryx rhamni</i> L.	31, 32	—	31—32	31	—
4	<i>Leptidea sinapis</i> L.	28—39	41	26—28	—	—
5	<i>Pieris rapae</i> L.	25	25	26	25	—
6	<i>Vanessa antiopa</i> L.	—	—	31	—	30
7	<i>Cupido alcetas</i> HFGG.	26	25	—	—	—
8	<i>Polyommatus astrarche</i> BRGSTR.	24	—	23	—	—
9	<i>Polyommatus thersites</i> CANT.	24	25	—	—	—
10	<i>Polyommatus amandus</i> SCHN.	—	24	23	—	—

In diesem Verzeichnis geographisch unbeständiger Arten fällt auf, daß fast deren Hälfte auf individuell unbeständige Arten entfällt. Somit haben wir es mit richtigen geographischen Unterschieden nur bei 6 Arten zu tun. Von diesen darf *Cupido alcetas* nicht mitgezählt werden, da die systematischen Verhältnisse dieser Art in Westeuropa noch nicht endgültig geklärt sind; denn es ist nicht ausgeschlossen, daß die in Westeuropa fliegende Form zu *C. decolorata* gehört, die aber normal 25 Chromosomen hat.

Unter beinahe 70 Tagfalterarten, deren Chromosomenzahl uns in der Spermatogenese in mehr als von je einem Exemplar bekannt ist, sind etwa 12 Arten mit inkonstanter Zahl gefunden worden, was 17% ausmacht. Dieser Prozentsatz wird aber in Wirklichkeit wohl sicher noch niedriger sein, da noch eine ganze Reihe von FEDERLEY in der Oogenese untersuchter Arten dieselbe Zahl wie die entsprechenden Männchen zeigt. Man kann also annehmen, daß die Regel von der Zahlenkonstanz der Chromosomen auch für die Tagfalter gültig ist.

Über schöne Beispiele der Chromosomenkonstanz bei den Tagfaltern verfüge ich bei 3 Arten aus der Lycaenidengattung *Cupido*. *C. argiades*, *C. alcetes* und *C. decorata* sind nächstverwandt, haben aber konstant verschiedene Chromosomenzahlen. 26 Exemplare von *C. decolorata* wiesen 25 Chromosomen auf; nur bei einem Falter sind neben dieser Zahl auch 2 Spermatocyten mit 26, und bei einem zweiten Falter ist eine Spermatocyte mit 27 Chromosomen gefunden worden. Bei 9 *alcetas* sind dagegen stets 26 und bei 15 *argiades* ausnahmslos nur 24 Chromosomen gezählt worden. Auch 10 Falter von *Pieris manni* aus verschiedenen Gebieten Europas haben alle 25 Chromosomen.

Von den Arten, deren Chromosomenzahl auf verschiedenen, auch weit entfernten Fundplätzen konstant gefunden worden ist, verdienen besondere Beachtung die Arten mit vervielfachten Chromosomenzahlen: *Polyommatus bellargus* und *Leptidea duponcheli*. Bei der ersten Art ist ihre verdoppelte Chromosomenzahl 45 sowohl bei den Faltern aus Fontainebleau als auch aus Nord-Kroatien, dem dalmatinischen Kroatien

und von der adriatischen Insel Hvar gefunden worden. Ebenso ist die gleiche hohe Chromosomenzahl von *Leptidea duponcheli* ($n = 104$) neuerdings von mir (1939) auch für die Falter von der südlichen Balkanhalbinsel (Veles, Mazedonien) nachgewiesen worden, was um so mehr ins Gewicht fällt, als die Falter beider Gebiete vollkommen isoliert sind, da in dem Gebiet zwischen Südfrankreich und Mazedonien *L. duponcheli* gänzlich fehlt.

Der Nachweis der Zahlenkonstanz solcher hochzahliger Karyotypen ist deswegen von Interesse, weil sich daraus manche Schlüsse auf ihre Entstehung ziehen lassen. Es ist nämlich höchst unwahrscheinlich, daß sich die gleiche gewaltige Chromosomenänderung bei allen Individuen einer Art auf dem ganzen Verbreitungsgebiet in verhältnismäßig kurzer Zeit abgespielt hat. Deswegen muß angenommen werden, daß die Veränderung aus einem Verbreitungszentrum vor sich ging und sich in Verbindung damit auch die Artbildung vollzog. Erst eine auf diese Weise neu entstandene Art dürfte dann allmählich ihr rezentres Verbreitungsgebiet besiedeln. Anders wäre nicht begreiflich, warum innerhalb einer Familie oder Gattung nur eine Art auf ihren ganzen Areal stets diese gleiche abnorme Chromosomenzahl hat, während alle übrigen Arten der betreffenden Gruppe durchwegs nur normale Zahlen führen und sich nirgends Übergänge zu der abnormen Chromosomenzahl zeigen.

Um dieser Annahme weitere Beweiskraft zu verschaffen, wäre es wünschenswert, auch die übrigen polyploid erscheinenden Arten von den verschiedensten und möglichst weit entfernten Gebieten auf ihre Chromosomenzahl hin zu prüfen. Die tetraploid erscheinende *Polyommatus coridon* zeigt zwar sowohl im kroatischen Küstenland (Velebitgebirge) wie auch in der Niederung des oberen Savelaufes bei Sevnica dieselbe Chromosomenzahl 90, aber die beiden Gebiete sind nicht beträchtlich voneinander entfernt. Von besonderem Interesse wäre die Untersuchung der *Leptidea morsei* ($n = 54$), da sie ein riesiges Verbreitungsgebiet, nämlich von Mitteleuropa bis Japan, hat.

V. Niedrige Chromosomenzahlen und deren Entstehung.

FEDERLEY hat unter den Tagfaltern 3 Arten mit verhältnismäßig niedrigen Chromosomenzahlen gefunden, eine vierte solche Art (*Pieris brassicae*) war schon von früher bekannt, während von mir in der Gattung *Erebia* eine Reihe von Arten entdeckt wurde, deren Chromosomenzahlen von den mittleren zu den niedrigsten führen. In der Tabelle 3 sind solche Tagfalterarten mit niedrigen Chromosomenzahlen angeführt.

Es fällt auf, daß die Chromosomenzahlen von *Pieris brassicae*, *Argynnis ino* und *Erebia medusa* nahe der Hälfte ihrer Gattungsgrundzahlen liegen.

Eine allgemeine Erscheinung der Arten mit niedrigen Chromosomenzahlen ist, daß mit der Abnahme der Zahl der Chromosomen die Chromo-

Tabelle 3. Tagfalterarten mit niedrigen Chromosomenzahlen.

Spezies	Chromosomenzahl	Grundzahl oder Mittelzahl der Gattung
<i>Pieris brassicae</i>	14, 15	25 bzw. 31
<i>Argynnis ino</i>	12, 13	29
<i>Erebia nerine</i>	22	20
<i>Erebia melas, gorge, aethiops</i>	21	20
<i>Erebia pharte, ceto, pronoe</i>	19	20
<i>Erebia epiphron</i>	17	20
<i>Erebia oëme</i>	14	20
<i>Erebia medusa</i>	11	20
<i>Zephyrus betulae</i>	16	23 oder 24

somen selbst größer werden, wovon man sich bei dem Vergleich der mikrophotographischen Aufnahmen von FEDERLEY leicht überzeugen kann.

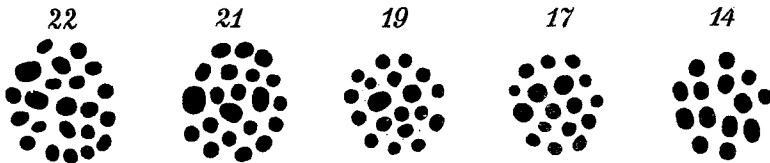


Abb. 3. Chromosomensätze einiger *Erebia*-Arten: 22 *E. nerine*, 21 *E. melas*, 19 *E. pharte*, 17 *E. epiphron*, 14 *E. oëme*. I. Reifeteilung.

Eine solche Vergrößerung der Chromosomen wäre auch bei der Gattung *Erebia* in Anbetracht der bei ihr stattfindenden stufenweisen Abnahme der Chromosomenzahl zu erwarten. In Wirklichkeit ist sie aber nur teilweise vorhanden. Bei Sätzen (Abb. 3) mit größerer Chromosomenzahl findet man nämlich Chromosomen verschiedener Größe, während bei dem Satz mit der niedrigsten Zahl die Chromosomen in ihrer Größe viel ausgeglichener sind, aber nicht die Größe der größten Chromosomen aus den höheren Sätzen erreichen. Möglicherweise steht das mit der Zellengröße im Zusammenhang. Die größten bisher bei den Tagfaltern bekannten Chromosomen finden wir bei der Satyrine *Melanargia galathea* (Abb. 12, S. 187), die haploid 24 Chromosomen hat, während die 14 Chromosomen der *Erebia oëme* entschieden kleiner sind; hier ist aber auch die Zelle wesentlich kleiner als bei *Melanargia*. Die Spermatozyten-Chromosomen von *Erebia medusa* ($n = 11$) sind mir nicht bekannt, aber sowohl nach den 22 großen Chromosomen einer 4zelligen Spermatogonienecyste wie auch den Oocytenchromosomen (FEDERLEY) dürften sie sehr groß und untereinander ziemlich gleichmäßig sein.

