

## ZUR EVOLUTION DES KARYOTYPS BEI DEN LEPIDOPTEREN. DIE CHROMOSOMENZAHLEN DER NOCTUIDEN

L. WERNER

Zoologisches Institut der Universität des Saarlandes

Eingegangen am 11. Juli 1974/Angenommen am 15. Juli 1974

An analysis of the haploid chromosome numbers of 97 species of the family *Noctuidae* was performed. These numbers added to those formerly known, give the picture of an astonishing stability in the whole family with the exception of one genus, *Orthosia*, in which a wide variation was found. In 105 out of 112 species of non-*Orthosia* noctuids the haploid number is 31, which is thus the modal number of the family. In sharp contrast to this pattern, in *Orthosia* each of the 8 species investigated gives a different chromosome count, ranging from 14 to 120, and none has the number 31. The chromosomes are large in the species *Orthosia gracilis*, which has 14 chromosomes, smaller in the species with intermediate numbers, and smallest in the species *O. rorida*, possessing 120 chromosomes. The differences in number are therefore interpreted as mainly due to fusion and fragmentation processes, which should be facilitated by the holokinetic organisation of the Lepidoptera chromosomes. In non-*Orthosia* noctuids the volumes of chromosome complements differ as much as 1:5 in spite of the constant chromosome number. The existence of a mechanism is postulated which prevents easy fusion and fragmentation in non-*Orthosia* noctuids and many of the other Lepidoptera lines.

### Einleitung

Die Lepidopteren zeigen ebenso wie die mit ihnen verwandten Trichopteren eine Reihe von cytologischen Besonderheiten, die in dieser Kombination bei weiteren Insektenordnungen oder anderen Tierklassen nicht anzutreffen sind: Das weibliche Geschlecht ist heterogamet (SEILER, 1914); die Oogenese verläuft ohne Chiasmabildung (MAEDA, 1939); in der Anaphase I der Oogenese tritt "Eliminationschromatin" auf (SEILER, 1914) und die Chromosomen selbst sind holokinetic (BAUER, 1967). Gerade die letzte Tatsache könnte zu der Erwartung führen, daß Chromosomenzahlveränderungen durch Fusion und Fragmentation in der Evolution dieser Ordnung leicht auftreten, so daß die gesamte Ordnung durch eine große Zahlenvariabilität gekennzeichnet sein müßte.

Eine solche Variabilität der Chromosomenzahlen wurde z.B. bei den Lycaeniden (DE LESSE, 1960), der Satyriden-Gattung *Erebia* (DE LESSE, 1960; LORKOVIC, 1941) und unter den wenig untersuchten "Heteroceriden" bei der Geometriden-Gattung *Cidaria* (SUOMALAINEN, 1965) gefunden. Dagegen zeichnen sich andere Taxa der Lepidopteren durch eine hohe

Stabilität der Chromosomenzahlen aus, wie die Familie *Papilionidae* (MAEKI, 1957; MAEKI & AE, 1966) und die Gattung *Zygaena* (BURGEFF & HAUPT, 1967). Die wenigen publizierten Chromosomenzahlen von Noctuiden deuten ebenfalls auf eine Einheitlichkeit des Karyotyps hin. Diese Familie bot sich wegen der großen Zahl leicht erreichbarer Arten zu einer genaueren Studie über die Stabilität des Karyotyps an.

### Material und Methode

Die meisten der in vorliegender Untersuchung bearbeiteten Noctuiden-Arten wurden als Imagines bei Lichtfängen vor allem im Saarland gesammelt. Die Bestimmung bzw. Nachbestimmung der Arten verdanke ich Herrn Professor Dr. G. DE LATTIN sowie Herrn Professor Dr. G. C. MOSBACHER, Saarbrücken. Darüber hinaus erhielt ich Material von Entomologen aus anderen Gebieten der Bundesrepublik Deutschland und aus Österreich. Fundorte und Sammler sind in der Tabelle 1 aufgeführt. Systematik und Nomenklatur der in Mitteleuropa vorkommenden Arten folgen den Aufstellungen von AUBERT & BOURSIN (1953), BOURSIN (1964), DUFAY (1961) sowie FORSTER & WOHLFAHRT (1971).

Untersucht wurden ausschließlich männliche Raupen und Puppen. Um diese Entwicklungsstadien zu erhalten, wurde den gefangenen weiblichen Imagines Gelegenheit zur Eiablage gegeben. Die aus den Gelegen schlüpfenden Raupen wurden in Glasgefäßen mit geeigneten Futterpflanzen aufgezogen.

Da die Lepidopteren und speziell die Noctuiden hohe Chromosomenzahlen aufweisen (um  $2n = 60$ ), ist man, um sichere Ergebnisse zu erhalten, auf das Auszählen der Metaphaseplatten der Reifeteilungen angewiesen. Dazu eignet sich vor allem das spermatogene Gewebe der Raupen und Puppen. Der Zeitpunkt der einsetzenden Reifeteilung ist nicht bei allen Arten gleich. Durch die Untersuchungen hat sich gezeigt, daß bei den meisten Arten die Reifeteilungen während der kurzen, 3 bis 5 Tage dauernden Vorpuppenphase ablaufen. Auch bei den Arten, die vor dem Verpuppen ein längeres Ruhestadium einlegen, finden Meiosen erst am Ende dieses Stadiums mit dem Übergang zur Verpuppung statt (z.B. bei *Scotia exclamationis* und *S. puta*, bei der Mehrzahl der untersuchten Cuculliinen und bei *Aedia funesta*). Nur bei wenigen Arten, besonders bei Plusiinen und bei den *Mythimna*-Arten sind die Spermatozytenteilungen während der letzten Raupenhäutung oder kurz danach aufzufinden. Bei anderen wiederum (der Mehrzahl der *Mamestra*-Arten, Vertretern der *Apatelinae* und *Amphipyridae*) setzt die Spermienreifung erst in späten Stadien der Puppenruhe ein.

TABELLE 1

## DIE CHROMOSOMENZAHLEN DER NOCTUIDEN

Zusammenstellung der eigenen Ergebnisse und der bisher publizierten Zahlen. Bei den eigenen Zahlenangaben werden Arten, die nicht aus persönlichen Ausbeuten stammen, mit dem Namen des Sammlers versehen, und, wenn keine Nachbestimmung erfolgen konnte, auch mit dem des Determinators. Chromosomenzahlen, die nur an einem Individuum einer Art sicher festgestellt werden konnten, sind mit einem (\*) versehen. Stadien: I = Metaphase I, II = Metaphase II, sp = spermatogoniale Mitose, s = somatische Mitose.

Lfd. Nr.	Art	Fundort	n	Stadium	andere Untersucher
U. fam. Noctuidae					
1	<i>Scotia segetum</i> Schiff.	Pfalz u. Saarland	31	I, II	
2	<i>S. exclamationis</i> L.	Saarland	31	I	
3	<i>S. epsilon</i> Hfn.	Saarland	31	I, II	
4	<i>S. puta</i> Hb.	Westspanien	31	I, II	
5	<i>Ochropleura plecta</i> L.	Saarland	31	I, II	
6	<i>Eugnorisma depuncta</i> L.	Niederösterreich: leg. et det. O. MUHR	31	I, II	
7	<i>Noctua pronuba</i> L.	Saarland	31	I, II	
8	<i>N. comes</i> Hb.	Saarland	31*	I	
9	<i>N. fimbriata</i> Schreber (= <i>Agrotis fimbria</i> L.)	ohne Angabe	29	I, II?	KERNEWITZ (1914)
10	<i>N. janthina</i> Schiff.	Bayern: leg. O. KÄSER	31	I, II	
11	<i>Peridroma saucia</i> Hb.	Nordspanien: leg. G. C. MOSBACHER	31	I, II	
12	<i>Diarsia brunnea</i> Schiff.	Niederösterreich: leg. A. SCHLENZ	31	I, II	
	<i>Diarsia brunnea</i> Schiff.	Saarland	31	I, II	
13	<i>D. rubi</i> View.	Saarland	31	I, II	
14	<i>Amathes c-nigrum</i> L.	Saarland	31	I, II	
	<i>Amathes c-nigrum</i> L.	Großbritannien	29	s	BIGGER (1961)
15	<i>A. triangulum</i> Hfn.	Saarland	31*	I, II	
	<i>A. triangulum</i> Hfn.	ohne Angabe	29	I, II?	KERNEWITZ (1915)
16	<i>A. baja</i> Schiff.	Saarland	31	I, II	
17	<i>A. rhomboidea</i> Esp.	Niederösterreich: leg. O. MUHR	31*	I, II	
18	<i>A. xanthographa</i> Schiff.	Saarland	31*	I, II	
	<i>A. xanthographa</i> Schiff.	Großbritannien	34	s	BIGGER (1960)
19	<i>Eurois occulta</i> L.	Bayern: leg. H. WAGNER	31	I, II	
20	<i>Anaplectoides prasina</i> Schiff.	Odenwald: leg. F. PEKING	31	I, II	
	<i>Anaplectoides prasina</i> Schiff.	Südelsaß	31	I, II	
21	<i>Cerastis rubricosa</i> Schiff.	Saarland	31*	I, II	
22	<i>C. leucographa</i> Schiff.	Saarland	31	I, II	
U. fam. Hadeninae					
23	<i>Discestra trifolii</i> Hfn.	Saarland	31	I, II	
24	<i>Mamestra brassicae</i> L.	Saarland	31	I, II	
	<i>Mamestra brassicae</i> L.	Japan	31	I, II	SAITOH (1959)

