

Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren

Von **N. K. Beliajeff**

Aus dem Institut für experimentelle Biologie zu Moskau.
Direktor Prof. Dr. N. K. Koltzoff

(Mit 43 Figuren)

(Eingegangen am 13. Juli 1929)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Material und Technik	370
2. Die Form der Chromosomen	373
3. Die Größe der Chromosomen	377
4. Die Chromosomenzahlen	379
5. Die Grundzahl der Chromosomen und ihre Herkunft	380
6. Die Entstehung veränderter Zahlen	387
7. Die Chromosomenzahlen und das System der Lepidopteren. Der Karyotypus als systematisches Merkmal	391
8. Die Chromosomenkomplexe und die phylogenetische Entwicklung der Ordnung <i>Lepidoptera</i>	393
9. Literatur	397

Im gegebenen Aufsatz werden in kurzer Form die Ergebnisse zwei-jähriger Untersuchungen der Chromosomengarnituren bei verschiedenen Vertretern der Ordnung *Lepidoptera* dargelegt. Das Ziel dieser Untersuchungen bestand in der Erforschung der Karyotypen, d. h. der Form, der Größe und der Anzahl der Chromosomen bei Arten aus verschiedenen systematischen Gruppen. Außer den von mir erhaltenen Angaben bemühte ich mich, alle in der Literatur über die Chromosomen der Lepidopteren vorhandenen Angaben zu sammeln. Auf Grund all dieser Materiale mache ich den Versuch, einige Schlüsse über die Beziehung der Chromosomen zur phylogenetischen Entwicklung der Ordnung *Lepidoptera* zu ziehen.

Material und Technik

Meinem Ziele entsprechend begnügte ich mich nicht mit der Untersuchung irgendwelcher einer Gruppe, sondern wurden von mir Vertreter der allerverschiedensten Schmetterlingsgruppen herangezogen. Im allgemeinen bearbeitete ich 38 zu 16 verschiedenen Familien gehörende Arten. Eine Liste aller untersuchten Arten ist auf Tabelle 1 gegeben. Von diesen 38 Arten sind 31, soviel mir bekannt ist, von mir zum ersten Male untersucht worden; die anderen 7, die auf der Tabelle durch Sternchen gekennzeichnet sind, wurden schon früher von andren Autoren einem Studium unterworfen¹⁾.

Das gesamte Material wurde in Form von Raupen in Moskaus Umgebung gesammelt, nur die Raupen von *Malacosoma neustria* und *Melitaea maturna* stammten aus Kostroma. Was *Arctia caja* anbelangt, so wurden hier beide Rassen — aus Moskau und aus Kostroma — untersucht.

Da das Studium der vollen Chromosomenzyklen nicht zur Aufgabe der gegebenen Arbeit gehörte, untersuchte ich die Chromosomengarnituren nur bei Männchen, in ihren Hoden, und zwar auf dem Stadium der Äquatorialplatten der 1. und 2. Reifungsteilung der Spermatozyten. Bekanntlich sind diese Stadien bei den Schmetterlingen am leichtesten zu untersuchen, denn hier haben wir es mit der Haploidzahl großer bi- oder univalenter Elemente zu tun. Die isolierten Hoden wurden mit der Flüssigkeit Sanfelice und in einigen Fällen mit Carnoy fixiert. Letzterer Fixator ergab bedeutend schlechtere Resultate. Die 6—8 μ dicken Schnitte wurden nach üblicher Bearbeitung nach Heidenhain gefärbt.

Zur Untersuchung der Chromosomenkomplexe eignet sich am besten das Stadium in der Entwicklung der Hoden, auf dem die ersten reifen Spermatozoen auftreten, denn in dieser Zeit finden wir am meisten Äquatorialplatten der Reifungsteilungen der Spermatozyten. Bei ver-

¹⁾ *Pieris brassicae* Henking (1890) und Doncaster (1912); *Smerinthus populi* Federley (1914); *Smerinthus ocellata* Federley (1914) und Kernewitz (1915); *Aporia crataegi*, *Polygonia C-album*, *Cosmotriche potatoaria* und *Arctia caja* Kernewitz (1914, 1915).

Da mein Material ganz anderer Herkunft als das der genannten Autoren war, so hatte solche wiederholte Untersuchung ein bestimmtes Interesse, denn es ist ja bekannt, daß bei etlichen Arten verschiedene geographische Rassen verschiedene Chromosomenkomplexe haben. Ich habe aber keine Unterschiede von dem, was für diese Arten schon festgestellt war, finden können (s. weiter die Übersicht).

Tabelle 1

Spezies	Haploidzahl der Chromosomen		Zahl der durch- gesehenen Äquatorial- platten	Zahl der unter- suchten Individuen
	Metaphase der 1. Reifungs- teilung	Metaphase der 2. Reifungs- teilung		
Fam. Pieridae				
* 1. <i>Pieris brassicae</i> L.	15	15	20	2
2. <i>Pieris rapae</i> L.	25	25	20	4
3. <i>Aporia crataegi</i> L.	—	25	15	1
4. <i>Gonepteryx rhamni</i> L. . . .	31	31	30	3
Fam. Nymphalidae				
5. <i>Vanessa urticae</i> L.	31	31	20	3
* 6. <i>Polygonia C-album</i> L. . . .	31	31	20	1
7. <i>Melitaea maturna</i> L.	31	31	30	6
8. <i>Limenitis camilla</i> L.	30	30	20	3
Fam. Lycaenidae				
9. <i>Thecla pruni</i> F.	23	—	15	4
Fam. Sphingidae				
*10. <i>Smerinthus populi</i> L. . . .	28	28	20	1
*11. <i>Smerinthus ocellata</i> L. . .	27	27	25	1
Fam. Lusiocampidae				
*12. <i>Cosmotriche potatoria</i> L. .	31	31	15	1
13. <i>Malacosoma neustria</i> L. . .	31	—	20	2
Fam. Notodontidae				
14. <i>Lophopteryx camelina</i> L. . .	31	—	10	2
Fam. Lymantridae				
15. <i>Dasychira pudibunda</i> L. . .	87	87(?)	15	2
16. <i>Porthesia similis</i> Fuessl. .	23	23	20	1
Fam. Noctuidae				
17. <i>Acronycta psi</i> L.	31	—	7	1
18. <i>Orthosia circellaris</i> Hufn. .	30	30	30	3
19. <i>Xylina ingrica</i> H. S.	31	31	25	2
20. <i>Euplexia lucipara</i> L.	—	31	5	1
21. <i>Mamestra persicariae</i> L. . .	31	—	5	2
22. <i>Hypona proboscidalis</i> L. . .	31	—	20	5
Fam. Cymatophoridae				
23. <i>Thyatira batis</i> L.	31	31	20	1

Fortsetzung von Tabelle 1

Spezies	Haploidzahl der Chromosomen		Zahl der durch- gesehenen Äquatorial- platten	Zahl der unter- suchten Individuen
	Metaphase der 1. Reifungs- teilung	Metaphase der 2. Reifungs- teilung		
Fam. Geometridae				
24. <i>Zonosoma</i> sp.	31	31	25	3
25. <i>Zonosoma pendularia</i> Cl. . .	31	31	20	8
26. <i>Larentia autumnalis</i> Ström.	30	30	30	4
27. <i>Boarmia punctularia</i> Hb. .	32	32	20	2
28. <i>Boarmia consonaria</i> Hb. .	31	31	15	1
29. <i>Geometridae</i> sp.	32	32	20	1
Fam. Arctiidae				
*30. <i>Arctia caja</i> L.	31	31	40	6
31. <i>Spilosoma lubricipeda</i> Esp..	—	31	2	1
32. <i>Spilosoma menthastris</i> Esp..	30	—	25	3
33. <i>Miltochrista miniata</i> Forst.	31	31	12	1
Fam. Plutellidae				
34. <i>Cerostoma nemorellum</i> L. .	34	34	30	3
Fam. Jponomeutidae				
35. <i>Jponomeuta evonymella</i> L. .	31	31	20	5
Fam. Pyralidae				
36. <i>Sylepta ruralis</i> Sc. . . .	31	—	20	3
Fam. Gracilariidae				
37. <i>Gracilaria elongella</i> L. . .	29	—	2	2
Fam. Gelechiidae				
38. <i>Tachyptilia populella</i> Cl. . .	29	—	25	3

schiedenen Arten fällt dieses Stadium auf verschiedene Lebensperioden der Raupe. Die Vertreter der Familie der Arctiiden zeichnen sich durch eine frühe Bildung der Spermatozoen aus (*Spilosoma lubricipeda*, *Spilosoma menthastris*, *Arctia caja*, *Miltochrista miniata*). Bei diesen Arten wird die maximale Anzahl von Äquatorialplatten auf dem Stadium der letzten Häutung, kurze Zeit oder sofort nach ihr, beobachtet. Ziemlich früh bilden sich die Spermatozoen auch bei den Arten aus der Familie