FEDERLEY vertritt die Ansicht, daß die großen Chromosomen durch die Fusion von 2 oder mehr Chromosomen entstanden sind und betrachtet sie demzufolge als Sammelchromosomen. So verlockend diese Annahme auf den ersten Blick auch sein mag, so ist es doch fraglich, ob sie ganz richtig ist, da sie mit unseren heutigen Vorstellungen von dem feineren

Bau der Chromosomen nicht leicht vereinbar ist. Es ist nämlich nicht gleichgültig, ob ein großes Chromosom 2 ganze Chromosomen darstellt oder nur Teile mehrerer Chromosomen enthält, wie es nach dem heutigen Stand der Chromosomenforschung wahrscheinlicher ist. Die somatischen Mitosen aus dem Raupengehirn von *Erebia oëme* lassen klar 28 Chromosomen erkennen, also die diploide Zahl der der Spermatocyten ($n = 14$). Ebenso konnten in den Blastodermzellen von *Erebia melas* 42 Chromosomen gezählt werden, was auch genau die diploide Zahl gegenüber der der Reifeteilungen dieser Art darstellt ($n = 21$). Das gleiche ist auch bei *Pieris brassicae* der Fall. Die Reifeteilungen stellen somit nicht vorübergehende Sammelchromosomen dar, sondern gewöhnliche normale Chromosomen, die keine Zusammensetzung aus 2 oder mehr Chromosomen erkennen lassen. Sofern sich meine vorläufigen Befunde an den Spindelfasern durch genauere Methodik als richtig erweisen sollten, wonach an der Stelle jedes großen Chromosoms nur eine Spindelfaser zu erkennen ist, dürfte also wohl auch nur ein Spindelansatz vorhanden sein. Bei richtigen Sammelchromosomen bleiben aber alle Spindelansätze funktionsfähig erhalten. Und so wie es bei diesen Arten ist, betrachte ich auch alle übrigen großen Chromosomen der niedrigzahligen Arten; sie sind ebenso rund oder regelmäßig oval wie die kleineren Chromosomen der normalzahligen Arten. Chromosomen, bei denen die Fusion wirklich nachweisbar ist, sehen ganz anders aus, wie dies die zahlreichen Abbildungen in der Arbeit FEDERLEYS klar zur Schau bringen. Solche fusionierten Chromosomen kommen fast ausschließlich in solchen Oocyten vor, die ein Chromosom weniger haben als die Spermatocyten derselben Art. Die Doppeltheit solcher Chromosomen ist an ihrer Gestalt ohne weiteres erkennbar; sie sind langgestreckt, zuweilen auch gebogen, mit einer Einschnürung, die sofort die Zusammensetzung aus 2 Chromosomen erkennen läßt. Wie die eigentlichen Sammelchromosomen aussehen, erkennen wir auch bei der Pieridenart *Leptidea sinapis* L.

Die außergewöhnliche Unbeständigkeit der Chromosomenzahl dieser Art fand schon Erwähnung. Soweit bisher bekannt, variiert sie zwischen 26 und 41 Chromosomen, womit jede bisher bekannte, sicher festgestellte Zahleninkonstanz der Chromosomen überholt zu sein scheint¹. Die Variabilität dürfte aber nicht überall gleich groß sein; die stabilisierteste Rasse scheint im Norden, in Finnland, vorzukommen, wo zugleich auch die niedrigste Chromosomenzahl angetroffen wurde: 26 und 27, ausnahmsweise auch 28. Die größte Chromosomenzahl dieser Art wurde bei einem Tier aus Fontainebleau in Frankreich festgestellt (41). Alle

¹ Die bekannte große Variabilität der Chromosomenzahlen der Vögel ist nach den genauen Untersuchungen von SUZUKI (1930), JENTSCH (1935) und besonders OGUMA (1937) nur auf unzulängliche Färbung zurückgeführt worden, derzufolge die für die Vögel charakteristischen winzigen runden Chromosomen nicht immer in gleicher Zahl zum Vorschein kommen.

übrigen Zahlen sind auf dem kleinen Gebiet in der Umgebung von Zagreb gefunden worden.

Wie bei den oben besprochenen Karyotypen mit niedrigen Chromosomenzahlen treten auch bei *L. sinapis* in Kernen mit niedrigerer Chromosomenzahl einige große Chromosomen auf. Welch ein Unterschied aber zwischen diesen und den großen Chromosomen karyotypisch beständiger Arten! Die großen Chromosomen von *sinapis* (Abb. 4) sind durchwegs langgestreckt, entweder gerade oder gebogen, wie auch v-förmig geknickt. Ihre Zusammensetzung aus mehreren Chromosomen ergibt sich ohne weiteres aus den Anschwellungen und Einschnürungen. Die Breite

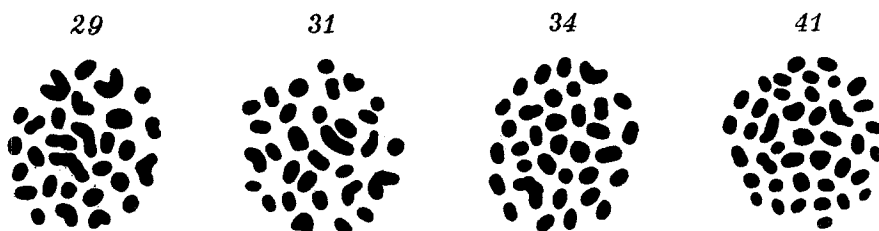


Abb. 4. Einige Chromosomensätze von *Leptidea sinapis* mit mehreren verbundenen Chromosomen. 29, 31 und 34 aus Podsused, 41 aus Fontainebleau. I. Reifeteilung.

dieser langen Chromosomen ist dagegen dieselbe wie die der übrigen kleinen ovalen Chromosomen, während die großen Chromosomen von *Erebia*, *Pieris brassicae* u. a. nicht nur in die Länge, sondern auch in die Breite vergrößert sind. An Schnitten, an denen die mehr oder weniger horizontal gelegenen Äquatorialplatten unmittelbar an der Grenze einer der beiden Schnittflächen liegen, treten in dem nächsten Schnitt die Querschnitte der Spindelfasern deutlich hervor; es ließ sich feststellen, daß an der Stelle eines langen Chromosoms mehrere, ja bis 4 Spindelfasern liegen, während bei den kleinen runden Chromosomen nur eine Spindelfaser sichtbar ist. Demnach sind nur diese langen und gebogenen Chromosomen als Sammelchromosomen zu deuten, während die großen Chromosomen der niedrigzahligen aber karyotypisch beständigen Arten wohl nicht als Sammelchromosomen im echten Sinne aufzufassen sind.

Übereinstimmend mit den Befunden SEILERS an *Solenobia pineti* ist auch bei *L. sinapis* stets dieselbe Zahl und Form der Chromosomen in beiden Reifeteilungen ein und desselben Individuums gefunden worden. Allerdings können in der 2. Reifeteilung die Glieder eines Sammelchromosoms je nach der Stärke der Färbung manchmal so locker sein, daß es strittig ist, ob man sie noch als ein Chromosom oder als mehrere Chromosomen aufzufassen hat, aber stets wird man erkennen, daß sich diese Chromosomen berühren, was bei den anderen Chromosomen in klaren Platten nicht der Fall ist. Auch in den Blastodermmitosen kommen lange und gebogene Chromosomen vor; die genaue Chromosomenzahl

konnte jedoch bisher in keinem Falle einwandfrei festgestellt werden, so daß es noch fraglich ist, ob alle Zellen eines Eies oder alle Eier eines Geleges die gleiche Chromosomenzahl haben.

Es sind aber bei *L. sinapis* nicht nur die großen Chromosomen, die die Gestalt der Sammelchromosomen haben; es gibt auch kleinere Chromosomen, die deutliche Einschnürungen und Verdickungen zeigen.

Fusionierte Chromosomen, wie sie bei *L. sinapis* vorkommen, sind mir im männlichen Geschlecht nur noch bei *Leptidea morsei* bekannt geworden. Obwohl diese Art mit *sinapis* nächstverwandt und ihr äußerst

53

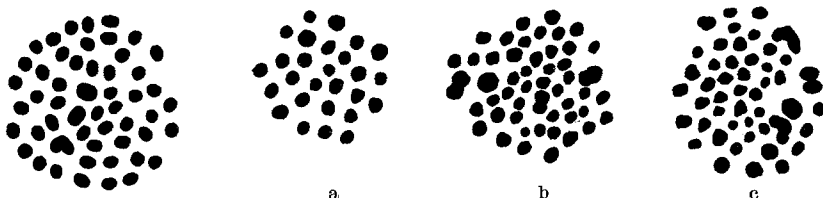


Abb. 5.

Abb. 6a—c.

Abb. 5. Aberranter Chromosomensatz von *Leptidea morsei* mit 53 Chromosomen, darunter ein durch Verbindung von 2 Chromosomen entstandenes herzförmiges Chromosom.

Abb. 6a—c. Normale Spermatocyte (a) und 2 Riesenspermatocyten I. Ordnung von *Smerinthus ocellata* (b, c) mit mehreren verbundenen Chromosomen (nach BELIAJEFF).

ähnlich ist, unterscheidet sie sich bezüglich der Chromosomenzahl und deren Konstanz von *sinapis* sehr beträchtlich. *L. morsei* hat 54 ovale, fast gleich große Chromosomen, und von 10 untersuchten Individuen sind bei 9 die Chromosomen konstant in dieser Zahl vorhanden. Nur bei einem Stück trat die Fusion zweier Chromosomen auf (Abb. 5), so daß jede Platte 53 Chromosomen zählt, darunter ein besonders gestaltetes, häufig in Herzform, das sich unter den anderen hervorhebt.