TABELLE 1 (Forts.)

Lfd. Nr.	Art	Fundort	n	Stadium	andere Untersucher
25	<i>M. persicariae</i> L.	Saarland	31*	I, II	BELIAJEFF (1930)
	<i>M. persicariae</i> L.	Moskau	31	I	
26	<i>M. thalassina</i> Hfn.	Saarland	31	I, II	
27	<i>M. suasa</i> Schiff.	Saarland	31	I	GUPTA (1964)
28	<i>M. oleracea</i> L.	Saarland	31	I, II	
29	<i>M. pisi</i> L.	Saarland	31	I, II	
30	<i>Hadena rivularis</i> F.	Saarland	31*	II?	
31	<i>Polytela gloriosae</i> F.	Indien	31	I, II, sp	
32	<i>Xylomyges</i> <i>conspicillaris</i> L.	Saarland	30	I, II	
33	<i>Orthosia cruda</i> Schiff.	Saarland	32	I, II	BIGGER (1961)
34	<i>O. miniosa</i> Schiff.	Saarland	27	I, II	
35	<i>O. gracilis</i> Schiff.	Saarland	14	I, II	
36	<i>O. stabilis</i> Schiff.	Saarland	29	I, II	
37	<i>O. incerta</i> Hfn.	Saarland	30	I, II	
38	<i>O. munda</i> Schiff.	Saarland	26	I, II	
39	<i>O. gothica</i> L.	Saarland	36	I, II	
40	<i>O. rorida</i> Friv.	Dalmatien: leg. et det. H. CZIPKA	120	I	
41	<i>Mythimna conigera</i> Schiff.	Saarland	31	I, II	
	<i>Mythimna conigera</i> Schiff.	Großbritannien	31	s	
42	<i>M. turca</i> L.	Niederösterreich: leg. E. BODI	31*	I	
43	<i>M. pudorina</i> Schiff.	Saarland	31	I, II	KERNEWITZ (1914, 1915) BIGGER (1961)
44	<i>M. ferrago</i> F.	Saarland	31	I, II	
45	<i>M. impura</i> Hb.	Saarland	31	I, II	
	<i>M. impura</i> Hb.	ohne Angabe	31	I, II	
	<i>M. impura</i> Hb.	Großbritannien	28	s	
46	<i>M. pallens</i> L.	Saarland	31*	I, II	COCKAYNE (1952)
	<i>M. pallens</i> L.	Großbritannien	31	I, II?	
47	<i>M. favicolor</i> Barr.	Großbritannien	31	I, II?	COCKAYNE (1952)
48	<i>Leucania comma</i> L. U. fam. <i>Cuculliinae</i>	Saarland	31	I, II	BELIAJEFF (1930)
49	<i>Lithophane ornitopus</i> Hfn.	Saarland	31	I, II	
50	<i>L. consocia</i> Bkh. (= <i>Xylena ingrisc</i> H.S.)	Moskau	31	I, II	
51	<i>Xylena vetusta</i> Hb.	Niedersachsen: leg. K. H. MÜLLER	31	I, II	COCKAYNE (1952)
52	<i>Xylocampa areola</i> Esp.	Saarland	31	I, II	
53	<i>Antitype chi</i> L.	Württemberg: leg. A. LOSER	31*	I, II	BELIAJEFF (1930)
54	<i>Eupsilia transversa</i> Hfn.	Saarland	31	I, II	
55	<i>Conistra vaccinii</i> L.	Saarland	31	I, II	

TABELLE 1 (Forts.)

Lfd. Nr.	Art	Fundort	n	Stadium	andere Untersucher
56	<i>Agrochola circellaris</i> Hfn.	Moskau	30	I, II	BELIAJEFF (1930)
57	<i>A. lota</i> Cl.	Saarland	31	I	
58	<i>A. litura</i> L.	Saarland	31	I, II	
59	<i>Cirrhia aurago</i> Schiff. U. fam. <i>Apatelinae</i>	Saarland	31	I, II	
60	<i>Daseochaeta alpium</i> Osbeck	Württemberg: leg. K. H. MÜLLER	31*	I	
61	<i>Acronycta</i> sp.	Philadelphia	29	I, II	COOK (1910)
62	<i>Apatele alni</i> L.	Saarland	31	I, II	
63	<i>A. psi</i> L.	Saarland	31	I, II	
	<i>A. psi</i> L.	Moskau	31	I	BELIAJEFF (1930)
	<i>A. psi</i> L.	Großbritannien	31	I, II	REGNART (1933)
64	<i>A. incretata</i> Hmps.	Japan	31	I, II	SAITOH (1960)
65	<i>Pharetra auricoma</i> Schiff.	Saarland	31*	I, II	
66	<i>P. rumicis</i> L. U. fam. <i>Amphipyridae</i>	Saarland	31*	I	
67	<i>Amphipyra pyramidea</i> L.	Saarland	31	I, II	
68	<i>A. perflua</i> F.	Bayern: leg. H. WAGNER	31	I, II	
69	<i>A. tragopogonis</i> Cl.	Saarland	31	I, II	
70	<i>Dypterygia scabriuscula</i> L.	Niederösterreich: leg. R. PINKER	31*	I, II	
71	<i>Rusina ferruginea</i> Esp.	Südelsaß	30	I	
72	<i>Euplexia lucipara</i> L.	Moskau	31	II	BELIAJEFF (1930)
73	<i>Phlogophora meticulosa</i> L.	Saarland	31	I, II	
74	<i>Callogonia virgo</i> Tr.	Niederösterreich: leg. R. PINKER	31*	I, II	
75	<i>Cosmia camplostigma</i> Menetr.	Japan	31	I, II	SAITOH (1960)
76	<i>C. trapezina</i> L.	Saarland	32* u. 31	I, II	
77	<i>Actinotia polyodon</i> Cl.	Saarland	31*	I, II	
78	<i>Apamea monoglypha</i> Hfn.	Großbritannien	29	s	BIGGER (1961)
79	<i>Luperina testacea</i> Schiff.	Großbritannien	29	s	BIGGER (1961)
80	<i>Hydraecia burrowsii</i> Chap.	Japan	31	I, II	SAITOH (1960)
81	<i>Gortyna flavago</i> Schiff. (= <i>Ochria ochracea</i> Hb.)	Großbritannien	31	I	REGNART (1933)
82	<i>Hoplodrina alsines</i> Brahm	Saarland	31	I, II	
83	<i>H. ambigua</i> Schiff.	Saarland	31	I, II	
84	<i>Spodoptera littoralis</i> Boisd.	Madeira: leg. R. PINKER	31*	I, II	

TABELLE 1 (Forts.)