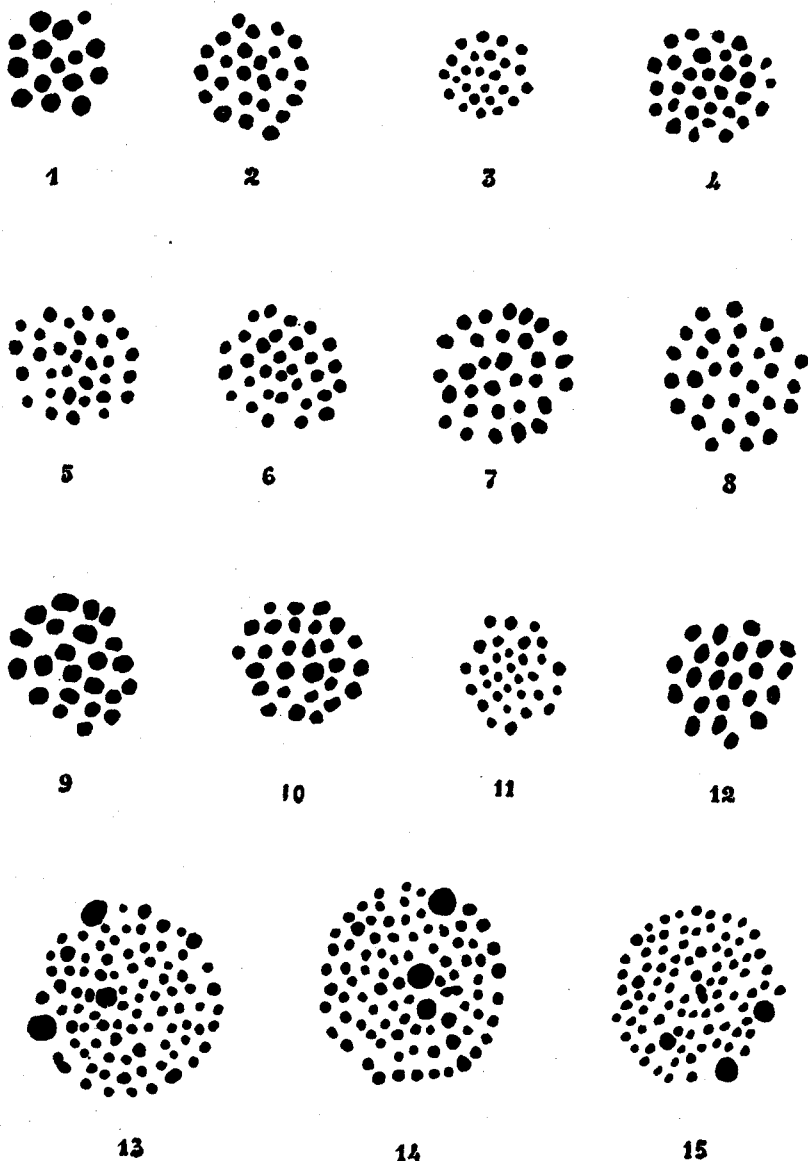
der Lymantriiden (*Dasychira pudibunda*, *Stilpnolia salicis*, wie auch bei *L. dispar*-Seiler 1914). Bei allen anderen von mir untersuchten Arten findet die Bildung der Spermatozoen später statt, entweder erst im Laufe des letzten Stadiums, oder, wie bei *Gonepteryx rhamni*, *Malacosoma neustria*, *Acronycta psi*, *Orthosia circellaris*, *Mamestra persicariae*, *Cerostoma nemorellum* und *Gracilaria elongella*, hauptsächlich auf dem Stadium der jungen Puppe. Augenscheinlich besteht kein Zusammenhang zwischen der Ausschlüpfungszeit des Imago und der Zeit der Entwicklung der Geschlechtszellen, denn bei noch im Sommer oder im Herbst desselben Jahres ausschlüpfenden Arten (*Malacosoma*, *Orthosia*, *Cerostoma*, *Gracilaria*) kann die Bildung der Spermatozoen später stattfinden, als bei Arten, die auf dem Puppenstadium überwintern und erst im nächsten Frühling ausschlüpfen (*Dasychira*, *Spilosoma*).

Auf den Figuren 1—43 sind die Chromosomenkomplexe aller von mir untersuchten Arten dargestellt. Auf Tabelle 1 ist für jede Art angegeben: die Haploidzahl der Chromosomen, die Anzahl der durchgesehenen Äquatorialplatten und die Zahl der untersuchten Individuen.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen gehe ich zu einer kurzen Beschreibung der Chromosomenkomplexe über.

Die Form der Chromosomen

Bei allen 38 von mir untersuchten Arten haben die Chromosomen, unabhängig von ihrer Größe, die Form von mehr oder weniger richtigen Kügelchen oder äußerst kurzen ovalen Stäbchen. In einigen Fällen weisen die größeren Chromosomen eine gewisse Eckigkeit auf, doch haben in der Mehrzahl der Fälle auch die größten Elemente eine richtige sphärische Form (so z. B. bei *Dasychira*, Fig. 13—15, *Cerostoma*, Fig. 42). Bei *Porthesia similis* (Fig. 12), *Orthosia circellaris* (Fig. 24), *Xylina ingrica* (Fig. 25) und *Boarmia consonaria* (Fig. 33) haben viele Chromosomen eine leicht auseinandergezogene Form; in den übrigen Fällen sind die Chromosomen aber äußerst gleichförmig und weisen sie bei verschiedenen Arten keine Verschiedenheiten auf. Nur in einem einzigen Falle — bei *Dasychira pudibunda* (Fig. 13—15) wurde ein langes Chromosom gefunden, doch auch hier weist die Einschnürung darauf hin, daß dies Chromosom entweder aus zwei einzelnen kugelförmigen Elementen zusammengesetzt ist, oder sich auf dem Wege zur Auflösung in zwei Teile befindet.



Auf den Figuren 1—43 sind die Äquatorialplatten der 1. u. 2. Reifungsteilungen der Spermatozyten dargestellt. Sie sind alle mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates, Zeiss Apochrom. 2 mm, Okular K 18 bei 160 mm Tubuslänge auf dem Niveau des Arbeitstisches entworfen.

Fig. 1—15. 1. *Pieris brassicae*. — 2. *Pieris rapae*. — 3. *Aporia crataegi*. — 4. *Gonepteryx rhamni*. — 5. *Vanessa urticae*. — 6. *Polygonia C-album*. — 7. *Melitaea maturna*. — 8. *Limenitis camilla*. — 9. *Thecla pruni*. — 10. *Smerinthus populi*. — 11. *Lophopteryx camelina*. — 12. *Porthesia similis*. — 13—15. *Dasychira pudibunda*.

Fig. 3 Metaphase der 2. Reifungsteilung, alle übrigen 1. Reifungsteilung.

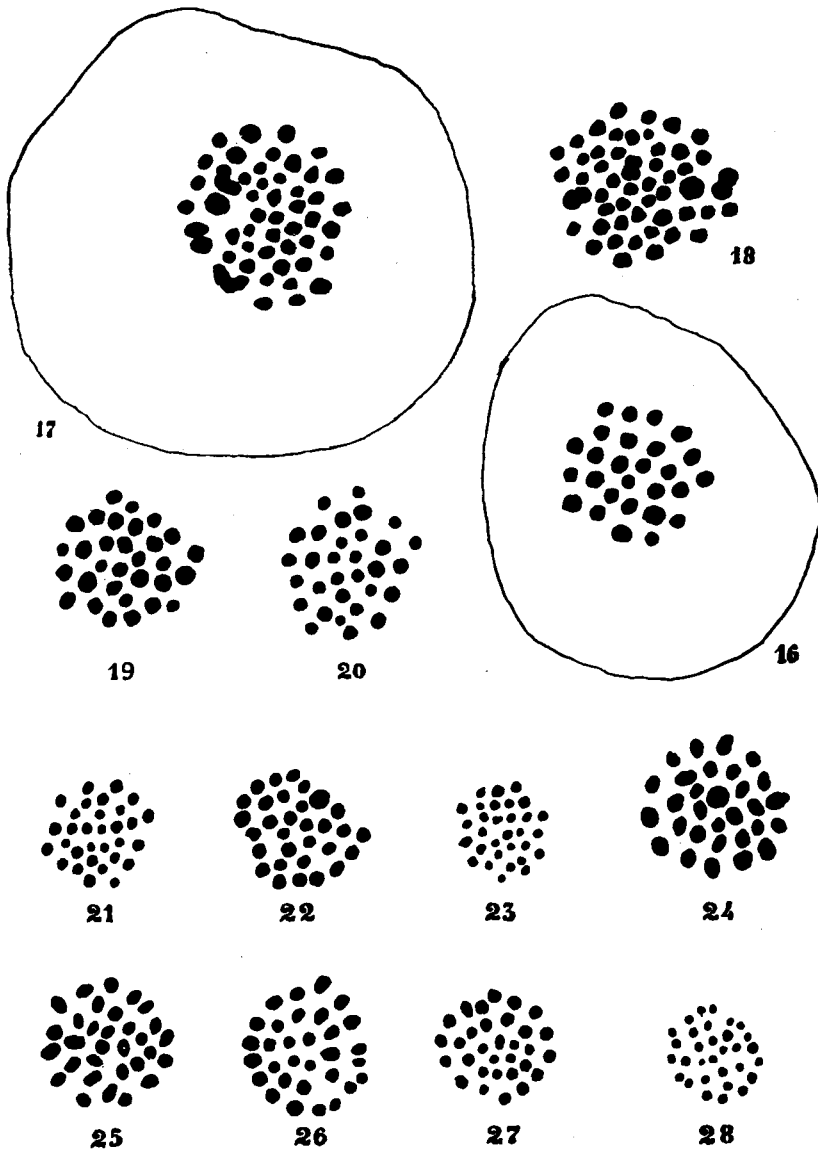


Fig. 16—28. 16. *Smerinthus ocellata*, normal. Spermatozyt. — 17 u. 18. *S. ocellata*, riesige Spermatozyten mit 49 u. 50 Bivalenten. — 19. *Malacosoma neustria* — 20. *Cosmotriche potatoria*. — 21. *Acronycta psi*. — 22. *Mamestra persicariae*. — 23. *Euplexia lucipara*. — 24. *Orthosia circellaris*. — 25. *Xylina ingrica*. — 26. *Hypena proboscidalis*. — 27. *Thyatira batis*. — 28. *Zonosoma pendularia*.

Fig. 23 u. 28 Metaphase der 2. Reifungsteilung, alle übrigen 1. Reifungsteilung.