Es liegt auf der Hand, daß der eigenartige Chromosomensatz von *L. sinapis* durch Vereinigung mehrerer Chromosomen eines einst verdoppelten Satzes vom Typus der *L. morsei* entstanden sein dürfte. Über den Mechanismus dieser Chromosomenverbindungen wissen wir noch nichts Positives. In Anbetracht der Möglichkeit der Polyploidie, worüber noch im nächsten Kapitel gesprochen wird, könnte es sich um sekundäre Paarung handeln. Ein Vergleich der *sinapis*-Chromosomen mit denen der tetraploiden Riesenspermatocyten von *Smerinthus ocellata* (BELIAJEFF) ist in dieser Hinsicht sehr überzeugend (Abb. 6). Auch die neuerdings angestellten Untersuchungen über die Oogenese der *Leptidea*-Arten stehen mit der Annahme der Polyploidie im Einklang. In den noch nicht ganz reifen Eiern von *L. sinapis* kommen ausgesprochen schöne Vierergruppen vor, die jedoch keine Tetraden sind, da neben ihnen auch gewöhnliche bivalente Chromosomen erscheinen. Die Annahme einer Paarung von 4 homologen Chromosomen ist die einfachste Deutung dieser Gebilde. Bei *L. morsei* konnten dagegen keine solche Vierergruppen gefunden

werden, sondern nur 54 einfache bivalente Paarungen, wie sie ja für die Schmetterlingstetraden charakteristisch sind. Sie sind z. B. bei *Pieris brassicae* und *Erebia oëme* nachgewiesen, während Vierergruppen, die in Anbetracht der großen Chromosomen und ihrer geringen Zahl bei diesen Arten zu erwarten wären, in keiner untersuchten Platte gefunden werden konnten.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die großen Chromosomen der niedrigzahligen Arten (*Pieris brassicae*, *Argynnis ino*, *Erebia medusa* usw.) normale Chromosomen sind, deren Entstehung durch Fusion mehrerer Chromosomen nur aus ihrer Größe und geringen Zahl zu schließen ist. Wenn ihre Größe tatsächlich mehreren Chromosomen zuzuschreiben ist, dann können wir uns dies nur durch Translokationen fragmentierter Chromosomenteile, die an andere Chromosomen angeheftet werden, erklären, während von Chromosomen, die dadurch ihre Schenkel ganz verloren haben, der übriggebliebene Spindelansatzkörper als inert aus der Zelle eliminiert wird, wie dies ähnlich BAUER (1941) auch für die verminderte Chromosomenzahl der *Drosophila virilis americana* annimmt. In solchem Falle können wir aber nicht mehr von Sammelchromosomen sprechen. Zugleich folgt aus dieser Erklärung die unerwartete Wandlung in der bisherigen Anschauung von der Änderung der Chromosomenzahlen bei den Schmetterlingen; als primäre Ursache der Entstehung großer Chromosomen (nicht Sammelchromosomen) kann nicht die Fusion, sondern die Fragmentation gelten, so daß also die Fragmentation in ihren Folgen nicht zur Vermehrung, sondern zur Herabsetzung der Chromosomenzahl führt.

VI. Vervielfachte Chromosomenzahlen und deren Entstehung.

Das interessanteste Kapitel unserer Untersuchungen bieten diejenigen Sätze, deren hohe Chromosomenzahlen eine entweder genaue oder fast genaue Vervielfachung einzelner Gattungsgrundzahlen darstellen. Solche vervielfachten Sätze sind bisher aus 3 von den 5 großen Tagfalterfamilien bekannt: bei 2 Pieriden, 2 Lycaeniden und 1 Satyrine.

	Spezies	Chromosomenzahl	Gattungsgrundzahl
1	<i>Leptidea morsei</i> FENT.	53—54	28?
2	<i>Leptidea duponcheli</i> STGR.	104	28?
3	<i>Polyommatus bellargus</i> ROTT.	45	24
4	<i>Polyommatus coridon</i> PODA	90	24
5	<i>Erebia ottomana</i> H.-S.	40	20

Die Zahl 90 von *Polyommatus coridon* stellt genau die verdoppelte Zahl 45 von *P. bellargus* dar; letztere wiederum ist fast genau die Verdoppelung von 23, die neben der Grundzahl 24 in der Familie der *Lycaeniden* häufig ist. Weiterhin steht die Zahl 104 von *L. duponcheli* der

Verdoppelung der Zahl 54 von *L. morsei* sehr nahe und die letzte wiederum der Verdoppelung der wahrscheinlichen Grundzahl 28 dieser Gattung. Genau die doppelte Chromosomenzahl hat auch *Erebia ottomana*, da sich die Chromosomenzahlen der übrigen Erebien zwischen 19 und 21 bewegen und somit als Grundzahl 20 angenommen werden darf.

Solche polyploid erscheinenden Chromosomenzahlen sind bisher bei Lepidopteren nicht bekannt gewesen, bilden aber auch sonst im Tierreiche eine Ausnahme. Unter den Nachtfaltern sind zwar einige Arten mit hoher Chromosomenzahl bekannt, die aber nur vereinzelt bei verschiedenen Familien vorkamen; außerdem sind auch die Grundzahlen der Gattungen, zu denen diese Arten gehören, unbekannt geblieben, so daß die Natur dieser hohen Sätze nicht richtig erkannt war. Es sind dies folgende Arten:

	Spezies	Chromosomenzahl	Gattungsgrundzahl	Autor
1	<i>Cerura bifida</i> HBN.	49	29	FEDERLEY, 1928
2	<i>Dasychira pudibunda</i> L. . . .	87	?	BELIAJEFF, 1930
3	<i>Lycia zonaria</i> SCHIFF.	56	? (28?)	HARRISON-DONCASTER, 1914
4	<i>Lycia pomonaria</i> HBN.	51	?	MALAN, 1918

Obwohl die Grundzahl der Gattung *Lycia* nicht bekannt ist, ist doch *L. zonaria* als zahlenmäßig tetraploid zu betrachten, da die Grundzahl

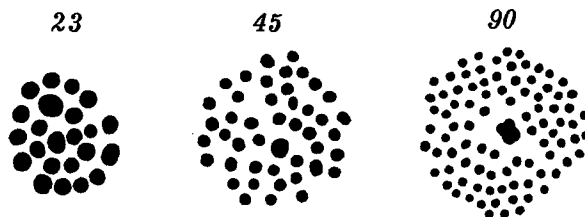


Abb. 7. Ein normaler Chromosomensatz und 2 vervielfachte Sätze der *Lycaniden*: *Polyommatus icarus* $n = 23$, *P. bellargus* $n = 45$ und *P. coridon* $n = 90$. I. Reifeteilung.

leicht 28 sein könnte; denn eine dritte *Lycia*-Art (*hirtaria*) weist 14 Chromosomen auf, welche Zahl etwa die Hälfte der Gattungsgrundzahl sein könnte. Jedenfalls sind uns bisher unter den Nachtfaltern keine so genauen ganzen Vervielfachungen der Chromosomenzahlen bekannt, wie bei den Tagfaltern.

Die geringen Ungenauigkeiten in der Verdoppelung oder Vervielfachung der Chromosomenzahlen der Tagfalter finden ihre Erklärung, wenn man nicht allein die Zahlen, sondern auch die Größe der Chromosomen berücksichtigt. In jedem vervielfachten Chromosomensatz behält nämlich wenigstens je ein Chromosom seine ursprüngliche Größe aus dem Grundtypus, so daß es in den verdoppelten Sätzen doppelt so groß, in den 4fachen ungefähr 4mal so groß wie die übrigen Chromosomen ist.

So müßten bei *Polyommatus bellargus* durch Verdoppelung der Lycænidengrundzahl 23 (Abb. 7) 46 kleinere Chromosomen entstehen, aber bei *bellargus* ist ein Chromosom doppelt so groß wie die anderen, wonach sich die Zahl 45 ergibt. *Polyommatus coridon* hat zwar genau die doppelte Chromosomenzahl der *P. bellargus* ($2 \times 45 = 90$), was aber nicht ganz genau mit der Halbierung aller Chromosomen übereinstimmt, da ein Chromosom seine ursprüngliche Größe weiter behält, wodurch sich 88 Viertelchromosomen + 1 ganzes Chromosom ergeben würden, also 89 und nicht 90 Chromosomen vorkommen müßten. Da das große, gewöhnlich in der Mitte der Äquatorialplatte liegende Chromosom wenigstens 4mal so groß ist wie die kleinen Chromosomen, also $88 + 4$

Viertelchromosomen sein sollten, tatsächlich aber $89 + 4$ Viertelchromosomen bestehen, so ergäbe sich noch ein überzähliges kleines Chromosom.

Ähnlich verhält es sich mit *Erebia ottomana*, da auch bei dieser Art die Chromosomenzahl 40 ohne weiteres von der mittleren Chromosomenzahl der Gattung ($n = 20$) abgeleitet werden könnte, wenn ein großes

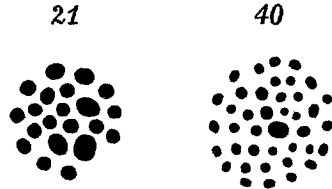


Abb. 8. Ein gewöhnlicher Chromosomensatz der Gattung *Erebia* (*E. melas*, $n = 21$) und der verdoppelte Satz von *E. ottomana*. I. Reifeteilung.

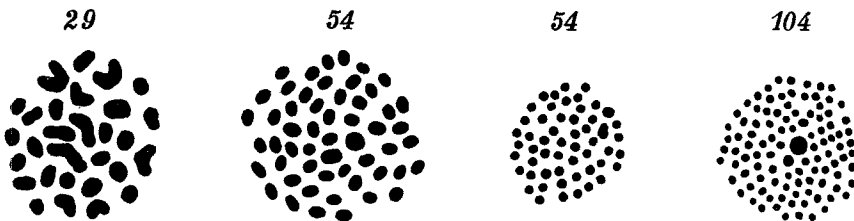


Abb. 9. Ein Chromosomensatz von *Leptidea sinapis* ($n = 29$) und vervielfachte Sätze von *L. morsei* ($n = 54$, I. und II. Reifeteilung) und *L. duponcheli* ($n = 104$). I. Reifeteilung.

Chromosom die Genauigkeit nicht stören würde (Abb. 8); dadurch, daß ein Chromosom seine ursprüngliche Größe behält, läßt sich nämlich die Zahl 40 weder von 20 noch von 19 und 21 direkt ableiten.