Lfd. Nr.	Art	Fundort	n	Stadium	andere Untersucher
	<i>Spodoptera littoralis</i> Boisd.	Indien	31	I, II, sp	GUPTA (1964)
85	<i>Caradrina rebeli</i> Stgr. ssp. <i>grancanariae</i> Pinker	Gran Canaria: leg. R. PINKER	31*	I?	
86	<i>Paradrina clavipalpis</i> Scop.	Saarland	31	II?	
87	<i>Eremodrina gilva</i> Donz.	Württemberg: leg. K. H. MÜLLER, det. J. WOLFSBERGER	31*	I, II	
88	U. fam. <i>Meliclectriinae</i> <i>Chloridea armigera</i> Hb.	Nordspanien: leg. G. C. MOSBACHER	31*	I, II	
89	<i>Axylia putris</i> L. U. fam. <i>Jaspidiinae</i>	Saarland	31	I	
90	<i>Hoplotarache lunana</i> F. U. fam. <i>Beninae</i>	Indien	32	I, II, sp	GUPTA (1964)
91	<i>Earias insulana</i> Boisd.	Indien	31	I, II, sp	GUPTA (1964)
92	<i>E. fabia</i> Stoll	Indien	31	I, II, sp	GUPTA (1964)
93	<i>Bena prasinana</i> L. <i>Bena prasinana</i> L. U. fam. <i>Pantheinae</i>	Saarland Großbritannien	32 32	I, II I, II	REGNART (1933)
94	<i>Calocasia coryli</i> L. U. fam. <i>Plusiinae</i>	Saarland	31	I, II	
95	<i>Abrostola trigemina</i> Wernebg.	Saarland	31*	I?	
96	<i>Autographa gamma</i> L.	Saarland	31	I	
97	<i>A. festucae</i> L.	Saarland	31	I, II	
98	<i>A. confusa</i> Steph.	Saarland	31	I, II	
99	<i>A. aurifera</i> Hb.	Gran Canaria: leg. R. PINKER	31*	I, II	
100	<i>A. nigrisigna</i> Wlk.	Japan	31	I, II	SAITOH (1959)
101	<i>Chrysodeixis chalcys</i> Esp.	Norditalien: leg. L. KOBES	31	I, II	
102	<i>Plusia chrysis</i> L.	Saarland	31	I?	
103	<i>P. zosimi</i> Hb.	Niederösterreich: leg. R. PINKER	31	I, II	
104	<i>P. peponis</i> F.	Japan	31	I, II	SAITOH (1960)
105	<i>P. intermixta</i> Warr. U. fam. <i>Catocalinae</i>	Japan	31	I, II	SAITOH (1960)
106	<i>Catocala fraxini</i> L.	Niederösterreich: leg. A. SCHLENZ	31*	I	
107	<i>C. nupta</i> L.	Berlin: leg. G. BELTER	31*	I, II	
108	<i>C. puerpera</i> Giorna	Niederösterreich: leg. R. PINKER	31*	II	
109	<i>C. hymenaea</i> Schiff.	Niederösterreich: leg. R. PINKER	31	I?	
110	<i>Ophiusa melicerte</i> Drury	Indien	31	I, II, sp	GUPTA (1964)

TABELLE 1 (Forts.)

Lfd. Nr.	Art	Fundort	n	Stadium	andere Untersucher
111	<i>Callistege mi</i> Cl.	Saarland	31	I	
112	<i>Arcte coerulea</i> Guen.	Japan	31	I, II	SAITOH (1959)
113	<i>Adris tyrannus</i> <i>amurensis</i> Stgr.	Japan	31	I, II	SAITOH (1960)
114	<i>Zale</i> sp. U. fam. <i>Ophiderinae</i>	Kanada	31	I	SMITH (1944)
115	<i>Anomis commoda</i> Btlr.	Japan	31	I, II	SAITOH (1960)
116	<i>Scoliopteryx libatrix</i> L.	Saarland	31*	I, II	
117	<i>Calpe aureola</i> Graes.	Japan	31	I, II	SAITOH (1960)
118	<i>Plusiodonta casta</i> Btlr.	Japan	31	I, II	SAITOH (1960)
119	<i>Lugephila viciae</i> Hb.	Südelsaß	31	I, II	
120	<i>Aedia funesta</i> Esp.	Niederösterreich: leg. R. PINKER	31	I, II	
121	<i>Anophia leucomelas</i> L.	Norditalien: leg. L. KOBES	31	I	
122	<i>Rivula sericealis</i> Scop. U. fam. <i>Hypeninae</i>	Saarland	30	I, II	
123	<i>Hypena proboscidalis</i> L. <i>Hypena proboscidalis</i> L.	Saarland Moskau	31 31	I I	BELIAJEFF (1930)
124	<i>Dichromia trigonalis</i> Guen.	Japan	31	I	SAITOH (1960)

Wenn auch innerhalb einer Unterfamilie gruppenweise übereinstimmung in der Entwicklung und im zeitlichen Ablauf der Reifeteilungen herrscht, ist dies aber nicht notwendig an systematische Kategorien gebunden. Es hat sich daher als vorteilhaft erwiesen, bei jeder Art mit den Untersuchungen bereits im Stadium der letzten Raupenhäutung zu beginnen.

Da in erster Linie die Klärung der Chromosomenzahlen die Aufgabe dieser Arbeit war, genügten Karmin-Essigsäure-gefärbte Quetschpräparate der larvalen und pupalen Hoden, die mit Phasenkontrast untersucht und fotografiert wurden.

### Ergebnisse

#### CHROMOSOMENZAHLEN

Von 97 Arten aus 12 Unterfamilien der Familie der Noctuiden wurden die Chromosomenzahlen ermittelt (Tabelle 1). Von 12 dieser Arten lagen bereits Ergebnisse anderer Autoren vor, die bei 8 Arten bestätigt werden konnten. In drei Fällen wurden ältere Angaben widerlegt, bei einer Art mit kontroversen Zahlenangaben wurde die richtige Angabe eines der Autoren bestätigt. Auffällig sind vor allem die Angaben BIGGER's (1960, 1961). Drei seiner Daten ( $n = 29$  für *Amathes c-nigrum*,  $n = 34$  für *A. xanthographa* und  $n = 28$  für *Mythimna impura*) stehen im Widerspruch zu den in vorliegender Untersuchung gefundenen Zahlenwerten

( $n = 31$  für alle drei Arten). Die Ergebnisse Bigger's sind indessen mit größter Zurückhaltung aufzunehmen. Während die eigenen Ergebnisse jeweils an günstigem Material, und zwar Hodengewebe von Raupen mit vorhandenen Reifeteilungen, erzielt wurden, führte BIGGER seine Zählungen an Hodengewebe von Imagines durch. Im Imaginalstadium jedoch sind bei Noctuiden in der Regel die Meioseteilungen bereits abgelaufen, so daß man bei Chromosomenzahluntersuchungen auf mitotische Teilungsstadien von Hodenzellen angewiesen ist. Wegen der hohen Zahl der Chromosomen bleiben die Auszählungen oft unsicher. Aus demselben Grunde sind auch die Fotos, die Bigger von den ausgewerteten Mitosen beifügt, nicht überzeugend. Gleiche Vorsicht ist geboten bei den Zahlenangaben von KERNEWITZ (1914, 1915) über *Noctua fimbriata* ( $n = 29$ ) und *Amathes triangulum* ( $n =$  "meist" 29), obwohl dieser Autor Raupenhoden untersucht hat. Kernewitz's Angabe über *A. triangulum* muß auf  $n = 31$  korrigiert werden, und die Angaben über *N. fimbriata* in der ausdrücklich vorläufigen Publikation von 1914 wurden in die ausführlichere von 1915 nicht übernommen.

Eine Unsicherheit besteht in der Angabe der haploiden Chromosomenzahl von *Cosmia trapezina*: Während in Metaphasen der 1. Reifeteilung ausnahmslos 32 Chromosomen gezählt wurden, traten in Spermatozyten der 2. Ordnung Äquatorialplatten mit 32 und solche mit 31 auf, ohne daß unter den 31 Chromosomen ein größeres entdeckt werden konnte. Da jedoch nur ein Individuum der Untersuchung zugänglich war, kann es sich sehr wohl um einen Satz von 31 Chromosomen zuzüglich einem B-Chromosom gehandelt haben.