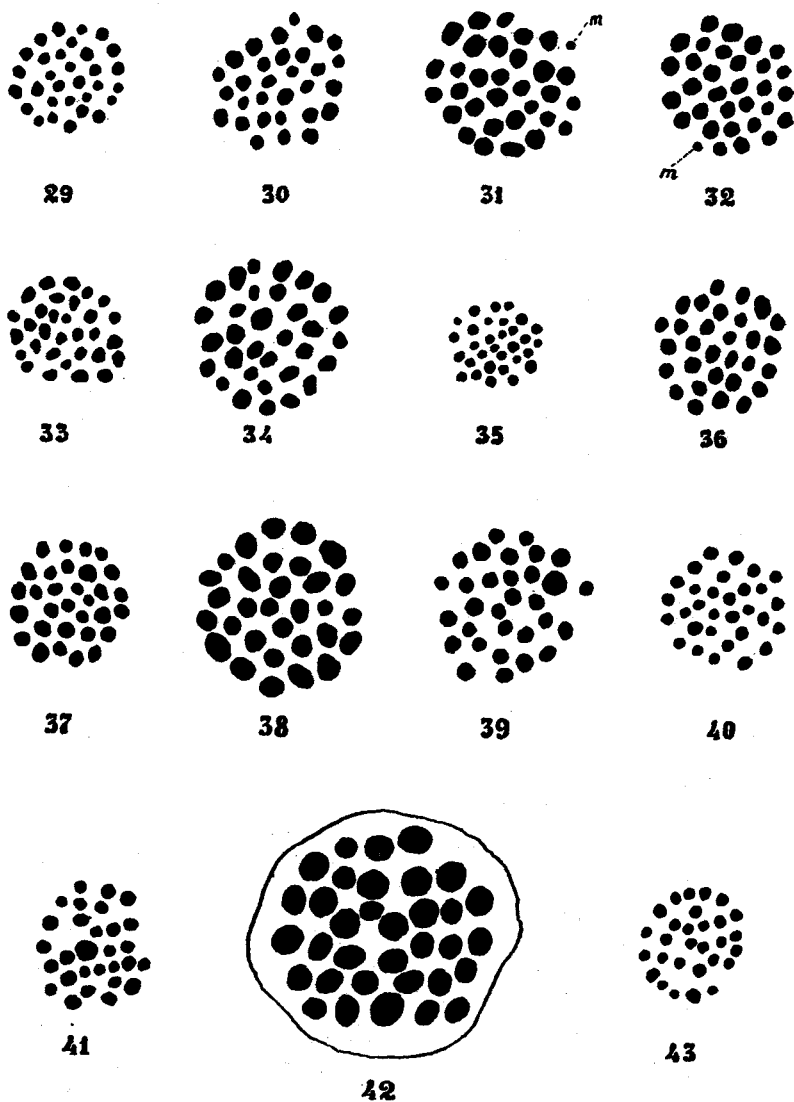


Fig. 29—43. 29. *Zonosoma* sp. — 30. *Larentia autumnalis*. — 31. u. 32. *Boarmia punctularia*. — 33. *Boarmia consonaria*. — 34. *Geometridae* sp. — 35. *Spilosoma lubricipeda*. — 36. *Spilosoma menthastri*. — 37. *Arctia caja*. — 38. *Mitochrista miniata*. — 39. *Sylepta ruralis*. — 40. *Jponomeuta evonymella*. — 41. *Tachyptilia populella*. — 42. *Cerostoma nemorellum*. — 43. *Gracilaria elongella*.

Fig. 35 2. Reifungsteilung, alle anderen 1. Reifungsteilung.

Solch ein gleichartiges Bild wiederholt sich in den männlichen haploiden Komplexen aller bisher untersuchten Schmetterlinge auch beim Gebrauch verschiedenartiger Fixatoren. Nur bei zwei Rassen von *Phragmatobia fuliginosa* wurden von Seiler (1925) verlängerte Chromosomen gefunden. Eine etwas ausgestrecktere Form haben die Chromosomen (insbesondere die Sammelchromosomen und die Geschlechtschromosomen) in den Oozyten und blastodermalen Zellen (Seiler 1914, 1921, 1925), doch auch hier ist die morphologische Differenzierung höchst gering.

Somit erweist sich die Ordnung der Lepidopteren in Hinsicht der Form der Chromosomen äußerst monomorph, und keinerlei Unterschiede sind zwischen einzelnen Gruppen oder Familien festzustellen.

Die Größe der Chromosomen

Dasselbe muß auch von der Größe der Chromosomen gesagt werden. In den meisten Fällen stellen alle 20—30 Chromosomen der Äquatorialplatte eine ununterbrochene Reihe von Übergängen dar, von der allerkleinsten begonnen bis zur allergrößten. Demzufolge ist es in der Mehrzahl der Fälle ganz unmöglich, ein und dasselbe Chromosom in verschiedenen Äquatorialplatten zu identifizieren. In seltenen Fällen ist es möglich, die gesamten Chromosomen in Gruppen einzuteilen. So können wir beispielsweise bei *Pieris brassicae* 2 kleine, 2 mittlere und 11 größere Elemente unterscheiden (Fig. 1). In den meisten Fällen ist aber auch solche Einteilung unmöglich. Unter den 38 untersuchten Arten fanden sich nur 8 mit Garnituren, in denen sich nach ihrer Größe voneinander unterscheidende, d. h. solche Chromosomen nachgewiesen wurden, die man in verschiedenen Äquatorialplatten identifizieren kann, wobei diese 8 Arten zu 7 verschiedenen Familien gehören. Bei sechs Arten: *Smerinthus populi* (Fig. 10), *Orthosia circellaris* (Fig. 24), *Mamestra persicariae* (Fig. 22), *Spilosoma menthastri* (Fig. 36), *Sylepta ruralis* (Fig. 39) und *Tachyptilia populella* (Fig. 41) findet man in den Komplexen je ein großes Chromosom, das sich von den anderen durch seine Größe unterscheidet. Bei *S. populi* tritt dieses Chromosom am mindesten scharf hervor, weswegen es Federley womöglich nicht besonders genannt hat. Bei den übrigen genannten Arten unterscheidet es sich mehr, besonders bei *Tachyptilia*.

Bei *Boarmia punctularia* (Fig. 31, 32) erweist sich, umgekehrt, das kleinste Chromosom als hervortretend; auf den Abbildungen ist es durch „m“ bezeichnet.

Bei der achten Art, *Dasychira pudibunda* (Fig. 13—15), finden wir schließlich einen merkwürdigen Komplex, der aus 87 Chromosomen besteht, von denen 2 äußerst große kugelförmige, eines von gleicher Form, doch geringerer Größe, und das obengenannte Chromosom mit der Einschnürung besonders stark hervortreten. Letzteres Chromosom ist in den meisten Fällen gut zu sehen, doch ändert es zuweilen seine Form, indem es sich etwas biegt oder verkürzt, oder verwandelt es sich in etlichen Fällen, wo es nicht mit Bestimmtheit zu konstatieren ist, aller Wahrscheinlichkeit nach in ein gewöhnliches sphärisches Chromosom. In diesem Falle schmelzen die es bildenden beiden Teile augenscheinlich zu einem Ganzen zusammen. Einen Zerfall dieses Chromosoms in seine Teile habe ich nicht beobachtet, denn nicht ein einziges Mal habe ich mehr als 87 Chromosomen zählen können.

Keine andere Schmetterlingsart besitzt einen derart komplizierten, aus so viel verschiedenen Elementen zusammengesetzten Komplex, und mir sind auch aus der Literatur keine anderen ähnlichen Fälle bekannt. Ob diese großen Chromosomen zusammengesetzte Chromosomen oder einfache Bildungen darstellen, hoffe ich in baldiger Zukunft zu klären.

Diese acht Arten, wie auch die äußerst interessanten von Seiler (1914, 1925) und Haniel (Seiler und Haniel, 1921) beschriebenen Komplexe von *Phragmatobia fuliginosa* und *Lymantria monacha*, stellen Ausnahmen dar, während in allen übrigen von mir und anderen Autoren untersuchten Fällen die Morphologie der Chromosomen und der Chromosomenkomplexe sogar bei Vertretern der verschiedensten systematischen Gruppen äußerst gleich ist, so daß diese Gruppen unmöglich durch Größe oder Form der Chromosomen zu charakterisieren sind.

Allem Anscheine nach besteht kein sich gegenseitig entsprechendes Verhältnis zwischen der Größe der Chromosomen oder solcher der Garnituren und der Größe des Tieres. So finden wir beispielsweise zwei der größten Komplexe bei zwei äußerst kleinen Schmetterlingen — *Cerostoma nemorellum* (Fig. 42) und *Mitochrista miniata* (Fig. 38). Die Chromosomen von *Cerostoma* haben eine außerordentliche Größe, die solche der Chromosomen bei allen anderen Arten bei weitem übertrifft. Hier haben wir es augenscheinlich mit einem besonderen ausschließlichen Fall einer Störung des Verhältnisses zwischen Plasma und Kern zu tun. Und in der Tat, während der Durchmesser der Äquatorialplatte gewöhnlich ca. $\frac{1}{3}$ des Gesamtdurchmessers des Spermatozyten beträgt (so z. B. *Smerinthus ocellata* (Fig. 16), nimmt die Äquatorialplatte

hier fast den ganzen Spermatozyt ein. Eine andere Eigenart dieser Art besteht darin, daß die Spermatozyten nicht in einer Schicht an den Wänden der Zysten lagern, wie dies gewöhnlich der Fall ist, sondern die ganze Höhe der Zyste ausfüllen, so daß von dieser fast nichts bleibt.

Die Untersuchung solcher Garnituren, in denen, wie z. B. bei *Dasychira Tachyptilia* u. a., wie auch bei *Lymantria monacha* und *Phragmatobia fuliginosa* nach den Abbildungen von Seiler, sich nach ihrer Größe stark verschiedene Chromosomen befinden, zeigt, daß die Anordnung der Chromosomen in den Äquatorialplatten bei den Schmetterlingen nach keinerlei Gesetzmäßigkeiten vor sich geht, was bekanntlich bei vielen Arten, wie z. B. bei den Drosophiliden, der Fall ist. Als einzige Ausnahme muß das kleinste „m“-Chromosom von *Boarmia punctularia* (Fig. 31, 32) genannt werden, das immer auf der Peripherie Platz nimmt. Überhaupt unterscheidet sich dieses Chromosom (?) auch noch durch andere Besonderheiten — oft ist es nur schwach gefärbt und zuweilen liegt es in einer anderen Fläche, als alle anderen Elemente des Komplexes, ja die Natur dieses Körperchens ist noch nicht völlig klar.

Somit erweisen sich die soeben beschriebenen Merkmale des Karyotyps — die Größe und Form der Chromosomen — in der Ordnung der Lepidopteren in dem Maße gleichartig und wenig differenziert, daß wir sie nicht weiter betrachten.