Bei *Leptidea morsei* müßte sich durch Verdoppelung der Zahl 28, die die Grundzahl der Gattung sein könnte, 56 ergeben, aber 2 Chromosomen bleiben doppelt so groß, so daß sich daraus die Zahl 54 ergibt (Abb. 9). Durch weitere Verdoppelung der Zahl 54 würde sich 108 ergeben, und zwar 104 Viertelchromosomen und 4 Halbchromosomen; in der Tat sind aber bei *L. duponcheli* nur 104 Chromosomen vorhanden, davon 102 Viertelchromosomen, 1 Halbchromosom und 1 großes ganzes Chromosom. Da der Durchmesser dieses großen Chromosoms mindestens 2mal, sein Volumen demnach 8mal so groß ist wie das Volumen der Viertelchromosomen, so sind in dem großen Chromosom gerade noch die 2 fehlenden Viertelchromosomen und 3 Halbchromosomen enthalten.

Damit wäre die ganze Chromosomenmasse der *L. morsei* in der *L. duponcheli* enthalten, eine Genauigkeit, die in Anbetracht der spezifischen Verschiedenheit beider Arten allerdings nicht zu erwarten wäre.

Über die Möglichkeit, daß die einzelnen großen Chromosomen vielleicht Heterochromosomen sein könnten, kann nichts Positives gesagt werden, da ihr Verhalten in der Eireifung noch nicht untersucht wurde.

Entstehungsweise vervielfachter Chromosomenzahlen. Die interessanteste Chromosomenfrage bei den Schmetterlingen ist jedenfalls die der Entstehung der vervielfachten Sätze. Soweit über die Entstehung hoher oder vervielfachter Sätze bei Schmetterlingen Annahmen ausgesprochen wurden, sind diese Sätze ausschließlich der Durchbrechung der Chromosomen (Fragmentation) zugeschrieben worden (HARRISON-DONCASTER, 1914; MALAN, 1918; CRETSCHMAR, 1928; BELIAJEFF, 1930). FEDERLEY berührt in seiner letzten Arbeit (1938) diese Frage nicht direkt, da ihm unter den finnländischen Tagfaltern solche Fälle nicht vorgekommen sind. Eine solche Erklärung ist aber heute nicht mehr aufrecht zu erhalten, wie überhaupt die Anschauung von der Änderung der Chromosomenzahlen durch Fragmentation aufgegeben werden muß, da sie schwerlich mit unserem heutigen Wissen von den feineren Bau der Chromosomen und dem Verhalten ihrer Bruchteile in der Mitose vereinbar ist. Aber nicht nur von diesem Standpunkt aus, sondern auch auf Grund statistischer Betrachtung der Chromosomenzahlen der Schmetterlinge erscheint uns die Erklärung der vervielfachten Sätze der Lepidopteren durch die Annahme der Fragmentation nicht befriedigend. Wenn die Annahme der Polyploidie zuerst auch einfach zurückgewiesen wurde, gewinnt sie doch jetzt immer mehr an Wahrscheinlichkeit; ja, sie ist sogar zur einzigen Möglichkeit geworden. Darauf sei im folgenden nur in aller Kürze eingegangen.

a) *Die Neubildung der Spindelfaseransatzstelle.* In erster Linie steht die Frage der Neubildung der Spindelfaseransatzstelle in einem Chromosomfragment. Nach der Fragmentationshypothese müßten beide Bruchteile eines Chromosoms normal weiter und selbständig in der Mitose teilnehmen. Dies hat zur Voraussetzung, daß bei demjenigen Fragment, das ohne Ansatzstelle bleibt, diese wieder neugebildet wird, da ein derartiges insertionsloses Fragment sonst nicht auf die Dauer in der Mitose erhalten werden kann. Die Untersuchungen an *Drosophila*, wie auch viele andere, zeigen aber, daß Chromosomenfragmente nie selbständig an der Mitose teilnehmen, sondern stets entweder demselben oder einem anderen Chromosom angeheftet oder aber aus der Zellteilung eliminiert werden. Übereinstimmend mit dieser Erkenntnis und unserem Wissen von dem feineren Bau der Chromosomen ergibt sich, daß die Insertionsstelle nicht von neuem gebildet wird, da sie nicht nur eine bestimmte unveränderliche Lage im Chromosom, sondern auch einen bestimmten Bau hat.

In diesem Lichte betrachtet erscheint die Vorstellung von der Fragmentation als Entstehungsform der vervielfachten Sätze wenig wahrscheinlich, denn wenn schon die Neubildung der Ansatzstelle eines einzigen Chromosoms unwahrscheinlich ist, um wieviel weniger wahrscheinlich wird sie erst für einen ganzen Satz von etwa 40, 50 oder 60 Chromosomen. Die Neubildung der Ansatzstelle spräche somit gegen die Fragmentation und folgerichtig für Polyploidie.

Ein Einwand gegen die Polyploidie soll darin liegen, daß sie im Tierreiche nur eine Ausnahme ist. Wenn dies auch stimmen mag und die Polyploidie, wie alle Befunde übereinstimmend zeigen, fast ausschließlich an parthogenetische Formen gebunden ist, so ist sie andererseits doch sicher bewiesen. Ganz anders steht es mit der Fragmentation, von der Totalfragmentation gar nicht zu reden. Fragmentation aller Chromosomen eines Satzes ist nirgends direkt beobachtet worden. Der Zerfall des Sammelchromosoms einiger Ascariden ist keine echte Fragmentation, da in diesem Falle alle Einzelchromosomen mit ihren Kinetochoren unverändert bleiben.

Die Schwierigkeit der Entscheidung, ob in den gegebenen Fällen vervielfachter Chromosomensätze Fragmentation oder Polyploidie vorliegt, beruht in der weitgehenden Gleichmäßigkeit von Form und Größe der Schmetterlingschromosomen, die keinerlei leicht erkennbare Anhaltspunkte für die Feststellung einer Verdoppelung des Satzes oder einer Zerteilung der Chromosomen liefern. Außerdem handelt es sich hier nicht um Rassen oder Varietäten einer Art, sondern um spezifisch verschiedene Formen, um Arten, die im Laufe ihrer selbständigen Entwicklung manche Änderungen erfahren haben, die den Vergleich trüben.

b) *Die Beziehung zwischen der Zahl und Größe der Chromosomen in normalen und vervielfachten Sätzen.* Eine jedenfalls auffallende Erscheinung der vervielfachten Sätze ist die Tatsache, daß in den meisten Fällen einer Vervielfachung der Zahl der Chromosomen die Chromosomen selbst verkleinert werden, während die Zellgröße unverändert bleibt (Abb. 7, 8, 9). Ob die Chromosomen dabei genau um die Hälfte bzw. ein Viertel kleiner werden, soll infolge der Kleinheit des Objektes, dessen Umrisse nicht die ausreichende Schärfe haben, vorläufig dahingestellt bleiben. Bei der spezifischen Verschiedenheit dieser Formen ist übrigens eine solche Genauigkeit ohne dies nicht zu erwarten. Dies bezeugt z. B. am besten die Art *Leptidea duponcheli*, deren Spermatozyten mehr als um die Hälfte kleiner als die der *L. morsei* sind (Abb. 9); dennoch zeigt *L. duponcheli* 104, *L. morsei* nur 54 Chromosomen, obwohl die beiden Arten ganz nahe miteinander verwandt sind.

Die Verkleinerung der Chromosomen in den vervielfachten Sätzen wurde besonders zugunsten der Fragmentationshypothese ins Feld geführt (CRETSCHMAR, 1928; BELIAJEFF, 1930), da, wie bekannt, polyploide Sätze neben unveränderter Chromosomengröße eine entsprechende Zell-

vergrößerung zeigen. In der Tat besagt aber auch dieser Umstand noch nichts, da Zellvergrößerung nur bei experimentell hervorgerufener Polyploidie auftritt, während in der Natur vorkommende polyploide Pflanzenformen keine solche Zellvergrößerung zeigen, was also mit unserem Falle übereinstimmen würde. Außerdem fand v. WETTSTEIN neuerdings (1937), daß bei seinen experimentell erzeugten polyploiden Moosformen die anfängliche Zellvergrößerung in den späteren Generationen zurückging, was offensichtlich auf einen sekundären Vorgang hinweist. Auch der erwähnte Fall von *Leptidea duponcheli* beweist, daß die Zellen samt den Chromosomen verkleinert werden können und daß somit Verkleinerung der Chromosomen auch auf anderem Wege zustande kommt als nur durch Durchbrechung. Schließlich haben nicht alle vervielfachten Sätze der Schmetterlinge verkleinerte Chromosomen und Zellen (Spermatocyten), sondern es finden sich auch solche, deren Zellen und Chromosomen bedeutend größer sind als diejenigen ihrer Verwandten mit normaler Zahl (*Leptidea sinapis* und *L. morsei*, *Dasychira pudibunda*). Alle diese Erscheinungen können also gut mit Polyploidie vereinbar sein.

c) *Das Verhalten der Chromosomen verschieden zahliger Sätze in der Kreuzung.* Zugunsten der Theorie der Fragmentation wird auch der von MALAN (1918) erbrachte Nachweis der Chromosomenpaarung im Bastard von *Lycia hirtaria* (14 Chromosomen) \times *pomonaria* (51 Chromosomen) angeführt (CRETSCHEMAR, 1928). Insofern bei diesem Bastard eine Paarung zwischen den mütterlichen und väterlichen Chromosomen überhaupt stattfand, soll, nach den zahlenmäßigen Verhältnissen der Chromosomen zu schließen, eine teilweise Konjugation zwischen je einem großen *hirtaria*-Chromosom und mehr als je einem kleinen *pomonaria*-Chromosom eintreten. Diese Tatsache enthält aber keinen so überzeugenden Beweis für die Fragmentationshypothese, wie man früher annahm, da wir uns die Chromosomen des *hirtaria*-Satzes nicht als primäre Einzelchromosomen, sondern als Chromosomen, an welche Teile anderer Chromosomen angeheftet sind, vorzustellen haben. Nur diese Auffassung macht nämlich die beträchtliche Größe der *hirtaria*-Chromosomen neben ihrer geringen Zahl (14), die wahrscheinlich die halbe Grundzahl der Gattung ist (28), verständlich. Und wenn nun die Chromosomen des *hirtaria*-Satzes eben aus mehreren Chromosomen entstanden sind, so wird auch verständlich, daß wenigstens je 2 *pomonaria*-Chromosomen mit je einem *hirtaria*-Chromosom kopulieren müssen. Da nicht festgestellt ist, ob mehr als 2 *pomonaria*- mit je einem *hirtaria*-Chromosom kopulieren, so bezeugt der Fall *L. pomonaria* \times *L. hirtaria* vorläufig noch nichts, was hinsichtlich der Fragmentation besonders ins Gewicht fallen würde. Eine ganz ähnliche Anschauung vertritt auch FEDERLEY (1938) für den Bastard *L. zonaria* \times *hirtaria*.