Läßt man aus den angeführten Gründen die Angaben von Bigger und Kernewitz und die Chromosomenzahl von *Cosmia trapezina* unberücksichtigt, so haben die Untersuchungen der Noctuiden fast durchgehend  $n = 31$  ergeben (Tabelle 2, Spalte 2). Ausnahmen bilden vereinzelte Arten aus verschiedenen Gattungen, bei denen 29, 30 oder 32 Chromosomen gefunden wurden. Bei einer Gattung, *Orthosia*, besitzt keine der untersuchten 8 Arten die haploide Chromosomenzahl von  $n = 31$ . Diese Gattung umfaßt Arten mit so verschiedenen Zahlen wie  $n = 14$  und  $n = 120$  Chromosomen (Tabelle 2, Spalte 3). Keiner der Werte ist doppelt vertreten. Die Variabilität der Chromosomenzahlen innerhalb dieser Gattung steht somit in krassem Gegensatz zur Stabilität des Karyotyps bei den übrigen Noctuiden.

#### FORM UND GRÖSSE DER CHROMOSOMEN

In Aufsichten auf die Metaphaseplatten haben die Chromosomen sowohl in der ersten als auch in der zweiten Reifeteilung einheitlich eine



TABELLE 2  
HÄUFIGKEITSVERTEILUNG DER CHROMOSOMENZAHLEN  
BEI DEN BISHER UNTERSUCHTEN NOCTUIDEN-ARTEN  
UNTER AUSSCHLUSS DER ANGABEN VON BIGGER (1960,  
1961), KERNEWITZ (1914, 1915) UND DER EIGENEN  
ANGABE ÜBER *Cosmia trapezina*.

n	Anzahl der Noctuiden-Arten (ohne Gattung <i>Orthosia</i> )	Anzahl der <i>Orthosia</i> - Arten
14	—	1
26	—	1
27	—	1
29	1	1
30	4	1
31	105	—
32	2	1
36	—	1
120	—	1

rundliche bis ovale Kontur. In Seitenansichten erscheinen die Bivalente der Metaphase I und auch die Chromosomen der Metaphase II hantelförmig.

Eine Identifizierung einzelner Chromosomen auf Grund ihrer Form in den Metaphasen I und II war nur in einem Ausnahmefall möglich: Bei *Orthosia munda* ist in der Metaphase I regelmäßig ein längliches Bivalent mit unregelmäßiger Kontur anzutreffen (Abb. 19). Es täuscht in manchen Metaphaseplatten zwei schräg übereinander liegende Bivalente vor.

Die Größe der Chromosomen ist nicht einheitlich, wobei meist alle Übergänge zwischen größeren und kleineren Chromosomen auftreten. Besonders augenfällig tritt dies bei *Dypterygia scabriuscula* (Abb. 10) und bei den *Orthosia*-Arten in Erscheinung, bei denen die Differenz zwischen den größten und kleinsten Chromosomen erheblich ist (Abb. 13–20). Bei einigen Arten, z.B. *Autographa confusa* (Abb. 1), *Mamestra brassicae* (Abb. 2) und *Orthosia rorida* (Abb. 16) hebt sich ein einzelnes großes Chromosom von der Masse der übrigen ab, bei anderen, z.B. *Amathes triangulum* (Abb. 3) und *Orthosia gracilis* (Abb. 15), ein besonders kleines. Bei *Orthosia gracilis* ist nachgewiesen, daß es sich dabei um das Geschlechtschromosom handelt (TRAUT & MOSBACHER, 1968). Möglicherweise ist es bei den anderen Arten ebenso. Auffallend große Chromosomen sind nämlich bei einigen anderen Schmetterlingsarten ebenfalls als Geschlechtschromosomen nachgewiesen worden (SEILER, 1914; SUOMALAINEN, 1969b).

Bedeutende Größenunterschiede findet man nicht nur innerhalb eines

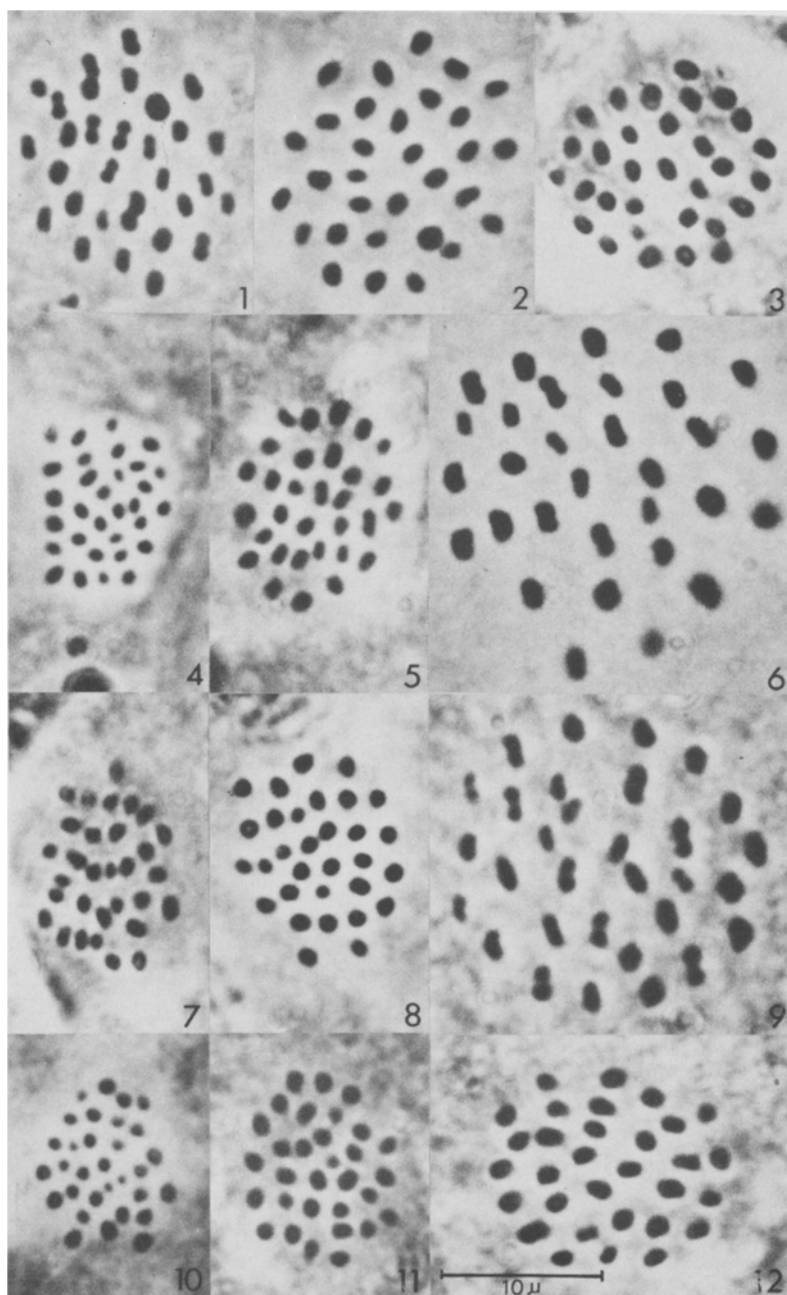


Abb. 1–12. Metaphasen I von Noctuiden-Arten: (1) *Autographa confusa* Steph.; (2) *Mamestra brassicae* L.; (3) *Amathes triangulum* Hfn.; (4) *Noctua janthina* Schiff.; (5) *Eurois occulta* L.; (6) *Xylocampa areola* Esp.; (7) *Lithophane ornitopus* Hfn.; (8) *Phaetria rumicis* L.; (9) *Amphipyra tragopogonis* Cl.; (10) *Dypterygia scabriuscula* L.; (11) *Abrostola trigemina* Wernebg.; (12) *Calocasia coryli* L. Alle Abbildungen im selben Maßstab.