Die Chromosomenzahlen

Die Chromosomenzahlen bieten ein größeres Interesse. Unter den 38 von mir untersuchten Arten beobachtete ich eine Verschiedenheit der Haploidzahlen von 15 bis 87, wobei 11 verschiedene Chromosomenzahlen gefunden wurden (Tabelle 1). Die meisten Arten — 21 an der Zahl — weisen eine Haploidzahl von 31 Chromosomen auf, vier Arten besitzen je 30 Chromosomen, während auf die anderen Zahlen je 1–2 Arten kommen. Die Zahlen 34 und 87 sind von mir zum ersten Male für Schmetterlinge festgestellt worden. Letztere Zahl (87 — haploid, 174 — diploid) ist die größte von allen bisher bei den Lepidopteren bekannten und eine von den größten für die Metazoen festgestellten Zahlen. Soviel mir bekannt ist (Wilson, 1925, Bresslau-Harnisch, 1927), besitzen nur zwei Vertreter der Crustaceen (*Cambarus virilis* und *immunis*) größere Haploidzahlen — 100 und 104. Die von mir auf

Tabelle 1 angegebenen Zahlen sind als sicher festgestellt zu betrachten, denn in den meisten Fällen wurden für jede Art von 15 bis 40 Äquatorialplatten durchgezählt, und zwar solche Äquatorialplatten, in denen die Chromosomen völlig klar und deutlich lagen. In allen Fällen wurden, wie in der Metaphase der ersten, so auch der zweiten Reifungsteilung, ein und dieselben Zahlen gefunden. Nur in vier Fällen wurden Abweichungen beobachtet — bei *Aporia crataegi* fand sich einmal eine Äquatorialplatte mit 26 Chromosomen anstatt 25, bei *Melitaea maturna* einmal mit 32 Chromosomen anstatt 31 und bei *Boarmia punctularia* — mit 31 Chromosomen anstatt 32. In letzterem Fall war das kleinste „m“ Chromosom verschwunden. Und schließlich wurde bei *Smerinthus ocellata* eine Zyste gefunden, die ganz aus riesigen Spermatozyten bestand, welche sich auf dem Stadium der Metaphase der 1. Reifungsteilung befanden. Ein jeder von diesen riesigen Spermatozyten besaß eine Diploidzahl von Bivalenten, von denen ein Teil miteinander verschmolzen waren, so daß in 5 durchgezählten Platten die Zahlen 49, 50, 51 und 53 anstatt der Diploidzahl 54 gefunden wurden, doch hatte ein Teil der Chromosomen einen bestimmt zusammengesetzten Charakter. Auf Figur 16 ist ein normaler Spermatozyt von *Sm. ocellata* mit 27 Bivalenten gezeigt, auf den Figuren 17 und 18 hingegen riesige Spermatozyten mit 49 und 50 Bivalenten. Solche Zellen sind wahrscheinlich aus einem riesigen primären Spermatogonium hervorgegangen, welches letzteres durch Verschmelzung zweier primären Spermatogonien zu einem Ganzen entstanden sein muß. Riesige diploide Spermatozyten wurden auch bei *Philosamia cynthia* beobachtet (P. Dederer, 1928), doch mit normalen Zellen in einer Zyste zusammen, weshalb P. Dederer diesem Falle eine andere Erklärung gibt.

Bei vielen Arten beobachtete ich auch atypische Mitosen, die zur Bildung von apyrenen Spermatozoen führen, doch möchte ich hier nicht darauf eingehen.

Die Grundzahl der Chromosomen und ihre Herkunft

Wenn wir auf die Chromosomenzahlen näher eingehen, so begegnen wir einer Reihe von Problemen, die eine größere Bedeutung haben. Vor allem tritt die Frage auf, ob wir für die Ordnung der Lepidopteren eine phylogenetische Grund- oder Ausgangszahl feststellen können.

Zusammenfassende Übersicht der Chromosomenzahlen der Lepidopteren

Anmerkung. Bei der Zusammenstellung der gegebenen Übersicht bediente ich mich hauptsächlich originaler Arbeiten; nur für *Phalera bucephala*, *Pieris napi*, *Vanessa antiopa*, *Cacoecia cerasivorana*, *Biston hirtaria*, *pomonaria* und *zonaria* wurden die Angaben aus verschiedenen Arbeiten, Referaten und Übersichten von Harvey (1916), Wilson (1925) und Bresslau-Harnisch (1927) genommen. Etliche Arten sind nicht nur von den in der Übersicht genannten, sondern auch von anderen Autoren erforscht worden, doch sind diese nicht angeführt, da ihre Angaben nicht genau sind (*Arctia caja*, Carnoy, 1885; *Bombyx mori*, Henking, 1892, Tōyama, 1894; *Phalera bucephala*, Kernewitz, 1915). Überhaupt nicht genannt sind solche Arten, für die die Chromosomenzahlen nur ungefähr bestimmt sind: *Arctia hebe* L., *Papilio podalirius* L., *Colias myrmidone* und *Sphinx ligustri* (Kernewitz, 1915) und *Leucoma salicis* (Henking, 1892). Für *Papilio rutulus* und *Deilephila euphorbiae* ist die Zahl 28 haploid, obzwar sie von den Autoren (Munson, Buder) fälschlich für diploid gehalten wird. Die von mir untersuchten Arten sind durch Kreuze (+) bezeichnet.

Spezies	Haploid		Diploid		Autor
	♂	♀	♂	♀	
Fam. Papilionidae					
1. <i>Papilio rutulus</i>	28	—	—	—	Munson 1907
Fam. Pieridae					
2. <i>Pieris brassicae</i> L. . . .	14—15	14	30	28	Henking 1890
" " " "	15	15	30	30	Doncaster 1912
" " " "	15	—	—	—	+
3. <i>Pieris rapae</i> L.	25	—	—	—	+
4. <i>Pieris napi</i> L.	25	—	—	—	Henking 1890
5. <i>Aporia crataegi</i> L. . . .	25	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
" " " "	25	—	—	—	+
6. <i>Gonepteryx rhamni</i> L. . .	31	—	—	—	+
Fam. Nymphalidae					
7. <i>Vanessa antiopa</i> L. . . .	30	—	—	—	Stevens 1906
8. <i>Vanessa urticae</i> L. . . .	31	—	—	—	+
9. <i>Polygonia C-album</i> L. . . .	31	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
" " " "	31	—	—	—	+
10. <i>Limenitis camilla</i> L. . .	31	—	—	—	+
11. <i>Melitaea maturna</i> L. . .	31	—	—	—	+
Fam. Lycaenidae					
12. <i>Thecla pruni</i> F.	23	—	—	—	+

Fortsetzung der Übersicht

Spezies	Haploid		Diploid		Autor
	♂	♀	♂	♀	
Fam. Sphingidae					
13. <i>Smerinthus ocellata</i> L. . .	27	—	—	—	Federley 1914
" " " . .	28	—	—	—	Kernewitz 1915
" " " . .	27	—	—	—	+
14. <i>Smerinthus populi</i> L. . .	28	—	—	—	Federley 1914, 1915
" " " . .	28	—	—	—	+
15. <i>Dilina tiliae</i> L.	29	—	—	—	Federley 1914
" " "	29	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
16. <i>Chaerocampa elpenor</i> L.	29	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
" " "	29	29	—	—	Federley 1916
17. <i>Chaerocampa porcellus</i> L.	29	29	—	—	Federley 1916
18. <i>Deilephila euphorbiae</i> L.	28	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
" " "	28	—	—	—	Buder 1917
19. <i>Deilephila gallii</i> L. . . .	28	—	—	—	Federley 1928
Fam. Notodontidae					
20. <i>Phalera bucephala</i> L. . .	30	—	—	—	Platner
21. <i>Pygaera anachoreta</i> F. . .	30	30	—	—	Federley 1913
22. <i>Pygaera curtula</i> L. . . .	29	—	—	—	Federley 1913
23. <i>Pygaera pigra</i> Hufn. . . .	23	—	46	—	Federley 1913
24. <i>Lophopteryx camelina</i> L. .	31	—	—	—	+
25. <i>Dicranura vinula</i> L. . . .	21	—	—	—	Federley 1915
" " "	21	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
26. <i>Dicranura erminea</i> Esp. .	28	—	—	—	Federley 1915
27. <i>Cerura bifida</i> Hb.	49	—	—	—	Federley 1928
28. <i>Cerura furcula</i> Cl.	29	—	—	—	Federley 1928
Fam. Lymantriidae					
29. <i>Lymantria dispar</i> L. . . .	31	31	62	62	Seiler 1914
30. <i>Lymantria monacha</i> L. . .	28	28	62	62	Seiler u. Haniel 1921
31. <i>Orgyia antiqua</i> L.	—	14	—	—	Seiler 1914
" " "	14	—	—	—	Cretschmar 1928
32. <i>Orgyia gonostigma</i> F. . .	—	30	—	—	Seiler 1914
" " "	30	—	—	—	Cretschmar 1928
33. <i>Orgyia ericae</i> Germ. . . .	30	—	—	—	Cretschmar 1928
34. <i>Orgyia leucostigma</i>	28	—	—	—	Cretschmar 1928
35. <i>Orgyia thyellina</i> Btl. . .	11	—	—	—	Cretschmar 1928
36. <i>Dasychira pudibunda</i> L. .	87	—	—	—	+
37. <i>Porthesia similis</i> Fuessl.	23	—	—	—	+

Fortsetzung der Übersicht

Spezies	Haploid		Diploid		Autor
	♂	♀	♂	♀	
Fam. Bombycidae					
38. <i>Bombyx mori</i> L.	28	—	—	—	Jatsu 1913
" " " " "	28	28	—	—	Kawaguchi 1928
39. <i>Theophila mandarina</i> M.	27	—	—	—	Jatsu 1913
" " " " "	27	27	—	—	Kawaguchi 1928
Fam. Lasiocampidae					
40. <i>Cosmotriche potatoria</i> L.	31	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
" " " " "	31	—	—	—	+
41. <i>Malacosoma neustria</i> L. .	31	—	—	—	+
42. <i>Malacosoma castrense</i> L.	31	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
43. <i>Dendrolimus pini</i> L. . .	30	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
Fam. Saturniidae					
44. <i>Saturnia pavonia</i> L. . .	29	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
" " " " "	29	—	—	—	Pariser 1927
45. <i>Saturnia pyri</i> Schiff. . .	30	—	—	—	Pariser 1927
46. <i>Antherea pernyi</i> Guér. .	33	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
47. <i>Automeris io</i>	31	—	—	—	Cook 1910
48. <i>Telea polyphemus</i> . . .	30	—	—	—	Cook 1910
49. <i>Callosamia promethea</i> . .	19	—	38	—	Cook 1910
50. <i>Samia cecropia</i>	30	—	—	—	Cook 1910
51. <i>Philosamia cynthia</i> . . .	13	13	26	26	Dederer 1907, 1915, 1928
Fam. Noctuidae					
52. <i>Acronycta psi</i> L.	31	—	—	—	+
53. <i>Acronycta</i> sp.	29	—	—	—	Cook 1910
54. <i>Agrotis triangulum</i> L. . .	29	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
55. <i>Euplexia lucipara</i> L. . .	31	—	—	—	+
56. <i>Leucania impura</i> Hb. . .	31	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
57. <i>Mamestra persicariae</i> L.	31	—	—	—	+
58. <i>Orthosia circellaris</i> Hufn.	30	—	—	—	+
59. <i>Xylina ingrica</i> H. S. . .	31	—	—	—	+
60. <i>Hypena proboscidalis</i> L.	31	—	—	—	+
Fam. Cymatophoridae					
61. <i>Thyatira batis</i> L. . . .	31	—	—	—	+
Fam. Geometridae					
62. <i>Abraxas grossulariata</i> L.	28	28	56	56	Doncaster 1910, 1914, 1915