d) *Isoliertheit vervielfachter Sätze in der Chromosomen-Zahlenreihe.* Eine weitere Erscheinung, die gegen die Annahme der Fragmentation

spricht, ist das *isolierte Vorkommen der vervielfachten Sätze in der Reihe der Chromosomenzahlen* der Lepidopteren¹. Wenn Chromosomenfragmentation als Erklärung der vervielfachten Chromosomenzahlen vorausgesetzt wird, so würde dieser Hiatus bedeuten, daß das eine Mal nur ganz wenige Chromosomen zur Fragmentation gelangen, ein anderes Mal aber sämtliche oder fast sämtliche, während es Übergänge zwischen diesen zwei Möglichkeiten nicht gibt. Wenn aber die Totalfragmentation derselbe Vorgang wie die Einzelfragmentation ist, dann müßten auch alle möglichen Übergänge zwischen beiden vorkommen. Da dies nicht der Fall ist, sondern zwischen normalen und vervielfachten Sätzen eine breite Lücke besteht, können wir daraus auf die verschiedene Natur der beiden Vorgänge schließen. Mit der Annahme der Polyploidie ist dagegen die Unterbrechung in der Variationsreihe leicht vereinbar, da ja Zahlensprünge in der Natur der Polyploidie liegen.

e) *Isometrie der Chromosomen in den vervielfachten Sätzen*. Für die Frage, ob Fragmentation oder Polyploidie vorliegt, gewinnt auch Isometrie der Chromosomen in den vervielfachten Sätzen gewisse Bedeutung. Es ist nämlich auffällig, daß die Chromosomen verdoppelter und vervierfachter Karyotypen fast durchwegs die gleiche Größe haben, von je einem großen Chromosomen abgesehen. Im Falle der Fragmentation in solchen Karyotypen würde diese Übereinstimmung bedeuten, daß jedes Chromosom in seiner Mitte gebrochen wird. Dies widerspricht aber den Erfahrungen an anderen Tieren und an Pflanzen, da in Fällen sicher nachgewiesener Fragmentation von den Chromosomen meistens nur kleinere Teile abgebrochen werden (*Drosophila*; NAWASCHIN, TRANKOWSKY bei *Crepis*; McCLUNG bei *Hesperotettix*). Andererseits sehen wir bei den Lepidopteren, daß bedeutende Größenunterschiede der Chromosomen hauptsächlich in Karyotypen von unternormaler Chromosomenzahl auftreten, die also sehr wahrscheinlich durch Anheftung abgebrochener Chromosomenteile an andere Chromosomen entstanden sein dürften. Diese Ungleichheit der Chromosomengröße bei unternormalen Chromosomenzahlen ließe eine entsprechende Ungleichheit auch bei den hohen Chromosomenzahlen erwarten, was sich jedoch gar nicht oder im weit geringerem Maße als zu erwarten bestätigt. Die Isometrie der Chromosomen der vervielfachten Sätze würde demnach besser der Polyploidie entsprechen.

Auf die Frage, welche Form der Polyploidie für die Entstehung der vervielfachten Sätze der Schmetterlinge in Betracht käme, soll hier

¹ Es wurde schon erwähnt, daß wir uns die verschiedenen Zahlen der *Leptidea sinapis* nicht als Fragmentationsergebnis, sondern als Folge von Verschmelzungen innerhalb einer polyoploiden Garnitur vorstellen. Durch den Ausfall der Chromosomenzahlen der *L. sinapis* aus der Reihe der Chromosomenzahlen der Lepidopteren wird die Lücke zwischen der Grundzahl und den tetraploiden Zahlen noch auffälliger.

nicht eingegangen werden, da dazu noch zu wenige sichere Anhaltspunkte vorliegen. Es sei nur erwähnt, daß das einzige, was alle Schmetterlingsarten mit vervielfachten Chromosomenzahlen auszeichnet, die unter ihnen bestehende allerengste Verwandtschaft ist. Die 3 *Leptidea*-Arten sind miteinander nächstverwandt, ebenso die beiden *Polyommatus*-Arten *bellargus* und *coridon*, während *Erebia ottomana* erst neuerdings von *E. tyndarus* als eigene Art abgesondert wurde. In Anbetracht dessen drängt sich der Gedanke auf, daß die polyploiden Chromosomenzahlen der Schmetterlinge vielleicht in der Artkreuzung ihre Ursache haben dürften. Um aber darüber einigermaßen sichere Aufschlüsse zu bekommen, muß zuerst das Verhalten der Chromosomen, besonders der einzelnen großen Chromosomen, bei der Eireifung untersucht werden, über das bei diesen Sätzen noch zu wenig bekannt ist.

VII. Die Änderung der Chromosomenzahl und die Außenfaktoren.

Die Abweichungen der Chromosomenzahl von der Grundzahl lassen sich in kein Abhängigkeitsverhältnis zur Außenwelt bringen. Vielmehr sind sie entweder an systematische Gruppen gebunden, wie z. B. an gewisse Gattungen (*Pieris*, *Aporia*, *Leptidea*, *Erebia*, *Melanargia*) oder gar an ganze Familien (*Lycaenidae*), während sich manche Zahlen, besonders die halben Grundzahlen, unter verschiedensten Familien regellos zerstreut finden. Innerhalb einer Gattung oder Familie macht sich kein Einfluß von Außenfaktoren bemerkbar. So zeigen bei der Gattung *Erebia* die hochalpinen Arten *glacialis* und *gorge* keinen Unterschied in den Chromosomenzahlen gegenüber den Tieren der niederen Lagen (*aethiops*). Die alpinen *Polyommatus*-Arten *P. eros* ($n = 23$) und *P. eumedon* ($n = 24$) haben dieselbe Chromosomenzahl wie ihre Verwandten aus der Ebene (*P. icarus* 23, *P. astrarche* 24). Die niedrigere Temperatur und die sonstigen Faktoren des Hochgebirges würden demnach keine Rolle bei der Veränderung der Chromosomenzahl spielen. In der Gattung *Leptidea* treffen sogar die beiden entgegengesetzt gerichteten Prozesse zusammen: einerseits weitgehende Chromosomenverschmelzung bei *L. sinapis*, andererseits Vervielfachung der Chromosomenzahl bei *L. morsei* und *L. duponcheli*. Auf welche Weise die beiden Vorgänge in der gleichen Gattung durch Außeneinflüsse herbeigeführt sein könnten, läßt sich nicht erklären, da weder ein sichtbarer ökologischer noch physiologischer Anlaß dazu wahrnehmbar ist.

Auch FEDERLEY (1938) weist einen Einfluß der Außenfaktoren auf die Chromosomenzahl zurück, schließt aber die Möglichkeit eines beschleunigenden Einflusses einer größeren Chromosomenzahl auf die Entwicklung nicht aus. Unsere Fälle, in denen es sich nicht um eine kleine, sondern um eine 2–4fache Vergrößerung der Chromosomenzahl handelt, sprechen gerade für das Gegenteil. Von den an gleichen Biotopen vorkommenden *Polyommatus*-Arten hat *P. icarus* ($n = 23$) bis

3 Generationen jährlich, *P. bellargus* ($n = 45$) nur 2, während *P. coridon* ($n = 90$) nur eine einzige Generation hervorbringt. *Erebia medusa* mit der kleinsten Chromosomenzahl 11 erscheint im kroatischen Velebit-gebirge als erste von allen Erebien, etwas später erscheint *E. oëme* ($n = 14$), während *E. ottomana* mit 40 Chromosomen zu den weit später erscheinenden Arten zu rechnen ist. Auch bei den *Leptidea*-Arten ist die zuerst erscheinende und die meisten Generationen hervorbringende Art diejenige mit kleinster Chromosomenzahl (*L. sinapis*, $n = 26-41$), während sich die beiden anderen Arten mit größerer Chromosomenzahl stets später im Jahre zeigen. Demnach fällt auch diese von FEDERLEY noch offen gelassene Möglichkeit der Beeinflussung der Entwicklungsgeschwindigkeit durch die Chromosomenzahl weg.

VIII. Der systematische Wert des Karyotypus bei den Schmetterlingen.

1. *Abweichende Grundzahlen.* An Hand der Chromosomenzahlen, die BELIAJEFF vorlagen, konnte dieser den einzig berechtigten Schluß

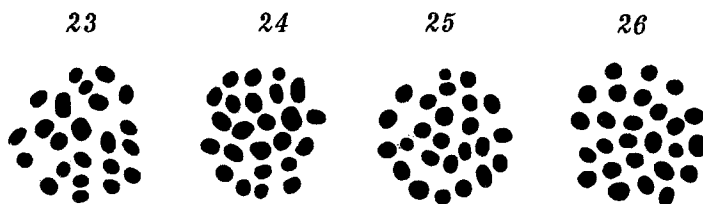


Abb. 10. Lycaeniden-Chromosomensätze. *Glaucopsyche cyllarus* ($n = 23$), *Polyommatus hylas* ($n = 24$), *P. thersites* ($n = 25$) und *Cupido alcetas* ($n = 26$). I. Reifeteilung.

ziehen, „daß bei den Lepidopteren die Zahlen 28—31 ein Merkmal der ganzen Ordnung sind; alle anderen Zahlen sind hingegen . . . nichts mehr als Artmerkmale“. Daten, die uns die Untersuchungen an Tagfaltern liefern, stehen zu dem ersten Satze nicht im Widerspruch, während der zweite Satz jedenfalls nicht in seinem vollem Umfange aufrecht erhalten werden kann, da FEDERLEYS sowie meine Befunde zeigen, daß andere Zahlen als 28—31 nicht nur Artmerkmale, sondern auch Gruppen-, Gattungs- und selbst Familiencharakter tragen können. Dies ist bei den Lycaeniden, bei einer Gruppe der Pieriden und einzelnen Gattungen der Satyriden der Fall.