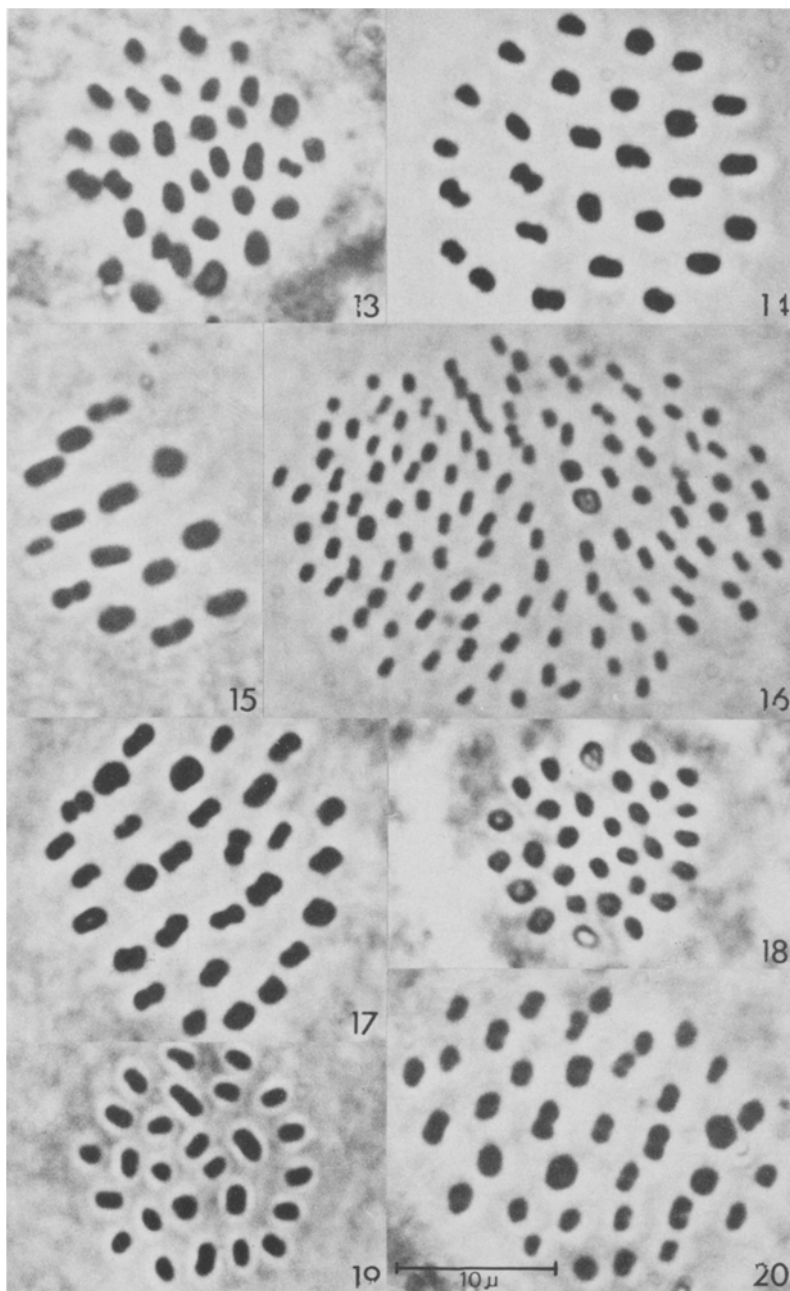


Abb. 13–20. Metaphasen I von Noctuiden-Arten: (13) *Orthosia cruda* Schiff., n = 32; (14) *O. miniosa* Schiff., n = 27; (15) *O. gracilis* Schiff., n = 14; (16) *O. rorida* Friv., n = 120; (17) *O. stabilis* Schiff., n = 29; (18) *O. incerta* Hfn., n = 30; (19) *O. munda* Schiff., n = 26; (20) *O. gothica* L., n = 36; Alle Abbildungen im selben Maßstab.

Chromosomensatzes, sondern auch beim Vergleich der Arten untereinander. Bei *Noctua janthina* (Abb. 4), *Lithophane ornitopus* (Abb. 7) und *Dypterygia scabriuscula* (Abb. 10) z.B. sind die Bivalente insgesamt deutlich kleiner als bei *Eurois occulta* (Abb. 5), *Phaetria rumicis* (Abb. 8) und *Abrostola trigemina* (Abb. 11). Die Bivalente dieser Arten wiederum sind kleiner als die von *Xylocampa areola* (Abb. 6), *Amphipyra trago-pogonis* (Abb. 9) und *Calocasia coryli* (Abb. 12), wie schon ein Vergleich der Abbildungen zeigt. Probeweise durchgeführte Messungen der Durchmesser der Bivalente in der Aufsicht der Metaphase I ergaben bei *Noctua janthina*, *Lithophane ornitopus* und *Dypterygia scabriuscula* je einen Mittelwert von 0,66  $\mu\text{m}$ , 0,70  $\mu\text{m}$  und 0,72  $\mu\text{m}$  und bei den Beispielen von Arten mit großen Bivalenten, *Xylocampa areola*, *Amphipyra trago-pogonis* und *Calocasia coryli* 1,13  $\mu\text{m}$  bzw. 0,85  $\mu\text{m}$  und 1,02  $\mu\text{m}$ . Das Verhältnis der Durchmesser zwischen der "kleinsten" und "größten" Art liegt somit etwa bei 1:1,7. Das entspricht einem ungefähren Volumenverhältnis von 1:5,0. Alle genannten Arten besitzen dabei dieselbe Zahl von  $n = 31$  Chromosomen, so daß hier also erhebliche artspezifische Unterschiede im Gesamtvolumen der Chromosomen eines Satzes bei gleicher Chromosomenzahl nachgewiesen sind.

In der Gattung *Orthosia* mit ihren sehr variablen Chromosomenzahlen sind die Größenunterschiede der Chromosomen ebenfalls eklatant (Abb. 13–20). Messungen zeigen, daß die Art mit der geringsten Chromosomenzahl den größten mittleren Bivalentdurchmesser besitzt, die Arten mit mittleren Chromosomenzahlen mittlere Durchmesser aufweisen und die Art mit der höchsten Chromosomenzahl den kleinsten Durchmesser hat. Ermittelt man aus den gefundenen Werten das relative Volumen des Bivalentsatzes, so besitzen die *Orthosia*-Arten mit der größten und der kleinsten Zahl wenig voneinander abweichende Volumina. Die Arten mit mittlerer und annähernd gleicher Chromosomenzahl sind stärker unterschieden; die Volumina von *O. munda* und *O. cruda* verhalten sich wie 1:2,3.

Da die Messungen vermutlich außer der Ungenauigkeit durch die geringe Größe der Objekte viele andere Fehlerquellen wie z.B. Veränderung durch unterschiedliche Fixierung, durch die Lage, durch artspezifische Unterschiede im Ausmaße der Proteinbindung usw. enthalten, müssen diese Angaben als vorläufig angesehen werden; sie dienen als Grundlage für die Vorbereitung der cytophotometrischen Bestimmung des DNS-Gehaltes verschiedener Noctuiden-Arten.

## Diskussion

### DIE MODALZAHL DER NOCTUIDEN UND DER LEPIDOPTEREN

Mit 120 sicheren Chromosomenzahlen bei Noctuiden sind erst relativ wenige Arten dieser großen Familie erfaßt (über 25.000 Arten nach

FORSTER & WOHLFAHRT, 1971). 105 der 120 Arten (s. Tabelle 2) weisen die haploide Zahl von  $n = 31$  Chromosomen auf. Da diese Arten über verschiedene Unterfamilien verteilt sind und in keiner der Unterfamilien Arten mit einer anderen Zahl überwiegen, kann man davon ausgehen, daß die Modalzahl (s. WHITE, 1954) der Familie der Noctuiden 31 beträgt. Ein Sonderverhalten zeigt die Gattung *Orthosia*, deren Zahlen z.T. wesentlich von 31 abweichen und die auch keine gesonderte Modalzahl erkennen lassen.

Mit der Modalzahl 31 ist, wie es bereits die Aufstellungen von WHITE (1954) und GUPTA (1964) deutlich machen und wie es die neuere, umfangreiche Zusammenstellung von ROBINSON (1971) zum Ausdruck bringt, die Ordnung der Lepidopteren insgesamt charakterisiert, auch wenn keine der Familien bei einer größeren Zahl untersuchter Arten ein so einheitliches Ergebnis zeigt wie die der Noctuiden. In geringerem Maße sind bei Schmetterlingen die benachbarten Zahlen 30 und 29 vertreten. Ein Nebenmaximum wiederum liegt bei  $n = 24$ . Mit diesem Wert ist im wesentlichen die Modalzahl der gut untersuchten Familie der Lycaeniden gekennzeichnet.