Fortsetzung der Übersicht

Spezies	Haploid		Diploid		Autor
	♂	♀	♂	♀	
63. <i>Biston hirtaria</i> Cl.	13 u. 14	—	28	28	Harrison-Doncaster 1914
64. <i>Biston zonaria</i> Schiff.	56	—	—	—	Harrison-Doncaster 1914
65. <i>Biston pomonaria</i> Hb.	51	—	—	—	Malan 1918
66. <i>Ourapteryx sambucaria</i> L.	31	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
67. <i>Larentia autumnata</i> Bkh.	38	—	—	—	Harrison 1920
68. <i>Larentia dilutata</i> Bkh.	30	—	—	—	Harrison 1920
69. <i>Larentia autumnalis</i> Ström.	30	—	—	—	+
70. <i>Larentia filigrammaria</i> H.S.	37	—	—	—	Harrison 1920
71. <i>Zonosoma</i> sp.	31	—	—	—	+
72. <i>Zonosoma pendularia</i> Cl.	31	—	—	—	+
73. <i>Boarmia punctularia</i> Hb.	32	—	—	—	+
74. <i>Boarmia consonaria</i> Hb.	31	—	—	—	+
75. <i>Geometridae</i> sp.	32	—	—	—	+
Fam. Arctiidae					
76. <i>Phragmatobia fuliginosa</i> L.					
I. Rasse	28	28 u. 29	56	57 u. 58	} Seiler 1914, 1925
II. Rasse	28	28	56	56	
III. Rasse	29	29	58	58	
77. <i>Spilosoma mendica</i> Cl.	31	—	—	—	Kernewitz 1914, 1925
78. <i>Spilosoma menthastris</i> Esp.	30	—	—	—	+
79. <i>Spilosoma lubricipeda</i> Esp.	31	—	—	—	+
80. <i>Aretia caja</i> L.	31	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
" "	31	—	—	—	+
81. <i>Hipocrita jacobea</i> L.	31	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915
82. <i>Mitochrista miniata</i> Forst.	31	—	—	—	+
Fam. Tortricidae					
83. <i>Cacoecia cerasivorana</i>	30	—	—	—	Stevens 1906
Fam. Plutellidae					
84. <i>Cerostoma nemorellum</i>	34	—	—	—	+
Fam. Iponomeutidae					
85. <i>Iponomeuta evonymella</i> L.	31	—	—	—	+
Fam. Pyralidae					
86. <i>Galleria melonella</i> L.	30	—	—	—	Kemnitz 1914
87. <i>Sylepta ruralis</i> Sc.	31	—	—	—	+
88. <i>Ephestia kuehniella</i> L.	29	—	—	—	Kernewitz 1914, 1915

Fortsetzung der Übersicht

Spezies	Haploid		Diploid		Autor
	♂	♀	♂	♀	
Fam. Gracilariidae					
89. <i>Gracilaria elongella</i> Cl. .	29	—	—	—	+
Fam. Gelechiidae					
90. <i>Tachyptilia populella</i> Cl. .	29	—	—	—	+
Fam. Psychidae					
91. <i>Fumea casta</i> Pall. . . .	31	30 u. 31	62	61	Seiler 1921
Fam. Talaeporiidae					
92. <i>Talaeporia tubulosa</i> Retz.	30	29 u. 30	60	59	Seiler 1917, 1921
93. <i>Solenobia pineti</i> Z. . . .	30, 31, 32	30, 31, 32	61, 62, 63	61, 62, 63	Seiler 1922
94. <i>Solenobia triquetrella</i> F. R.					
Bisexuelle Rasse	30	30	60	60	Seiler 1924, 1927
Parthenogenetische Rasse	—	60	—	120	Seiler 1924, 1927

In der hier gebrachten Übersicht habe ich mich bemüht, alle bisher für die Lepidopteren genau festgestellten Chromosomenzahlen zu sammeln. Aus der Tabelle geht hervor, daß wir zusammen mit den von mir untersuchten Arten über 94 Arten genaue Angaben besitzen, doch darf ich natürlich nicht behaupten, daß in dieser Übersicht nichts ausgelassen ist, denn einige Arbeiten habe ich nicht aufreiben können. Auf Tabelle 2 sind alle Chromosomenzahlen der Lepidopteren in eine Variationsreihe zusammengestellt, wobei die obere Zeile die aufsteigende Reihe der Chromosomenzahlen darstellt, die untere hingegen die zu jeder Zahl gehörende Anzahl von Arten.

Tabelle 2

11	13	14	15	19	21	23	25	27	28	29	30	31	32	33	34	37	38	49	51	56	87
1	1	2	1	1	1	3	3	2	9	12	17	31	2	1	1	1	1	1	1	1	1

Bei der Zusammenstellung dieser Tabelle wurde von den Chromosomenzahlen in den Äquatorialplatten der Reifungsteilungen der Spermatozyten ausgegangen, wobei für *Pieris brassicae* die Zahl 15 angenommen wurde, für *Biston hirtarius* 14, für *Phragmatobia fuliginosa* 29, für *Solenobia pineti* 31 und für *Smerinthus ocellata* 27.

Die Tabelle zeigt, daß 69 Arten, d. h. ca. 75%, ziemlich nahe zu 30 stehende Chromosomenzahlen besitzen — von 28 bis 31 — und nur 25 Arten davon verschiedene Zahlen aufweisen¹⁾.

Diese Tatsache gibt volle Veranlassung zur Annahme, daß eine nahe zu 30 stehende Zahl die Grund- oder Ausgangszahl darstellt, mit der die ersten Vertreter der Lepidopteren sozusagen die Entwicklung ihrer Ordnung begonnen haben. In der Tat, die Zahl der Chromosomen ist ein morphologisches Merkmal, und genau so, wie wir aus der Anwesenheit von Flügeln bei 90% der Schmetterlinge schließen, daß dies eine primäre Erscheinung ist, haben wir auch hier keinen Grund, anders zu denken.

Wenn wir die Chromosomenzahlen bei verschiedenen Insektenordnungen miteinander vergleichen, so zeigt es sich, daß die Haploidzahl 30 absolut nirgends mehr vorkommt, als bei zwei Ordnungen — *Lepidoptera* und *Trichoptera*: unter Hunderten von untersuchten Arten anderer Ordnungen (s. Harvey, 1916, Wilson, 1925, Bresslau und Harnisch, 1927) befinden sich nur zwei mit großen Zahlen, eine Art mit 26 Chromosomen (*Neuroptera*) und eine Art mit 28 Chromosomen (*Orthoptera*). Die Schmetterlinge stammen ja auch nicht von irgendwelcher dieser Ordnungen ab. Morphologische Untersuchungen führen bestimmt zu *Trichoptera*. Vor kurzem ist eine Arbeit erschienen, die die Heterogametrie des weiblichen Geschlechts bei dieser Ordnung beweist (H. Klingstedt, 1928), genau so wie bei den Schmetterlingen, die bisher in dieser Beziehung eine Sonderstellung unter den übrigen Insekten einnahmen. Welche Chromosomenzahlen wurden bei den Trichopteren gefunden? Im Jahre 1910 untersuchte Lutmann eine Art und fand bei ihr 30 Chromosomen. Von G. M. Pchakadze wurden noch zwei Arten untersucht, und bei einer von ihnen wurden ebenfalls 30 Chromosomen festgestellt (Pchakadze, 1928), wobei diese eine große Ähnlichkeit mit den Schmetterlingschromosomen aufweisen. Letzterer Autor hat seine Untersuchungen fortgesetzt und mir liebenswürdig mitgeteilt, daß er noch mehrere Arten mit 30 Chromosomen gefunden habe. Wir sehen also, daß 5—6 zufällig genommene Vertreter der Trichopteren genau diejenige Chromosomenzahl aufweisen, die für die Schmetterlinge so charakteristisch und allen anderen Ordnungen fremd ist.

Diese Tatsachen bestätigen nicht nur die Hypothese der Abstammung der Lepidopteren von den *Trichoptera*-ähnlichen Vorfahren, sondern be-

¹⁾ Jene Arten, für die die Chromosomenzahlen nicht genügend genau festgestellt worden sind und die deshalb nicht in die Übersicht aufgenommen wurden, besitzen auch ca. 30 Chromosomen (s. Kernewitz, 1915).

weisen auch mit Bestimmtheit, daß eine nahe zu 30 stehende Zahl für die Schmetterlinge die phylogenetisch primäre gewesen sind.

Da die Ordnung der Trichopteren ihrerseits am nächsten zu den Neuropteren steht, so wäre es höchst interessant, die Chromosomen bei Vertretern dieser Ordnung zu untersuchen. Es ist anzunehmen, daß wir auch hier ähnliche Chromosomenzahlen und eine Heterogametie des weiblichen Geschlechts finden.

Die Entstehung veränderter Zahlen

Die übrigen 25% der Schmetterlinge haben diese ererbte primäre Zahl verändert, einige haben sie vergrößert, andere hingegen verkleinert. Auf welchen Wegen fanden diese Prozesse statt?

In der Reihe der Chromosomenzahlen der Lepidopteren (Tabelle 2) haben wir die Zahlen 56 und 87. Die erste Zahl kommt der Diploidzahl (60), die zweite der Triploidzahl (90) von der Grundzahl nahe. In Wirklichkeit haben wir es hier aber mit keiner richtigen Polyploidie zu tun, diese Zahlen sind durch Fragmentation der Mehrzahl der Chromosomen entstanden. In der Gattung *Biston* finden wir außer der Zahl 56 (*B. zonaria*) noch 51 (*B. pomonaria*) und 14 (*B. hirtaria*). Ein Vergleich der Größe der Chromosomen zeigt, daß die Chromosomen von *Biston zonaria* und *pomonaria* um soviel kleiner sind als die Chromosomen von *B. hirtaria*, daß die größten Elemente der ersten beiden Arten den kleinsten von *B. hirtaria* gleichkommen. In der Spermatogenese der Hybriden zwischen *hirtaria* und den beiden anderen Arten konjugieren mehrere kleine Chromosomen von *zonaria* oder *pomonaria* mit einem großen *hirtaria*-Chromosom, ein klarer Hinweis darauf, daß der Komplex von Genen eines *hirtaria*-Chromosoms auf mehrere Chromosomen bei den anderen beiden Arten verteilt ist (Harrison-Doncaster, 1914, Malan, 1918, zitiert nach Cretschmar, 1928). Die überaus große Chromosomenzahl (87) bei *Dasychira pudibunda* ist auch zweifelsohne durch Fragmentation entstanden, worauf nicht nur ihre im Vergleich zu den Chromosomen aller übrigen Arten äußerst geringe Größe, sondern auch das Vorhandensein von großen Chromosomen hinweist, die wir als unfragmentiert gebliebene betrachten können. Zudem ist ein verlängertes bisquitartiges Chromosom vorhanden, das sich gegenwärtig in der Zerfallsperiode befindet¹⁾.