Hinsichtlich der Abweichung des Karyotypus von der Grundzahl der Lepidopteren verhält sich am einheitlichsten die Familie der Lycaeniden. Bei allen 3 Hauptgruppen dieser artreichen Familie den Theclinen, Lycaeninen und Polyommatischen sind die Zahlen 23—26 gefunden worden (Abb. 10). Die häufigste Zahl, die somit schlechthin als die Grundzahl der Lycaeniden bezeichnet werden könnte, wäre 24, die seltenste 26, während nicht nur die allgemeine Grundzahl der Lepidopteren (31), sondern auch die 4 vorangehenden Zahlen 30, 29, 28 und 27 in dieser Familie bisher unbekannt bleiben.

Nur 2 Arten aus der Gattung *Polyommatus* weichen durch ihre Chromosomenzahlen von der Norm ab, da sie 45 bzw. 90 Chromosomen zählen. Diese Zahlen stören aber die vorhandene Einheitlichkeit der Familie gar nicht, da sie sich durch Verdoppelung bzw. Vervielfachung aus der Grundzahl 24 nächststehenden Zahl 23 zwanglos ableiten lassen. Die 2 Arten, die diese abweichenden Zahlen tragen, *P. bellargus* und *P. coridon*, nehmen in der Gattung *Polyommatus* keine besondere Stellung ein und beweisen somit, daß ganze Vervielfachung der Chromosomenzahlen ebenso wie die Polyploidie vom Standpunkt der Systematik aus keine größere Bedeutung hat als sie die geringen Zahlenabweichungen haben. Die Verdoppelung der Grundzahl 23 bei *P. bellargus* (45) und die weitere Verdoppelung dieser Zahl bei *P. coridon* (90) weist nur darauf hin, daß diese 2 Arten engstens miteinander verwandt sind, da es nicht wahrscheinlich ist, daß die Vervielfachung der Zahl 23 durch einen einmaligen Prozeß zustande kam. Tatsächlich zeigt *P. bellargus* morphologisch noch viele Beziehungen zur *icarus*-Gruppe, von deren Zahl 23 die Zahl 45 abgeleitet werden kann. Andererseits steht *P. bellargus* der *P. coridon* morphologisch, ökologisch und physiologisch so nahe, daß zwischen beiden Arten fruchtbare Kreuzungen vorkommen sollen¹. Den vervielfachten Chromosomenzahlen wird somit unbedingt ein gewisser Wert für die Beurteilung der gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse solcher Arten mit vervielfachten Zahlen beigemessen, aber ihre gemeinsame, allgemeine Position im System ergibt sich durch solche vervielfachten Zahlen nicht.

Einen bedeutenderen allgemeineren systematischen Wert als die ganzen vervielfachten Chromosomenzahlen haben scheinbar die geringen Zahlenabweichungen. Es ist nämlich auffällig, daß gerade bei 3 untersuchten Arten der ursprünglichsten Lycaeninengruppe den Glaucopsychinen die niedrigste Zahl der Lycaeniden gefunden worden ist (23); bei der höherstehenden *Polyommatus* ist diese Zahl bereits seltener, während sie bei den spezialisiertesten Everinen gänzlich fehlt und an ihrer Stelle die höchste Lycaenidenzahl 26 erscheint. Unwahrscheinlich ist bei dieser Übereinstimmung der Chromosomenzahlenreihe und der phyletischen Entwicklungsrichtung, daß gerade die ursprünglichste Gruppe die niedrigste, also von der Grundzahl der Lepidopteren entfernteste Zahl hätte, da eigentlich das Gegenteil zu erwarten wäre.

Von besonderem Interesse für die Systematik der Gattung *Polyommatus* wäre eine Untersuchung der Chromosomenzahlen der charakteristischen Artengruppe *coridon-damon-dolus-admetus*, da *P. coridon* augenscheinlich die niederste Entwicklungsstufe dieser Gruppe einnimmt (vgl. FORSTER, 1935) und doch die höchste bisher bekannte Chromosomenzahl aufweist.

¹ Über die von vielen Lepidopterologen als ein Kreuzungsprodukt zwischen *P. bellargus* und *P. coridon* aufgefaßte fragliche Form *P. pollonus* müßte durch eine Prüfung der Chromosomenverhältnisse jedenfalls Klarheit geschaffen werden können.

Eine weitere Bestätigung für die obige Behauptung, daß vervielfachte Zahlen keinen größeren systematischen Wert haben, liefern uns die Chromosomensätze der Gattung *Leptidea*. Mit Ausnahme der chinesischen Art *L. gigantea* stehen sich die übrigen 4 Arten so nahe, daß erst sorgfältige Untersuchungen Klarheit über die spezifischen Verhältnisse in dieser Gattung brachten (LORKOVIĆ, 1930/31). Trotz der großen morphologischen Übereinstimmung bestehen in den Karyotypen der 3 bisher untersuchten Arten doch gewaltige Unterschiede, da *L. sinapis* 28—41, *L. morsei* 54 und *L. duponcheli* 104 Chromosomen zählen. Im Zusammenhang mit dieser Gattung wäre darauf hinzuweisen, welche Vorsicht geboten ist, wenn aus den Chromosomenzahlen Schlüsse auf die phylogenetische Entwicklungsrichtung gezogen werden sollen; bei 3 *Lepitidea*-Arten haben wir die aufsteigende Reihe: 28 *sinapis* — 45 *morsei* — 104 *duponcheli*; systematisch scheint aber *sinapis* in der Mitte zu stehen, da sie einerseits unbestrittene Beziehungen zu *L. morsei*, andererseits aber zu *L. duponcheli* zeigt. Anscheinend wäre somit die karyotypische Reihe mit der morphologischen nicht in Übereinstimmung zu bringen. Trotzdem stehen die Karyotypenreihen der 3 Arten doch im Einklang mit der Morphologie, weil festgestellt werden konnte, daß wir uns die Chromosomenzahlen der *L. sinapis* gegenwärtig als Chromosomenfusionen eines ehemals verdoppelt gewesenen Satzes vorzustellen haben. Wir nehmen also an, daß bei der Urleptidea, die der *L. morsei* nahe gestanden haben dürfte, eine Chromosomenverdoppelung entstanden ist, die bei *L. morsei* bestehen blieb, bei *L. duponcheli* eine weitere Verdoppelung erfuhr, während es bei *L. sinapis* durch Fusion einzelner Chromosomen nachher zu einem sekundären Rückgang der Chromosomenzahl kam, der noch in Weiterbildung begriffen ist. Nur eine solche Deutung des Tatbestandes kann die cytologischen Verhältnisse dieser Gruppe mit den übrigen systematischen Merkmalen in Einklang bringen.

Aus ähnlichen Gründen hat BELIAJEFF mit seinen Einwendungen gegen die von CRETSCHMAR (1928) aufgestellte Entwicklungs- und Karyotypenreihe in der Gattung *Orgyia* nicht unrecht. CRETSCHMAR ist der Meinung, daß die Reihe *Orgyia thyellina* 11, *O. antiqua* 14, *O. leucostigma* 28, *O. gonostigma* 30 und *O. ericae* 30 mit der phylogenetischen Entwicklungsrichtung der Flügelreduktion übereinstimmt. Da aber die Zahlen 11 und 14 unter den Lepidopteren verhältnismäßig selten sind, können sie nicht als Ausgangszahlen der phylogenetischen Entwicklung der Gattung *Orgyia* angesehen werden, um so weniger als die Grundzahlen 28—30 ohnehin in der Gattung vorhanden sind. Man müßte sonst annehmen, daß in der phyletischen Entwicklung der Gattung *Orgyia* ein reversibler Prozeß die Zahlen 28 und 30 wiederhergestellt hätte, wozu aber kein zwingender Anlaß — wie bei *Leptidea sinapis* — besteht. Näher wird man der Lösung kommen, wenn man den niedrigen Zahlen 11 und 14, analog den hohen, keine besondere Bedeutung zuschreibt,

da die halben Zahlen offenbar ebenso plötzlich entstanden sind wie die hochzahligen Karyotypen. So könnte man annehmen, daß sich die Verschmelzung der Chromosomen erst nach der erfolgten Differenzierung der Flügelentwicklung abspielte und somit die Chromosomenzahlen nur als ein systematisches Merkmal zu betrachten sind. Die Rückbildung der Flügel und die mit dieser verbundenen morphologischen und physiologischen Veränderungen hätten sich dementsprechend ohne Rücksicht auf die Chromosomenzahlen abgespielt.