Ob bei der Ordnung der Lepidopteren eine Zahl um  $n = 30$  als phylogenetisch primäre Zahl betrachtet werden kann, wie BELIAJEFF (1930) annimmt, muß nach KIAUTA (1968) angezweifelt werden, da die für die Argumentation angeführte Chromosomenzahl 30 bei den Trichopteren, der den Lepidopteren nächstverwandten Ordnung, nur bei einer sehr abgeleiteten Familie gefunden wurde. Für die Modalzahl als Ausgangszahl spricht andererseits wiederum das Auftreten in primitiven Lepidopterenfamilien (SUOMALAINEN, 1969a).

Geht man also von der Annahme aus, daß eine Zahl um 30 auf Grund ihres gehäuftten Auftretens als auch ihres Vorkommens in phylogenetisch alten Familien die Ausgangszahl der Ordnung darstellt, so muß im Laufe der Evolution bei den Lepidopteren sowohl eine Zahlenvermehrung als auch eine Zahlenverminderung stattgefunden haben. Die Abweichungen von der Modalzahl sind bei Schmetterlingen erheblich. Die Variationsbreite der bekannten Zahlen liegt zwischen  $n = 7$  bei den Satyriden *Erebia aethiopellus* (DE LESSE, 1959 und 1964) und *Auca nycteropus* (DE LESSE, 1967) und  $n = 217-223$  bei der Lycaenide *Lysandra atlantica* (DE LESSE, 1970).

Innerhalb der Noctuiden wird sowohl die höchste wie die niedrigste Chromosomenzahl von je einer Angehörigen der Gattung *Orthosia* gestellt (*O. gracilis* mit  $n = 14$  und *O. rorida* mit  $n = 120$ ), deren übrige Vertreter ebenfalls von der Modalzahl abweichen. Die Gattung nimmt damit eine Sonderstellung innerhalb der Noctuiden ein. Sieht man von den Angehörigen der Gattung *Orthosia* ab, verbleiben nur noch wenige Noctuiden-Arten mit geringer Abweichung von der Modalzahl (s. Tabelle

2). Ähnliche Verhältnisse wie *Orthosia*, starke Variabilität innerhalb der Gattung bei Konstanz der Chromosomenzahl in den anderen Gattungen der Familie, weisen *Lysandra* und *Agrodiaetus* bei den Lycaeniden, *Erebia* bei den Satyriden (DE LESSE, 1960) oder *Leptidea* bei den Pieriden (FEDERLEY, 1938; LORKOVIC, 1941; DE LESSE, 1960; MAEKI, 1958) auf.

Gerade solche Gattungen wie *Orthosia* liefern Material zu der Frage, wie die Evolution der Chromosomenzahlen erfolgt sein könnte. Auf Grund der recht konstanten Chromosomenzahlen in den jeweils untersuchten Gattungen ist es wahrscheinlicher, daß die Chromosomenmutationen ihren Ausgang von der Modalzahl genommen haben, eher als daß die variablen Zahlen diese Modalzahl anstreben. Vermutlich hat die phylogenetische Linie, die zur rezenten Gattung *Orthosia* führte, eine Phase der Instabilität durchlaufen, die die unterschiedlichen Chromosomenzahlen der davon sich ableitenden Arten zur Folge hatte. Diese Phase scheint bei den Gattungen *Agrodiaetus* und *Lysandra* in einigen Arten, in denen DE LESSE (1960) intraspezifische und intraindividuelle Chromosomenzahlvariationen fand, noch nicht abgeschlossen.

#### ÄNDERUNG DER CHROMOSOMENZAHL UNABHÄNGIG VON DER ÄNDERUNG DES GESAMTVOLUMENS

Chromosomenzahlen, die sich bei nahe verwandten Arten wie bei *Orthosia* ziemlich gut in eine Verdoppelungsreihe einfügen, werden vielfach als Fälle von Polyploidisierung gedeutet (LORKOVIC, 1941, 1949). Bei diesem Vorgang ist aber die Chromosomenzahlverdoppelung mit einer Verdoppelung des Chromosomenmaterials verknüpft. *Orthosia rorida* mit der höchsten ( $n = 120$ ) und *Orthosia gracilis* mit der niedrigsten Chromosomenzahl ( $n = 14$ ) haben fast übereinstimmende Gesamtvolumina der Bivalente, obwohl die Chromosomenzahlen sich wie 1:8 verhalten. Auch die Arten *Orthosia miniosa* und *O. incerta* mit mittlerer Chromosomenzahl ( $n = 27$  und  $n = 30$ ) haben fast das gleiche Gesamtvolumen. Deutliche Unterschiede (bis 1:2,3) findet man nur in der Gruppe der übrigen *Orthosia*-Arten mit mittlerer, nahe der Modalzahl gelegener Chromosomenzahl. Abgesehen davon, daß der Geschlechtsbestimmungsmechanismus der Polyploidisierung bei getrenntgeschlechtlichen, bisexuell sich vermehrenden Tieren im Wege steht, könnte demnach bei *Orthosia* höchstens ein Verdoppelungsschritt der Chromosomenzahl mit Polyploidie erklärt werden. Bei gleichbleibendem Materialgehalt der Chromosomensätze können nur Chromosomenfragmentationen und Fusionen die stark voneinander abweichenden Chromosomenzahlen der *Orthosia*-Arten bewirkt haben. Da man auf Grund der

übrigen Daten von Noctuiden sicher sein kann, daß ein Vorfahre der hier untersuchten *Orthosia*-Arten die Chromosomenzahl von  $n = 31$  besaß, müssen neben Fragmentationen, die die höheren Werte ergaben, auch Chromosomenfusionen stattgefunden haben, die zu niedrigeren Werten führten. Beide Vorgänge könnten im Falle der *Orthosia*-Arten mit mittleren Chromosomenzahlen und abweichendem Gesamtvolumen auch mit Materialvermehrung oder -verminderung zusammengewirkt haben. Einen ähnlichen Fall, der mit Fragmentation erklärt werden muß, bietet die Gattung *Leptidea*. Hier sind drei Arten bekannt, deren Chromosomensätze annähernd eine Verdoppelungsreihe bilden (*L. sinapis* mit  $n = 28-41$ , *L. morsei* mit  $n = 53,54$  und *L. duponcheli* mit  $n = 104$ ). Abwohl die Chromosomengröße mit zunehmender Zahl deutlich abnimmt (LORKOVIC, 1941), werden diese Werte von dem Autor als Polyploidie interpretiert. Eine ähnliche Beziehung zwischen Chromosomengröße und -zahl wie in der Reihe *L. sinapis-morsei-duponcheli* haben DE LESSE (1960) und LORKOVIC (1941) in den Gattungen *Erebia* und *Lysandra* aufgezeigt, deren Chromosomenzahlen stark variieren. Auch in der Geometriden-Gattung *Cidaria* wurde der Zusammenhang kleine Chromosomen—große Zahl und große Chromosomen—geringe Zahl festgestellt. SUOMALAINEN (1965) hat cytophotometrische DNS-Messungen durchgeführt und gezeigt, daß die vier untersuchten Arten mit  $n = 13$ ,  $n = 17$ ,  $n = 30$  und  $n = 32$  Chromosomen sich nur geringfügig in ihrem DNS-Gehalt unterscheiden. Die Zahlenvariation muß daher im wesentlichen durch Fusion oder Fragmentation zustande gekommen sein, falls man überhaupt eine Konstanz des DNS-Gehaltes über einen längeren Zeitraum annehmen will.

Das Vorkommen von Fusionen und (bzw. oder) Fragmentationen in der Evolution der Schmetterlinge läßt sich auch aus der Analyse von Kreuzungen zwischen nahe verwandten Arten mit verschiedener Chromosomengröße und -zahl ableiten. FEDERLEY (1938, 1943) fand, daß sich in der Spermatogenese von Bastarden solcher Arten jeweils mehrere kleine Chromosomen der einen Art mit einem großen der anderen Art paaren. Am deutlichsten aber bringt der Nachweis eines reversiblen Komplexchromosoms bei *Lymantria monacha* (SEILER & HANIEL, 1921; siehe auch SEILER, 1965) zum Ausdruck, daß beide Vorgänge, Fusion und Fragmentation, in gleicher Weise vorkommen können.