¹⁾ Es ist jedoch auch möglich, daß solches Chromosom das Resultat des entgegengesetzten Prozesses der Chromosomenassoziation ist.

Uns scheint es am wahrscheinlichsten, daß auch alle anderen veränderten Zahlen durch Fragmentation oder Assoziation, durch innere Umdifferenzierung, Umverteilung der Chromatinsubstanz entstanden sind. Gegenwärtig sind wir schon im Besitze vieler Tatsachen, die diesen Standpunkt bestätigen und darauf hinweisen, daß diese Prozesse auch gegenwärtig vor sich gehen. Von besonders großer Bedeutung für diese Frage sind die ausgezeichneten Arbeiten von Seiler. So hat bei *Phragmatobia fuliginosa*, z. B., eine Rasse haploid 28 Chromosomen, eine andere 29 und eine dritte 28 bei Männchen und 28 und 29 bei Weibchen. Seiler hat mit größter Klarheit gezeigt, daß alle diese Veränderungen durch Fragmentation des großen Heterochromosoms entstehen. Die Erforschung dieses Chromosoms zeigte, daß es gewiß aus 4 Stücken besteht. In den blastodermalen Zellen erlangen diese 4 Teile zuweilen Selbständigkeit, und dann beträgt die Diploidzahl 62, was, wie uns scheint, eine Rückkehr zur primären, zur Ausgangszahl bedeutet (Seiler, 1914, 1925). Ähnliche Verhältnisse finden wir in der Gattung *Lymantria*, wo die Zahl 28 bei *L. monacha* leicht auf die der *L. dispar* eigene Zahl 31 zurückzuführen ist, denn die Verringerung der Chromosomenzahl bei der ersten Art ist durch Assoziation von vier Elementen zu einem Sammelchromosom zustande gekommen, das in gewissen Momenten aber wieder zerfallen kann. Seiler und Haniel bemerken diesbezüglich, „daß *monacha* in Umwandlung begriffen ist von einer Form, die diploid 62, haploid 31 Chromosomen hat, zu einer Form mit diploid 56, haploid 28 Chromosomen“ (Seiler und Haniel, 1921, Seite 102). In ebensolchem labilen Zustande befindet sich auch die dritte Art *Solenobia pineti* (Seiler, 1922), bei der in ein und derselben Population haploid 30, 31 und 32 Chromosomen vorkommen, wobei Seiler diese Variation als Resultat der Fragmentation erklärt. In welcher Richtung die Entwicklung bei *Solenobia* geht — ob von der kleineren Zahl zur größeren oder umgekehrt — wird vom Verfasser offen stehen gelassen, doch scheint es uns, daß die Entwicklung eher in der ersten Richtung stattfindet, denn es ist ziemlich unwahrscheinlich, daß die Zahl 32 für diese Art primär wäre.

Diese Arbeiten Seilers sind gut bekannt, doch ging ich auf sie aus dem Grunde näher ein, daß sie von großer Wichtigkeit für die uns interessierende Frage sind.

Ferner hat die kontinentale Rasse von *Biston hirtaria* 14 Chromosomen, die englische Rasse hingegen nur 13, doch hat ein Chromosom bestimmt einen Doppelcharakter, so daß es durch Assoziation zweier

Elemente entstanden ist. In seltenen Fällen zerfällt dieses Doppelchromosom in der zweiten Reifungsteilung der Spermatozyten wieder in zwei Teile, so daß wieder 14 Chromosomen entstehen (Harrison-Doncaster, 1914). M. Cretschmar, aus dessen Arbeit diese Angaben genommen sind, ist der Meinung, daß 13 die primäre, 14 hingegen die sekundäre, durch Fragmentation eines Chromosoms entstandene Zahl ist. Mir scheint das Umgekehrte aber wahrscheinlicher zu sein, nämlich, daß 14 für diese Art primär ist, denn 14 steht der Zahl 30 näher, die für die Ordnung der Lepidopteren phylogenetisch am ältesten ist, während die Zahl 13 sekundär durch Assoziation zweier Elemente des Komplexes entstanden ist. Auf Cretschmars Arbeit kommen wir weiter unten noch einmal zurück.

Ein interessanter Fall der Chromosomenassoziation ist kürzlich bei *Philosamia cynthia* beschrieben worden. (P. Dederer, 1928). Normal hat diese Art 13 Chromosomen, doch ist es in einigen Kulturen im Laboratorium augenscheinlich zu einer erblichen Veränderung bis 12 gekommen, was auf eine Verschmelzung zweier Chromosomen zurückzuführen ist. Diese Veränderung wurde in einer Reihe von Kulturen gemeinsamer Herkunft beobachtet und ist, allem Anschein nach, durch eine Genenmutation hervorgerufen. Bei dieser Art wurde auch eine Fragmentation der Chromosomen beobachtet.

Wenn wir mehr Angaben über die vollen Chromosomenzyklen der Schmetterlinge, wie auch über die Chromosomen verschiedener geographischer Rassen hätten, so würde die Zahl der Fälle einer Fragmentation und Assoziation der Chromosomen bestimmt bedeutend größer sein.

Bei einem Vergleich der Größe der Chromosomen bei nahe verwandten Arten (und nur solche Arten kann man natürlich vergleichen) merkt man, daß die Chromosomen dort größer sind, wo ihre Anzahl geringer ist. So hat *Pieris brassicae* beispielsweise 15 Chromosomen (Fig. 1), *P. rapae* hingegen 25 Chromosomen (Fig. 2), wobei sie bei der ersten Art im allgemeinen größer als bei der zweiten sind. Solche Verhältnisse werden auch bei *Pygaera pigra* (23 Chromosomen) und *P. anachoreta* (30) und *curtula* (29), bei *Dicranura vinula* (21) und *Dicranura erminea* (28) — von Federley (1913, 1914—15) untersucht — wie auch bei *Orgyia thyellina* (11) und *O. antiqua* (14) beobachtet, welche letztere von Cretschmar (1928) untersucht wurden; zu solchem Schluß gelangte ich wenigstens auf Grund der Zeichnungen dieser Autoren. Hier muß auch noch das hinzugefügt werden, was eben über die Arten der Gattungen

Biston und *Dasychira* gesagt wurde. Dagegen scheinen Beispiele entgegengesetzten Charakters nicht zu existieren. Leider konnte ich schon keine anderen Vergleiche (*Orgyia*, *Larentia*, *Cerura* — s. d. Übersicht) machen. Andererseits müssen wir in den Fällen, wo bei nahe verwandten Arten gleiche oder fast gleiche Chromosomenzahlen beobachtet werden, eine ziemlich gleiche Chromosomengröße erwarten. Das ist z. B. der Fall bei *Saturnia pavonia* und *pyri* (Pariser, 1927), *Smerinthus populi* und *ocellata* (Fig. 10 und 16), *Chaerocampa porcellus* und *elpenor* (Federley, 1916), *Lymantria dispar* und *monacha* (Seiler und Haniel, 1921). Zu solchen Vergleichen muß man sich aber mit Vorsicht verhalten, denn auch hier sind natürlich Ausnahmen möglich (z. B. *Boarmia punctularia* und *consonaria*), da die sichtbare Chromosomengröße nicht nur von der Menge der in dem Chromosom enthaltenen Substanz, sondern auch von anderen Ursachen abhängen kann, wie z. B. vom Grad ihrer Quellung die ihrerseits von den Eigenschaften des Plasmas bedingt wird, die bei verschiedenen Arten verschieden sein können. Auch auf den Präparaten ändert sich die Größe der Chromosomen in Abhängigkeit vom Fixator und vom Färbungs- und Differenzierungsgrad. Jedenfalls bestätigen die angeführten Beispiele unsere Annahme, was kaum zufällig sein kann.

Somit ist es höchst wahrscheinlich, daß die gesamte Verschiedenheit der Chromosomenzahlen bei den heutigen Schmetterlingen das Resultat verschiedener Prozesse der Verschmelzung und des Zerfalls der Chromosomen ist, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung dieser Ordnung stattgefunden haben und bei einer Reihe von Arten auch heute stattfinden, wobei als Ausgangspunkt für diese Prozesse die phylogenetisch primäre, älteste Chromosomenzahl 30 oder 31 diene. Die Ursache dieser Erscheinungen konnten wie Genenmutationen, so auch rein mechanische Ursachen sein. Im letzten Falle hat die sphärische, kompakte Form der Chromosomen vielleicht eine große Verbreitung dieser Prozesse in der Ordnung der Lepidopteren gehindert.

Natürlich kann eine Veränderung der Chromosomenkomplexe auch auf anderem Wege erreicht werden, doch spricht das, was wir gegenwärtig über die Balance der Gene und der Chromosomen wissen, gegen eine besonders große Bedeutung verschiedener triploider, polysomischer und ähnlicher Formen im Prozeß der Artbildung. Die Veränderungen der Karyotypen durch Hinzufügung oder Ausfall ganzer Chromosomen oder ihrer Teile stellen eine zu grobe Störung dar, die scharfe Herabsetzung der Lebensfähigkeit und Fruchtbarkeit hervorruft.

In einer seiner Arbeiten spricht Federley (1914—15) die Ansicht aus, daß die verschiedenen Chromosomenzahlen der Schmetterlinge durch Hybridisierung haben entstehen können. Doch unterscheiden sich die Arthybriden bei den Schmetterlingen gerade durch eine äußerst herabgesetzte Lebensfähigkeit und hohe Sterilität. Der Mechanismus der Chromosomenverteilung ist sogar bei Hybriden verschiedener geographischer Rassen gestört (Federley, 1914, 1915). Die so entstandenen Formen können wohl kaum geeignetes Material für die Evolution abgeben.

Die Chromosomenzahlen und das System der Lepidopteren.

Der Karyotypus als systematisches Merkmal

Noch im Jahre 1913 bezweifelte Federley und nach ihm Kernewitz (1915), daß die Chromosomenzahl in der Ordnung der Lepidopteren eine systematische Bedeutung haben könne. Heute sind unsere Kenntnisse über die Chromosomen der Schmetterlinge bedeutend erweitert, und diese Frage kann auf festerer Basis behandelt werden.