Etwas anders erscheint der Fall der Spannergattung *Lycia* (Biston), bei der wir zur Zeit keine Art mit der Grundzahl um 30 herum kennen,

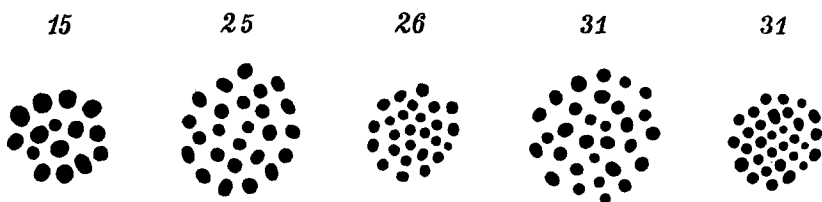


Abb. 11. Chromosomensätze einiger Pieriden: *Pieris brassicae* ($n = 15$), *P. mannii* ($n = 25$), *P. daphnidicae* ($n = 26$), *Euchloë cardamines* ($n = 31$) und *Colias edusa* ($n = 31$). Alles I. Reifeteilung.

da *Lycia hirtaria* 14 Chromosomen hat, während *pommonaria* 51 und *zonaria* 56 zählen. Als Grundzahl ließe sich sehr gut 28 aufstellen, da aus ihr die Zahl 14 durch Verschmelzung und 56 durch Verdoppelung entstanden sein könnte. Bei *Lycia* ist demnach die Zahlenänderung in zwei entgegengesetzten Richtungen gegangen, nicht aber fand, wie CRETSCHMAR annimmt, nur eine Zunahme der Chromosomenzahlen, von 14 ausgehend, statt, obwohl dies mit der phylogenetischen Entwicklungsrichtung der Arten gut vereinbar wäre.

Einen weiteren, vom Standpunkt der Systematik der Lepidopteren jedenfalls interessanten Fall stellen die Gattungen *Pieris* und *Aporia* dar (Abb. 11). Die 6 Arten unserer Fauna zeigen ebenso wie die Lycaeniden einen Karyotypus von unternormaler Zahl, nämlich 25 und 26 Chromosomen. Die Gattung ist morphologisch einheitlich, nur in der Zeichnungsentwicklung zeigt sie gewisse Verschiedenheiten, die Anlaß zur Weiterteilung des Genus gaben; so wurde *daphnidice* von manchen Lepidopterologen als *Pontia* (*Synchloë*) von *Pieris* abgetrennt. Die andere Gruppe der Pieriden, zu der die Gattungen *Euchloë*, *Colias* und *Gonepteryx* gehören, zeigt wieder den für die Lepidopteren üblichen Karyotypus, in dem nur die Zahlen 30 und 31 vorkommen. Eine Art, *Pieris brassicae*, zeigt schließlich noch die reduzierte Zahl von 14 oder 15 Chromosomen. Es sind verschiedene systematische Gruppierungen der Pieriden versucht worden, ohne daß eine davon ganz befriedigt hätte. Die Karyotypen scheinen sehr gut mit den 2 Hauptgruppen übereinzustimmen, die sich vor allem aus der Puppenmorphologie ergeben.

Dabei scheinen die höherzahligen *Euchloë* und *Colias* primitiver zu sein als die geringzahligen *Pieris*. Die halbe Grundzahl der *Pieris brassicae* (15) dürfte aber in dieser Hinsicht nicht viel mehr zu bedeuten haben als die wenig unternormalen Zahlen der übrigen *Pieris*-Arten. Jedenfalls sehen wir auch bei den Pieriden dasselbe wie bei *Polyommatus*, daß nämlich verwandtschaftliche und karyotypische Verhältnisse auch bei den Lepidopteren Hand in Hand gehen können.

Eine besondere Stellung unter den Pieriden nimmt die Gattung *Leptidea* ein. Die eigenartigen Karyotypen dieser Gattung sind bereits beschrieben worden; es sei nur noch erwähnt, daß unter den Pieriden

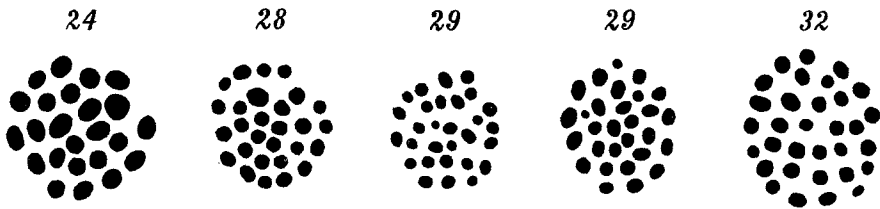


Abb. 12. Chromosomensätze einiger Satyrinen: *Melanargia galathea* ($n = 24$), *Pararge maera* ($n = 28$), *Satyrus hermione* ($n = 29$), *Epinephele jurtina* ($n = 29$) und *Coenonympha arcania* ($n = 32$). Alles I. Reifeteilung.

auch die morphologischen und biologischen Besonderheiten dieser Gattung bzw. der Subfamilie *Dismorphini*, zu der *Leptidea* gehört, nicht weniger eigenartig als ihre Chromosomenzahlenverhältnisse sind.

Von den übrigen Tagfaltern sind von mir nur noch die Papilioniden ausführlicher untersucht worden. Diese Familie zeigt bezüglich des Karyotypus keine Auffälligkeit, es herrscht weitgehende karyotypische Übereinstimmung vor (29—31 Chromosomen), obwohl einzelne Gruppen bedeutende morphologische Unterschiede aufweisen.

Ähnlich den Papilioniden scheinen auch die Nymphalinen ein einheitlich aussehendes Bild der Karyotypen zu haben, da auch bei ihnen nur die Zahlen 29—31 vorkommen, mit der bisher einzigen Ausnahme von *Argynnis ino*, bei der FEDERLEY 12—13 Chromosomen fand.

Anders aber die Satyrinen. Dieser Tribus verdient hinsichtlich der Karyologie seiner Gattungen weit mehr Beachtung als ihm bisher gewidmet wurde. An zwei Stellen seiner Abhandlung hebt FEDERLEY die karyotypische Einheitlichkeit der Satyrinen hervor, da er außer bei *Erebia medusa* nur auf Arten von 28—32 Chromosomen stieß. Meine Befunde zeigen aber, daß das Gegenteil zutrifft; gerade in diesem Tribus kommen die größten Unterschiede in ziemlich kontinuierlichen Zahlenreihen vor. Die Chromosomenzahlen der bisher untersuchten Arten schwanken zwischen 11 und 32. Einige Zahlen scheinen dabei nur auf bestimmte Gattungen beschränkt zu sein. Die niedrigsten Zahlen 11 bis 22 sowie die höchste Zahl 40 kommen nur bei *Erebia* vor (Abb. 2), während 24 Chromosomen nur bei 2 Arten von *Melanargia* gefunden worden sind (Abb. 12). In dem ganzen Tribus kommen die Grundzahlen

der Lepidopteren 30 und 31 überhaupt nicht vor. Ganz besonderes Interesse erweckt die Gattung *Erebia*, die vergleichend cytologisch an die Seite der interessantesten Tagfaltergruppen, der Leptideen und *Polyommatus*-Arten, zu stellen ist. Vom systematischen Standpunkt aus betrachtet, fällt auf, daß die aufsteigende Reihe der Chromosomenzahlen in groben Zügen mit der systematischen Anordnung der *Erebia*-Arten übereinstimmt, wie dies die folgende Übersicht zur Darstellung bringt:

<i>Erebia epiphron</i> . . . 17	<i>Erebia pronoe</i> . . . 19
„ <i>pharte</i> . . . 19	„ <i>gorge</i> . . . 21
„ <i>medusa</i> . . . 11	„ <i>aethiops</i> . . . 21
„ <i>oëme</i> . . . 14	„ <i>ligea</i> . . . 29 ♀
„ <i>melas</i> . . . 21	„ <i>lappona</i> . . . 28 ♀
„ <i>nerine</i> . . . 22	„ <i>disa</i> . . . 29 ♀
„ <i>glacialis</i> . . . 19	„ <i>ottomana</i> . . . 40

Die Hesperiden zeigen wieder dieselbe Erscheinung wie die Pieriden. Neben Arten mit normaler Grundzahl 29—31, darunter 4 Arten der

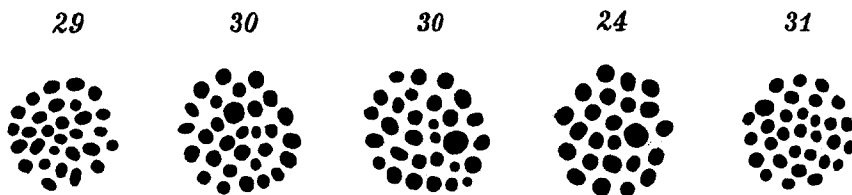


Abb. 13. Chromosomensätze einiger Hesperiden: *Augiades sylvanus* ($n = 29$), *Carcharodus alceae* ($n = 30$), *Hesperia serratulae* ($n = 30$), *H. alveus* ($n = 24$) und *Thanaos tages* ($n = 31$). I. Reifeteilung.

Gattung *Hesperia* mit 30 und 31 Chromosomen, finden sich bei *Hesperia alveus* nur 24 Chromosomen. Charakteristisch ist für die Gruppe, daß fast bei allen bisher untersuchten Arten ein besonders großes Chromosom vorkommt, das sofort erkennbar ist. Die Systematik der äußerst schwierigen Gattung *Hesperia*, die eine Anzahl morphologisch kaum unterscheidbarer Arten enthält, könnte vielleicht durch die Chromosomenuntersuchungen eine wertvolle Hilfe bekommen.

Wie aus dem Dargestellten hervorgeht, kann dem Karyotypus der Schmetterlinge in kleineren, enger umgrenzten Gruppen nicht jede systematische Bedeutung abgesprochen werden, da manche Artengruppen, Gattungen und selbst eine ganze Familie durch andere, von der allgemeinen Grundzahl der Lepidopteren abweichende Chromosomenzahlen charakterisiert sind.