Im Gegensatz zu dem monozentrischen Chromosomentyp erleichtert die besondere kinetische Organisation der Schmetterlingschromosomen das normale Verhalten von Fragmenten und Fusionen in der Spindel und sichert damit deren Überleben und das ihrer Träger. Hinweise, wonach die Chromosomen der Lepidopteren als holokinetisch anzusehen sind, haben an Hand lichtmikroskopischer Beobachtungen u.a. FEDERLEY

(1943), SEILER (1965) und SUOMALAINEN (1953, 1965) geliefert. Experimente über die Lebensfähigkeit strahleninduzierter Translokationen durch BAUER (1967) und das Fehlen lokalisierbarer Kinetochore (elektronenmikroskopische Untersuchungen von FRIEDLÄNDER & WAHRMAN, 1970) bestätigen diese Vermutung.

WHITE (1954, 1957, 1959) lehnt jedoch, Muller's Telomerenhypothese folgend, einfache Transversalbrüche oder end-to-end-Fusionen wiederholt ab. Die hohen Chromosomenzahlen, wie sie DE LESSE (1954: *Lysandra nivescens*,  $n = 191$ ) bei Lycaeniden gefunden hat, führt er auf wiederholte "Dissoziationen" zurück, d.h. auf Translokationen zwischen einem Chromosom und einem Telomeren-Donator. Da die Natur der Telomeren weitgehend Spekulation ist, erscheint es verständlich, daß andere Autoren sich dieser Meinung nicht anschließen. Es lassen sich dazu Beispiele anführen, die offenbar nicht nach der White'schen Vorstellung verlaufen: Strahleninduzierte Fragmente scheinen auch ohne nachfolgende Fusionen—möglicherweise nach "Heilung" der Bruchenden—vital zu sein (HUGHES-SCHRADER & RIS, 1941; HUGHES-SCHRADER & SCHRADER, 1961; NORDENSKIÖLD, 1963). Auch Seiler's Beobachtungen an reversiblen Komplexchromosomen legen die Vermutung nahe, daß es sich sowohl bei Fusion als auch bei Fragmentierung um Vorgänge handelt, die nicht auf einen Doppelbruch zurückzuführen sind.

Die auffällige Stabilität der Modalzahl bei den Noctuiden jedoch zeigt, daß Fusion und Fragmentation bei weitem nicht so häufig auftreten, wie es der Fall sein müßte, wenn es sich um einfache Vorgänge handelte. Die im Normalfall fehlende Neigung ganzer, ungebrochener Chromosomen, sich zu vereinigen, spricht für besondere Eigenschaften der Chromosomenenden auch in holokinetischen Chromosomen.

#### ÄNDERUNG DES GESAMTVOLUMENS OHNE ÄNDERUNG DER CHROMOSOMENZAHL

Beim Vergleich der Gesamtvolumina der Chromosomensätze bei den Noctuiden-Arten haben sich Unterschiede bis zu einem Verhältnis von 1:5,0 herausgestellt. Sehr wahrscheinlich stehen diese im Zusammenhang mit einem unterschiedlichen DNS-Gehalt der Genome. Die Chromosomenzahl ist in diesen Fällen gleich. Es handelt sich um eine Vergrößerung der einzelnen Chromosomen.

Zwei Interpretationen kommen für eine DNS-Vermehrung in den Chromosomen in Frage. Von SCHRADER & HUGHES-SCHRADER (1956) und HUGHES-SCHRADER & SCHRADER (1956) wird Polytänisierung als Ursache der DNS-Vermehrung bei den holokinetischen Hemipteren angenommen, weil die holokinetische Natur von Chromosomen diesen



Vorgang nach ihren Beobachtungen begünstige. Im Gegensatz dazu zeigen die Ergebnisse von KEYL (1965) und ULLERICH (1966, 1967, 1970), daß die DNS-Vermehrung der untersuchten monokinetischen Chromosomen von Chironomiden und Amphibien nicht auf Polytänie beruht, sondern die DNS-Vermehrung durch lokale Duplikation in einzelnen Chromosomen erfolgt ist.

#### ZUR FRAGE DER KONSTANZ DER CHROMOSOMENZAHLEN

Das Auffälligste an den Chromosomenzahlen der Noctuiden ist die Konstanz der Zahl 31, von der es, ausgenommen die Orthosien, nur wenige Abweicher um ein bis maximal zwei Chromosomen gibt, und die gewissermaßen plötzliche Variabilität in der Gattung *Orthosia*. Es erhebt sich hier die Frage, wieso in der Familie der Noctuiden bei einem zum Teil beträchtlichen Volumenunterschied die Chromosomenzahl so stabil ist. Die Existenz solch konstanter Zahlen, sowie die Tatsache, daß die Variabilität begrenzt ist, deuten auf das Vorhandensein eines Mechanismus, der diese Zahl erhält, und seinen Verlust in einem Vorfahren der Gattung *Orthosia*.

Man sollte selbst bei der unbewiesenen Annahme eines positiven Selektionswertes für eine bestimmte Zahl Bandbreiten von Chromosomenzahlen erwarten, die es bei den Noctuiden tatsächlich nicht gibt. Möglicherweise aber besitzen die Schmetterlingschromosomen, in besonderem Maße die der Noctuiden, Eigenschaften oder Strukturen, welche die durch den holokinetischen Chromosomentyp erleichterten Fusionen und Fragmentationen verhindern. Solche Eigenschaften könnten einen positiven Selektionswert besitzen, weil sie einer Verwilderung des Karyotyps vorbeugen, und sie könnten in unterschiedlicher Stärke vorliegen. Bei *Orthosia* waren sie zumindest in einer Phase der phylogenetischen Entwicklung stark abgeschwächt.

Für die Anregung zu dieser Arbeit, für stetes Interesse und vielseitige Unterstützung danke ich Herrn Professor Dr. G. DE LATTIN, dem verstorbenen Leiter des Zoologischen Institutes der Universität des Saarlandes. Besonderen Dank schulde ich Herrn Professor Dr. W. TRAUT, z.Zt. Bochum, der sich 1968 nach dem Tode von Herrn Professor DE LATTIN der Arbeit angenommen und durch hilfreichen Rat wesentlich zu ihrer Fertigstellung beigetragen hat. Ebenso bin ich für wertvolle Hinweise, für Material und für die Bestimmung der Schmetterlinge Herrn Professor Dr. G. C. MOSBACHER, Saarbrücken, zu Dank verpflichtet. Herrn Professor Dr. G. ALTMANN und Herrn Professor Dr. W. NACHTIGALL sei für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und der Hilfsmittel des Institutes für die Zeit nach dem Tode Herrn Professor DE LATTIN's gedankt.

#### Literatur

- AUBERT, J.-F. & CH. BOURSIN (1953). Les Phalénides (Noctuelles) du Jura (révision de la nomenclature et introduction à la Faune des Macrolépidoptères du Jura). *Bull. mens. Soc. limn. Lyon* 22: 115-126.