Alle bisher bekannt gewordenen Chromosomenzahlen beziehen sich auf 22 Familien der Lepidopteren (s. die Übersicht), was ca. $\frac{1}{3}$ aller paläarktischen Familien ausmacht. Obzwar man diese Zahl von Familien natürlich nicht für vollständig genügend zur Lösung der Frage über den Zusammenhang zwischen den Chromosomenzahlen und dem System halten kann, so haben wir in der Ordnung der Lepidopteren, wie es mir scheint, immerhin ein genügend klares Bild.

Beim Durchsehen der oben angegebenen Übersicht sieht man leicht, daß, erstens, die Zahlen 28—31 in fast allen Schmetterlingsfamilien vorkommen: von 22 Familien fehlen diese Zahlen nur bei den Plutelliden und Lycaeniden, was jedoch leicht dadurch erklärt werden kann, daß hier nur je eine Art untersucht ist.

Andererseits können die Chromosomenzahlen in den Grenzen ein und derselben Familie äußerst stark variieren. So haben wir in der Familie der Pieriden eine Variation von 15 bis 31 Chromosomen; in der Familie der Notodontiden — von 21 bis 49; in der Familie der Geometriden — von 14 bis 56. Schließlich haben wir noch die Familie der Lymantriiden, die das merkwürdigste Beispiel darstellt, denn hier variieren die Chromosomenzahlen von 11 bis 87, d. h. zu dieser Familie gehören wie die größten, so auch die geringsten der bei den Schmetterlingen bekannten Chromosomenzahlen. Am interessantesten ist aber das, daß diese beiden Arten — mit 11 Chromosomen (*Orgyia thyellina*) und mit

87 Chromosomen (*Dasychira pudibunda*) — ziemlich nahe zueinander stehen, und wenn man sie zu verschiedenen Gattungen rechnet, so tut man das nur deshalb, weil eine von ihnen durch flügellose Weibchen gekennzeichnet ist, während die Männchen, allem Anscheine nach, keine Gattungsunterschiede aufweisen.

Zugleich müssen folgende außerordentliche Tatsachen hervorgehoben werden. In der Familie der Pieriden kommt die Zahl 25 dreimal vor, wobei zweimal in der Gattung *Pieris*. In der Gattung *Larentia* (*Geometridae*) sind zwei nahestehende Zahlen — 37 und 38 — vorhanden. In der Gattung *Biston* (*Geometridae*) — 51 und 56. In keinen anderen Gruppen kommen diese Zahlen wieder vor. Selbstverständlich ist das Vorhandensein solcher bei den Schmetterlingen seltenen Zahlen, wie 25, 37 und 38, 51 und 56, in ein und derselben Gattung kein Zufall, sondern ein Ausdruck der nahen Verwandtschaft dieser Formen. Doch wie bezüglich die Bedeutung der Chromosomenzahl für Schlüsse betreffs dieser Verwandtschaft ist, zeigt die starke Variation der Chromosomenzahl in ein und derselben Gattung: so haben wir in der Gattung *Pieris* außer zwei Arten mit 25 Chromosomen noch eine Art mit 15 Chromosomen, während ein Vertreter der weit abstehenden Gattung *Aporia* auch 25 Chromosomen besitzt; in der Gattung *Larentia* befinden sich außer den beiden Arten mit 37 und 38 Chromosomen noch zwei Arten mit 30 Chromosomen; in der Gattung *Biston* figuriert außer 51 und 56 eine nahe verwandte Art mit 14 Chromosomen usw. Wie stark die Chromosomenzahlen in ein und derselben Gattung variieren können, ist an einer Reihe von nahverwandten Arten der Gattung *Orgyia* zu sehen:

<i>Orgyia thyellina</i>	besitzt	11 Chromosomen
„ <i>antiqua</i>	„	14 „
„ <i>leucostigma</i>	„	28 „
„ <i>gonostigma</i>	„	30 „
„ <i>ericae</i>	„	30 „

Alle diese und andere Tatsachen zeigen, daß keine Gesetzmäßigkeiten in der Verteilung der Chromosomenzahlen auf Familien und Gattungen festzustellen sind, daß sie, umgekehrt, in der Mehrzahl der Fälle zufällig ist.

Mit anderen Worten: die taxonomischen Einteilungen in der Ordnung der Lepidopteren finden keine Widerspiegelung im Bau der Karyotypen.

Damit ist natürlich nicht gesagt, daß die Chromosomenzahl oder überhaupt der Karyotypus keine systematische Bedeutung besitzt. Die

Frage über die Bedeutung des Karyotypus für die Systematik muß nicht in allgemeiner Form, sondern für jede Organismengruppe besonders gelöst werden.

In der Gruppe *Gymnospermae* ist die 12 betragende Chromosomenzahl ein Merkmal der Klasse; die nahe zu 30 stehende Zahl ist bei den Schmetterlingen ein Merkmal der Ordnung; in der Ordnung *Orthoptera* ist die Chromosomenzahl ein Merkmal der Familien; bei *Ornithogallum* ist ein bestimmter Karyotypus ein Gattungsmerkmal; in der Gattung *Carex* ist die Chromosomenzahl nicht mehr als ein Artenmerkmal, bei den Schmetterlingen *Biston* und *Phragmatobia* hingegen nur ein Merkmal geographischer Rassen. Daraus folgt, daß die karyotypischen Besonderheiten in verschiedenen Gruppen eine verschiedene Bedeutung haben, was die Folge der verschiedenen Neigung dieser Gruppen zu karyotypischen Veränderungen ist. Es liegt kein Grund vor, ihnen unbedingt bald die Bedeutung von Gattungsmerkmalen, bald die Bedeutung von Familienmerkmalen zuzuschreiben, wie das einige Autoren tun. Um so mehr liegt kein Grund vor, nur an der Hand von karyotypischen Besonderheiten das System aufzubauen oder zu verbessern (wie z. B. das System der Schmetterlinge!), denn solch ein System wird, wie ein jedes andere nur auf einem Merkmal aufgebaute System, unvermeidlich einen künstlichen Charakter tragen.

Gegenwärtig wird dem zytologischen Prinzip in der Systematik eine zu große Bedeutung zugeschrieben. Unterdessen muß an die karyotypischen Besonderheiten nicht anders herangetreten werden, als an beliebige andere systematische Merkmale, denn diese wie jene haben, einzeln genommen, nur einen relativen Wert für die Systematik. In betreff der Lepidopteren können wir sagen, daß die Chromosomenzahl 28—31 ein Merkmal der ganzen Ordnung ist; alle anderen Zahlen sind hingegen, da sie keinen Zusammenhang mit diesen oder jenen taxonomischen Einheiten aufweisen, erst dann entstanden, als die Formierung der gegenwärtigen Gattungsgruppen schon im allgemeinen abgeschlossen war, d. h. sie sind nichts mehr als Artmerkmale.

Die Chromosomenkomplexe und die phylogenetische Entwicklung der Ordnung Lepidoptera

Von den 22 untersuchten Familien enthalten die Familien der Psychiden und Talaeporiiden zweifelsohne die primitivsten Vertreter der Schmetterlinge. Die hier beobachteten Chromosomenzahlen sind 30 und 31. Andererseits sind die Familien der Nymphaliden, Sphingiden

oder Noctuiden die am meisten differenzierten Gruppen. Hier beobachten wir aber dieselben Zahlen. Oben wurde schon hervorgehoben, daß dieselben Zahlen in allen Familien der Lepidopteren vorkommen.

Daraus ist klar, daß die Hypothese, nach der die phylogenetische Differenzierung durch Verringerung der Chromosomenzahl begleitet werden soll, wie auch die entgegengesetzte Ansicht, in unserem Falle keine Bestätigung finden.

Doch ist im Jahre 1928 eine Arbeit erschienen (Cretschmar, 1928), in der der Autor bei der Durchnahme dieser Frage eine Reihe von Beispielen anführt, die nach seiner Meinung zeigen sollen, daß, je höher im Bereiche von Gattungsgruppen eine Art spezialisiert ist, sie um so mehr Chromosomen besitzt, wonach die phylogenetische Differenzierung also von einer Vergrößerung der Chromosomenzahl begleitet wird. Diese Beispiele sind folgende: 1. *Pygaera pigra* (23 Chromosomen), *curtula* (29) und *anachoreta* (30). 2. *Bombyx mandarina* (27) und *mori* (28). 3. *Biston hirtaria* (14), *pomonaria* (51) und *zonaria* (56) und 4. *Orgyia thyellina* (11), *antiqua* (14), *leucostigma* (28), *gonostigma* (30) und *ericcae* (30).

Gegen die ersten beiden Beispiele erwidere ich nicht, aber die letzten beiden scheinen mir nicht überzeugend zu sein. Und zwar sind sie deswegen nicht überzeugend, daß man es nicht für bewiesen halten kann, daß *Orgyia thyellina* und *Biston hirtaria* phylogenetisch am ältesten, *Orgyia ericae* und *Biston zonaria* hingegen am jüngsten sind. Die Bestimmung des phylogenetischen Alters ist eine höchst schwere Aufgabe, und man darf dabei nicht von nur einem oder zwei Merkmalen ausgehen, wie Cretschmar dies tut, indem er sich in seinen Bestimmungen auf den Reduktionsgrad der Flügel beim weiblichen Geschlecht stützt. In der Gattung *Pygaera* kann man auf Grund eines Merkmals eine phylogenetische Reihe und auf Grund eines anderen Merkmals eine andere Reihe aufstellen (Federley, 1911). Und das ist auch recht verständlich, denn die Merkmale evolutionieren nicht alle zusammen und synchron, sondern jedes besonders, und sie zeigen nicht immer den uns so erwünschten gegenseitigen Zusammenhang. Die Schmetterlinge *Biston* und *Orgyia* wird man nur dann mit Bestimmtheit zu einer bestimmten phylogenetischen Reihe anordnen können, wenn bei ihnen eine ganze Reihe von Merkmalen auf allen Entwicklungsstadien erforscht sein wird.

Nehmen wir schließlich auch an, daß alle diese phylogenetischen Bestimmungen richtig sind. Immerhin können wir in der Ordnung der

Lepidopteren auch Beispiele völlig entgegengesetzten Charakters finden. Auf Grund der Angaben von Standfuß können wir die Arten *Vanessa urticae* und *Smerinthus populi* für phylogenetisch älter halten, als die entsprechenden Arten *V. antiopa* und *S. ocellata*. Unterdessen weisen die zwei ersten Arten aber größere Chromosomenzahlen als die beiden letzten auf (s. die Übersicht). Dasselbe gilt scheinbar auch für *Saturnia pyri* und *pavonia*, wie Cretschmar dies selbst hervorhebt. In allen diesen Fällen ging mit der Entwicklung also nicht eine Vergrößerung, sondern eine Verminderung der Chromosomenzahl einher, und solcherlei Beispiele könnte man wohl auch noch anführen, falls man nur davon überzeugt sein könnte, daß alle diese phylogenetischen Bestimmungen richtig sind.