2. *Chromosomenzahlen nahe verwandter Arten.* Wie in der Einleitung erwähnt, hatte sich diese Arbeit unter anderem auch die Ermittlung der Chromosomenzahlen ganz nahe verwandter Arten zur Aufgabe gemacht. Aus dem Vergleich der Chromosomenzahlen einiger solcher Arten geht hervor, daß nach dieser Richtung hin keine Gesetzmäßigkeit besteht, da in den betreffenden Chromosomensätzen ebenso Übereinstimmung

wie Verschiedenheit vorkommen. Gleiche Chromosomenzahlen sind bei folgenden 12 nächstverwandten Arten gefunden worden:

<i>Papilio podalirius</i> — <i>P. feisthameli</i> . . .	30
<i>Pieris rapae</i> — <i>P. manni</i>	25
<i>Vanessa polychloros</i> — <i>V. xanthomelas</i> .	31
<i>Melanargia galathea</i> — <i>M. lachesis</i> . . .	24
<i>Polyommatus argyrognomon</i> — <i>P. idas</i> . .	24
<i>Hesperia serratulae</i> — <i>H. onopordi</i> . . .	30

Verschiedene Chromosomenzahlen haben folgende 18 nächstverwandte Arten:

<i>Pieris manni</i> 25 — <i>P. ergane</i> 26.
<i>Leptidea sinapis</i> 26—41, <i>L. morsei</i> 54, <i>L. duponcheli</i> 104.
<i>Cupido argiades</i> 24, <i>C. alcetas</i> 26, <i>C. decolorata</i> 25.
<i>Polyommatus icarus</i> 23, <i>P. thersites</i> 24, 25.
<i>Polyommatus idas</i> 24, <i>P. argus</i> 23.
<i>Erebia medusa</i> 11, <i>E. oëme</i> 14.
<i>Hesperia sao</i> 31, <i>H. orbifer</i> 30.
<i>Hesperia serratulae</i> 30, <i>H. alveus</i> 24.

Es sei betont, daß es sich hier nur um nächstverwandte Arten handelt, die sich so nahe stehen, daß in den meisten Fällen erst genaue neuzeitliche Untersuchungen und eine klare Erfassung des Speziesbegriffes sicheren Entscheid über ihre systematische Stellung bringen konnten.

Wenn aus diesen noch dürftigen Angaben irgendwelche Schlüsse gezogen werden dürfen, so ist es jedenfalls bemerkenswert, daß bei den nächstverwandten Arten Zahlverschiedenheit im Karyotypus häufiger ist als Identität. Diese Tatsache deckt sich mit der oben geäußerten Annahme, daß bei den Lepidopteren eine Veränderung der Chromosomenzahl und die Artenentstehung Hand in Hand gehen, was auch mit den neuen Befunden der Genetik übereinstimmt, wonach „Chromosomenmutationen und Bastardierung tatsächlich neue Formen schaffen“ (GEITLER, S. 282).

Zusammenfassung.

Es wurden 85 Arten der Tagfalter (*Rhopalocera* und *Hesperoidea*) auf ihre Chromosomenzahlen in den beiden Reifeteilungen der Spermatogenese untersucht, wobei größtenteils die Imaginalhoden Verwendung fanden. Von 58 untersuchten Arten waren die Chromosomenzahlen noch nicht bekannt.

1. Bei den Tagfaltern wurden 2 Zahlen als häufigst vorkommende festgestellt: 29 und 31, zum Unterschied von den Schmetterlingen im allgemeinen, die nur eine häufigste Zahl aufweisen (31). Hinter beiden genannten Zahlen bleibt die Zahl 24, die der Grundzahl der Familie *Lycænidæ* entspricht, nicht weit zurück.

2. Als niedrigste Zahl wurden 11 Chromosomen bei *Erebia medusa* gefunden. Die höchste Chromosomenzahl kommt bei der Pieridae

Leptidea duponcheli vor, die 104 Chromosomen hat; das ist die zweithöchste Zahl der Lepidopteren überhaupt, da bei der Geometride *Phigalia pedaria* 112 Chromosomen vorkommen (REGNART).

3. Die von FEDERLEY als Sammelchromosomen bezeichneten großen Chromosomen der Arten mit kleiner Chromosomenzahl sind nach allem was über ihren Bau bekannt ist, gewöhnliche Einzelchromosomen. Als Sammelchromosomen ließen sich nur einige lange, gebogene oder V-förmige Chromosomen von *Leptidea sinapis* bezeichnen, da sie in ihrer Gestalt und Anzahl der Spindelfasern deutlich ihre Zusammensetzung aus 2 oder mehr Chromosomen erkennen lassen.

4. Der Chromosomensatz von *Leptidea sinapis* ist, wenn nicht der inkonstanteste so jedenfalls einer der inkonstantesten im Tierreiche, da die Chromosomenzahlen zwischen 26 und 41 variieren, während die Chromosomenzahl bei den Tagfaltern sonst um nicht mehr als ein Chromosom, ausnahmsweise um deren 2 bei einer und derselben Art schwankt. In der Mehrzahl der Fälle ist die Regel der Zahlenkonstanz auch für die Tagfalter gültig.

5. Der auffallendste Befund dieser Untersuchungen sind Chromosomenzahlen, die eine genaue oder fast genaue Verdoppelung oder Vervierfachung einzelner Grundzahlen darstellen: 23—45—90 in der Gattung *Polyommatus*, 28—54—104 bei *Leptidea*, und 20—40 bei *Erebia*. Die bisherige Ansicht, die die Ursache ähnlicher Zahlenverhältnisse bei den Nachtfaltern in der Fragmentation sah, ist mit dem heutigen Stand der Chromosomenforschung nicht vereinbar. Es bleibt somit nur die Polyploidie übrig, für die auch eine Reihe von Tatsachen spricht.

6. Die Abweichungen der Chromosomenzahl von der Grundzahl ließen sich in kein Abhängigkeitsverhältnis zu den Außenfaktoren bringen.

7. Die Grundzahl mehrerer Tagfaltergattungen und einer ganzen Familie weicht beträchtlich von der Grundzahl der Lepidopteren ab (*Pieris* 25, *Melanargia* 24, *Erebia* 20, die Familie *Lycaenidae* 24), weshalb der Chromosomenzahl, entgegen den Befunden BELIAJEFFS, auch systematischer Wert zukommt. In etwa der Hälfte der Fälle ist die Chromosomenzahl als ein gutes systematisches Unterscheidungsmerkmal nächstverwandter Arten verwendbar.

Schriftenverzeichnis.

- Bauer, H.: Chromosomenforschung (Karyologie und Cytogenetik). Fortschr. Zool., N. F. 5 (1941). — Belar, K.: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handbuch der Vererbungswissenschaften, Bd. 1. 1928. — Beliajeff, N. K.: Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Schmetterlingen. Z. Abstammungslehre 54 (1930). — Cretschmar, M.: Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese von *Orygia thyellina* und *antiqua* sowie eines ihrer Bastarde. Z. Zellforsch. 7 (1928). — Dederer, P. H.: Variations in chromosome number in the

spermatogenesis of *Philosamia cynthia*. J. of Morphol. 45 (1928). — **Fasten, N.**: Spermatogenesis of the American crayfish *Cambarus virilis* and *Cambarus immunis* (?), with special reference to synapsis and chromatoid bodies. J. of Morphol. 25 (1914). — **Federley, H.**: Chromosomenanalyse der reziproken Bastarde zwischen *Pygaera pigra* und *P. curtula* sowie ihrer Rückkreuzungsbastarde. Z. Zellforsch. 12 (1931). — Chromosomenzahlen finnländischer Lepidopteren. I. *Rhopalocera*. *Hereditas* 24 (1938). — **Forster, W.**: Beitrag zur Systematik des Tribus *Lycaenini*. Mitt. Münch. entomol. Ges. 26 (1936). — Das System der paläarktischen Polyommatini (*Lep. Lycaen.*). Mitt. Münch. entomol. Ges. 28 (1938). — **Frolowa, S. L. u. B. L. Astaurov**: Die Chromosomengarnitur als systematisches Merkmal. (Eine vergleichende Untersuchung der russischen und amerikanischen *Drosophila obscura*-Fälle.) Z. Zellforsch. 10 (1930). — **Geitler, L.**: Grundriß der Cytologie. Berlin: Gebrüder Bornträger 1934. — **Goldschmidt, R.**: Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. IV. Die Sammelchromosomen der Schmetterlinge. Arch. exper. Zellforsch. 17 (1923). — **Harvey, E. B.**: A review of the chromosome numbers in the Metazoa. J. of Morph. 34 (1920). — **Henking, H.**: Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Das Ei von *Pieris brassicae* L. nebst Bemerkungen über Samen und Samenbildung. Z. wiss. Zool. 49 (1890). — **Lorkovic, Z.**: Bedeutung des Genitalapparates für die Systematik der Lycaeniden. Acta Soc. entomol. Jugosl. (kroat.) 5/6 (1930). — Verwandtschaftliche Beziehungen in der *morsei-major-sinapis*-Gruppe des Genus *Leptidea*. (Kritischer Beitrag zur Auffassung des Speziesbegriffes.) Z. österr. entomol. Vereines. 15 (1930). — Studien über den Speziesbegriff. II. Artberechtigung von *Everes argiades* Pall., *E. alcetas* Hfsgg. und *E. decolorata* Stgr. Mitt. Münch. entomol. Ges. 28 (1938). — Entomološka istraživanja u Vardarskoj banovini. Bull. jugosl. Akad. Wiss. (kroat.) 51 (1939). — **Muller, H. J.**: Why polyploidy is rarer in animals than in plants. Amer. Naturalist 59 (1925). — **Niiyama, H.**: The chromosomes of the edible crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). J. Fac. Sci. Hokk. Imp. Univ., s. VI, 4 (1935). — **Oguma, K. and S. Makino**: A new list of the chromosome numbers in Vertebrata. J. Fac. Sci. Hokk. Imp. Univ., s. VI., 5 (1937). — **Seiler, J.**: Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden. Z. Abstammungslehre 31 (1923). — Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. I. Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Ein Beweis für das Mendeln der Chromosomen. Arch. Klaus-Stiftg 1 (1925). — **Trankowsky, O. A.**: Leitkörperchen der Chromosomen bei einigen Angiospermen. Z. Zellforsch. 10 (1930). — **Wettstein, F. v.**: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. Z. Abstammungslehre 74 (1937).