- BAUER, H. (1967). Die kinetische Organisation der Lepidopteren-Chromosomen. *Chromosoma* **22**: 101–125.
- BELIAJEFF, N. K. (1930). Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Schmetterlingen. *Z. indukt. Abstamm.-u. VererbLehre* **54**: 369–399.
- BIGGER, T. R. L. (1960). Chromosome numbers of Lepidoptera. Part I. *Entomologists' Gaz. Feltham* **11**: 149–152.
- BIGGER, T. R. L. (1961). Chromosome numbers of Lepidoptera. Part II. *Entomologists' Gaz. Feltham* **12**: 85–89.
- BOURSIN, CH. (1964). Les Noctuidae Trifinae de France et de Belgique (contribution à l'étude des Noctuidae Trifinae, 148). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon* **33**: 204–240.
- BURGEFF, H. & G. HAUPT (1967). Chromosomenzahlen bei der Gattung *Zygaena* (Lep.). *Nachr. Akad. Wissensch. Göttingen, math.-phys. Kl.* **9**: 89–94.
- COCKAYNE, E. A. (1952). The chromosome number of *Leucania favicolor* Barret and *Leucania pallens* Linnaeus. *Ent. Rec.* **64**: 220–221.
- COOK, M. H. (1910). Spermatogenesis in Lepidoptera. *Proc. Acad. nat. Sc. Philad.* **62**: 294–327.
- DUFAY, C. (1961). Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales: Lépidoptères. I. Macrolépidoptères. *Suppl. Vie et Milieu* **12**: 1–148.
- FEDERLEY, H. (1938). Chromosomenzahlen finnländischer Lepidopteren. I. Rhopalocera. *Hereditas* **24**: 397–464.
- FEDERLEY, H. (1943). Zytogenetische Untersuchungen an Mischlingen der Gattung *Dicranura* B. (Lepidoptera). *Hereditas* **29**: 205–254.
- FORSTER, W. & T. WOHLFAHRT (1971). Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Bd. 4. Franckh'sche Verlagsanstalt, Stuttgart.
- FRIEDLÄNDER, M. & J. WAHRMAN (1970). The spindle as a basal body distributor. A study in the meiosis of the male silkworm moth, *Bombyx mori*. *J. Cell Sci.* **7**: 65–89.
- GUPTA, Y. (1964). Chromosomal studies in some Indian Lepidoptera. *Chromosoma* **15**: 540–561.
- HUGHES-SCHRADER, S. & H. RIS (1941). The diffuse spindle attachment of coccids, verified by the mitotic behaviour of induced chromosome fragments. *J. exp. Zool.* **87**: 429–456.
- HUGHES-SCHRADER, S. & F. SCHRADER (1956). Polyteny as a factor in the chromosomal evolution of the Pentatomini (Hemiptera). *Chromosoma* **8**: 135–151.
- HUGHES-SCHRADER, S. & F. SCHRADER (1961). The kinetochore of the Hemiptera. *Chromosoma* **12**: 327–350.
- KERNEWITZ, B. (1914). Über Spermiogenese bei Lepidopteren. *Zool. Anz.* **45**: 137–139.
- KERNEWITZ, B. (1915). Spermiogenese bei Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomen. *Arch. Naturgesch., A* **81**: 1–34.
- KEYL, H. G. (1965). Duplikation von Untereinheiten der chromosomalen DNS während der Evolution von *Chironomus thummi*. *Chromosoma* **17**: 139–180.
- KIAUTA, B. (1968). Distribution of the chromosome numbers in Trichoptera in the light of phylogenetic evidence. *Genen Phaenen* **12**: 110–113.
- LESSE, H. DE (1954). Formules chromosomiques nouvelles chez les Lycaenidae (Lépidoptères Rhopalocères). *C.r. Acad. Sci. (Paris)* **238**: 514–516.
- LESSE, H. DE (1959). Caractères et répartition en France d'*Erebia aethiopellus* Hoffmsg. et *E. mnestra* Hb. *Alexanor* **1**: 72–81.
- LESSE, H. DE (1960). Spéciation et variation chromosomique chez les Lépidoptères Rhopalocères. *Annls Sci. nat. Zool. Sér. 12*, **2**: 1–223.
- LESSE, H. DE (1964). Les nombres de chromosomes chez quelques *Erebia* femelles (Lep. Satyrinae). *Revue. fr. Ent.* **31**: 112–115.
- LESSE, H. DE (1967). Les nombres de chromosomes chez les Lépidoptères Rhopalocères néotropicaux. *Annls Soc. ent. Fr., N.S.* **3**: 67–136.
- LESSE, H. DE (1970). Les nombres de chromosomes dans le groupe de *Lysandra argester* et leur incidence sur sa taxonomie. *Bull. Soc. ent. Fr.* **75**: 64–68.
- LORKOVIC, Z. (1941). Die Chromosomenzahlen in der Spermatogenese der Tagfalter. *Chromosoma* **2**: 155–191.

- LORKOVIC, Z. (1949). Chromosomenzahlen-Vervielfachung bei Schmetterlingen und ein neuer Fall fünffacher Zahl. *Rev. suisse Zool.* **56**: 243–249.
- MAEDA, T. (1939). Chiasma studies in the silkworm *Bombyx mori* L. *Jap. J. Genet.* **15**: 118–127.
- MAEKI, K. (1957). A cytological study in 16 species of the Japanese Papilionidae. *La Kromosomo* **32**: 1115–1122.
- MAEKI, K. (1958). On the cytotaxonomical relationship in Leptidea (Lepidoptera-Rhopalocera). *Jap. J. Genet.* **33**: 283–285.
- MAEKI, K. & S. A. AE (1966). A chromosome study of twenty-eight species of Himalayan butterflies (Papilionidae, Pieridae). *Spec. Bull. Lepid. Soc. Japan* **2**: 107–120.
- NORDENSKIÖLD, H. (1963). A study of meiosis in the progeny of X-irradiated *Luzula purpurea*. *Hereditas* **49**: 33–47.
- REGNART, H. (1933). Additions to our knowledge of chromosome numbers in the Lepidoptera. *Proc. Univ. Durham, phil. Soc.* **9**: 79–83.
- ROBINSON, R. (1971). Lepidoptera genetics. Pergamon Press, Oxford.
- SAITOH, K. (1959). The chromosomes of some species of moths. *Jap. J. Genet.* **34**: 84–87.
- SAITOH, K. (1960). A chromosome survey in thirty species of moths. *Jap. J. Genet.* **35**: 41–48.
- SCHRADER, F. & S. HUGHES-SCHRADER (1956). Polyploidy and fragmentation in the chromosomal evolution of various species of *Thyanta* (Hemiptera). *Chromosoma* **7**: 469–496.
- SEILER, J. (1914). Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. *Arch. Zellforsch.* **13**: 159–269.
- SEILER, J. (1965). Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F.R. (Lepidoptera, Psychidae). VI. Mitteilung. Umbau im Karyotyp der diploid parthenogenetischen *S. triquetrella* von Alpe di Melano, nebst Bemerkungen über Komplexchromosomen. *Chromosoma* **16**: 463–476.
- SEILER, J. & C. B. HANIEL (1921). Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha* L. *Z. indukt. Abstamm.-u. Vererb.Lehre* **27**: 81–103.
- SMITH, S. G. (1944). The reproduction of the nucleus. *Scient. Agric.* **24**: 491–509.
- SUOMALAINEN, E. (1953). The kinetochore and the bivalent structure in the Lepidoptera. *Hereditas* **39**: 88–96.
- SUOMALAINEN, E. (1965). On the chromosomes of the geometrid moth genus *Cidaria*. *Chromosoma* **16**: 166–184.
- SUOMALAINEN, E. (1969a). Chromosome evolution in the Lepidoptera. *Chromosomes Today* **2**: 131–138.
- SUOMALAINEN, E. (1969b). On the sex chromosome trivalent in some Lepidoptera females. *Chromosoma* **28**: 298–308.
- TRAUT, W. & G. C. MOSBACHER (1968). Geschlechtschromatin bei Lepidopteren. *Chromosoma* **25**: 343–356.
- ULLERICH, F.-H. (1966). Karyotyp und DNS-Gehalt von *Bufo bufo*, *B. viridis*, *B. bufo* × *B. viridis* und *B. calamita* (Amphibia, Anura). *Chromosoma* **18**: 316–342.
- ULLERICH, F.-H. (1967). Weitere Untersuchungen über Chromosomenverhältnisse und DNS-Gehalt bei Anuren (Amphibia). *Chromosoma* **21**: 345–368.
- ULLERICH, F.-H. (1970). DNS-Gehalt und Chromosomenstruktur bei Amphibien. *Chromosoma* **30**: 1–37.
- WHITE, M. J. D. (1954). Animal cytology and evolution. (2nd Edition) University Press, Cambridge.
- WHITE, M. J. D. (1957). Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals. *Surv. biol. Prog.* **3**: 109–147.
- WHITE, M. J. D. (1959). Telomeres and terminal chiasmata—a reinterpretation. *Texas Univ. Biol. Contrib.* **5914**: 107–111.