Wenn in der Phylogenese schließlich irgendwelche Tendenz — entweder zur Vergrößerung oder zur Verminderung der Chromosomenzahl — existierte, so müßte sie wenigstens zu bestimmten Unterschieden im Bau der Karyotypen weit voneinander entfernter Familien des Systems führen, was aber gerade nicht der Fall ist.

Wir kommen also zum Schluß, daß die Veränderungen des Karyotypus in der Ordnung der Lepidopteren im Laufe der Phylogenese keine bestimmte Richtung hatten.

Natürlich ist die berührte Frage an und für sich ein Resultat dessen, daß den karyotypischen Veränderungen eine kolossale Bedeutung im Evolutionsprozeß zugeschrieben wird. Eine besonders wichtige Rolle wird den Erscheinungen der Polyploidie mit der darauf folgenden Zerstreuung des Chromatins zugeschrieben (G. A. Lewitskij, 1924, A. S. Serebrowskij, 1925). Doch zeigt die Erforschung der Größe, der Form und der Zahl der Chromosomen bei den Schmetterlingen klar, daß die karyotypischen Veränderungen in der Evolution der Ordnung der Lepidopteren nur eine ziemlich sekundäre Rolle haben spielen können. Die meisten Formen haben in fast unveränderter Form jenen Karyotypus bewahrt, den sie von ihren Vorfahren, *Trichoptera*-ähnlichen Formen, erhielten. Andere haben ihn verändert, doch nirgends fielen diese Veränderungen auch nur einfach mit irgendwelchen wesentlichen Momenten der phylogenetischen Differenzierung zusammen. Viele Tatsachen sprechen dafür, daß die Transformation des Chromosomenapparats durch Prozesse der Verschmelzung oder des Zerfalls der Chromosomen vor sich ging, wobei diese Prozesse in der ganzen Ordnung der Lepidopteren mehr oder weniger zufällig stattfanden und in einigen Fällen sogar bei nahverwandten Arten starke Unterschiede in den Chromosomenzahlen hervor-

riefen. Soweit solche Erscheinungen aber nicht den Genenbestand, den Genotypus änderten, insofern führten sie nicht zur Bildung neuer Formen, als Beispiel wofür verschiedene Rassen von *Phragmatobia fuliginosa* und *Solenobia pineti* gelten können, die sich bei verschiedenen Chromosomenzahlen in keinerlei Hinsicht voneinander unterscheiden. Ähnliche Gedanken spricht auch Federley in seiner letzten Arbeit aus (1928). Im Gegenteil haben *Smerinthus populi* und seine geographische Rasse *austauti* nach den Untersuchungen Federleys (1914, 1915) (so auch *Smerinthus ocellata* und die äußerst nahestehende Art *planus*, die selbst Federley einfach für eine geographische Rasse von *ocellata* hielt) vollständig gleiche Chromosomenkomplexe, doch ist die innere Struktur der Chromosomen so verschieden, daß bei Hybriden ein Teil von ihnen schon nicht zu konjugieren imstande ist.

Diese Tatsachen zeigen, daß „the number of chromosomes is per se a matter of secondary significance“ (Wilson, 1925).

Morgan, Sturtevant und Bridges beginnen einen ihrer Aufsätze mit folgenden Worten: „Just when many zoologists were becoming sceptical as to the value of detailed comparisons between chromosome groups in „related“ species, genera, and families, botanists have been very actively engaged in recent years in making such comparisons. To a geneticist many of these comparisons will seem of little significance, because to him it is not the shapes and sizes of the chromosomes that are important, but the genes contained in them“ (Morgan, Sturtevant, Bridges, 1925, S. 286).

Wenn wir an die Evolutionsprobleme vom Standpunkt der heutigen Genetik hinantreten, so müssen wir wohl nicht den äußeren Veränderungen der Chromosomen oder der Chromosomenkomplexe den Vorzug geben, sondern ihren inneren Veränderungen, die durch Mutationen oder Genovariationen hervorgerufen werden.

Zum Schluß halte ich es für eine angenehme Pflicht hier meinen Dank Herrn Professor N. K. Koltzoff, Herrn Professor S. S. Tschetwerikoff, Fr. Dr. S. L. Frolowa und Herrn Dr. P. J. Schiwago für das wohlwollende Interesse und weitgehende Unterstützung bei meiner Arbeit auszusprechen.

Literatur

Anmerkung. Die durch * bezeichneten Arbeiten blieben im Original mir leider unbekannt.

1. Bresslau und Harnisch, 1927. Zahl der Chromosome bei den Tieren. Tab. Biolog. **4**.
2. Buder, J. E., 1917. Die Spermatogenese von *Deilephila euphorbiae* L. Arch. f. Zellforsch. **14**.
3. Cook, M. H., 1910. Spermatogenesis in *Lepidoptera*. Proceed. Nat. Acad. Philadelphia **62**.
4. Cretschmar, M., 1928. Das Verhalten der Chromosome bei der Spermatogenese von *Orgyia thyellina* und *antiqua*, sowie eines ihrer Bastarde. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. **7**.
- *5. Dederer, P. H., 1907. Spermatogenesis in *Philosamia*. Biolog. Bullet. **13**.
6. — 1915. Oögenese in *Philosamia*. Journ. of Morphol. **26**.
7. — 1928. Variation in chromosome number in the spermatogenesis of *Philosamia cynthia*. Journ. of Morphol. **45**.
8. Doncaster, 1910. Note on the spermatogenesis of *Abraxas grossulariata*. Proceed. Cambridge Phil. Soc. **16**.
9. — 1912. Note on the chromosomes in Oögenesis and Spermatogenesis of the Butterfly, *Pieris brassicae*. Proceed. Cambridge Phil. Soc. **16**.
10. — 1914. Chromosomes, Heredity and Sex. Quart. Journ. Mikrosk. Scien. **59**.
11. — 1915. The Relation between Chromosomes and sex-determination in *Abraxas grossulariata*. Nature **95**.
12. Federley, H., 1911. Vererbungsstudien an der Lepidopteren-Gattung *Pygaera*. Arch. Rass.-Gesell. Biol. **8**.
13. — 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. **9**.
14. — 1914. Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. Ofversigt af Finska vetenskaps-societet. Förhandlingar **56**.
15. — 1914/15. Chromosomenstudien an Mischlingen. I. Die Chromosomenkonjugation bei der Gametogenese von *S. populi* var. *austauti* \times *populi*. Ein Beitrag zur Frage der Chromosomenindividualität und der Gametenreinheit. Ebenda **57**.
16. — 1914/15. Chromosomenstudien an Mischlingen. II. Die Spermatogenese des Bastards *Dicranura erminea* $\varnothing \times$ *D. vinula* σ^7 . Ebenda **57**.
17. — 1916. Chromosomenstudien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* $\varnothing \times$ *elpenor* σ^7 . Ebenda **58**.
18. — 1928. Chromosomenverhältnisse bei Mischlingen. Verhandl. des V. Intern. Kongr. f. Vererbungswiss. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. Suppl.-Bd. **1**.
19. Goldschmidt, R. u. Pariser, K., 1923. Triploide Intersexe bei Schmetterlingen. Biolog. Zentralbl. **43**.
20. Harvey (Browne), E., 1916. A review of the chromosome numbers in Metazoa. I. Journ. of Morphol. **28**.

21. Harrison, J. W. H., 1920. Genetical studies in the moths of the geometrid genus *Oporabia* (*Oporinia*) with a special consideration of melanism in the *Lepidoptera*. Journ. of Genet. 9.
- *22. Harrison, J. W. H. and Doncaster, L., 1914. On hybrids between moths of the geometrid Sub-family *Bistoninae*. Ebenda 3.
23. Henking, H., 1890a. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Das Ei von *Pieris brassicae*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. 49.
- *24. — 1890b. Internat. Monatschr. Anat. und Physiol. 7.
25. Iatsu, N., 1913. Notes on the Spermatogenesis of the wild and the domesticated silkworms. Annot. Zoolog. Japon. 8.
26. Kawaguchi, E., 1928. Zytologische Untersuchungen am Seidenspinner und seinen Verwandten. I. Gametogenese von *Bombyx mori* L. und *Bombyx mandarina* M. und ihrer Bastarde. Zeitschr. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. 7.
27. Kemnitz, 1914. Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoen-Dimorphismus. Arch. Zellforsch. 12.
28. Kernewitz, B., 1914. Über Spermiogenese bei Lepidopteren. Zoolog. Anz. 45.
29. — 1915. Spermiogenese bei Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomen. Arch. Nat.-Gesch., Abt. A 81.
30. Klingstedt, H., 1928. Heterogametic Females in two Species of *Trichoptera*. Memoranda Societ. pro Fauna et Flora Fennica 4.
31. Lewitski, G. A., 1924. Materielle Grundlagen der Vererbung. (Russisch.)
- *32. Malan, D. E., 1918. Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfußschen Lepidopterenbastarden. III. Folge. Inaug. Dissert. Zürich.
33. Morgan, T. H., Sturtevant, A. H., Bridges, C. B., 1925. The constitution of the germ material in relation to heredity. Carneg.-Inst. Year Book No. 24.
34. Munson, J., 1907. Spermatogenesis of the Butterfly, *Papilio rutulus*. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. 33.
35. Pariser, K., 1927. Die Zytologie und Morphologie der triploiden Intersexe des rückgekreuzten Bastards von *Saturnia pavonia* L. und *S. pyri* Schiff. Zeitschr. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 5.
- *36. Platner, G., Intern. Monatsschr. Anat. u. Physiol. 3.
37. Pchakadze, G. M., 1928. Untersuchungen über die Gametogenese bei *Trichoptera*. I. Die Spermatogenese bei *Anabolia sororecula* McLach. und *Limnophilus rhombicus*. Russ. Archiv f. Anat., Histolog. u. Embryolog. 7. (Russisch.)
38. Seiler, J., 1914. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. Zellforsch. 13.
39. — 1917. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. 18.
40. — 1921. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. II. Die Chromosomenzyklen von *Fumea casta* und *Talaeperia tubulosa*. Arch. Zellforsch. 16.
41. — 1922. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. III. Chromosomenkoppelungen bei *Solenobia pineti* Z. Ebenda 16.
- *42. — 1924. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. 31.

43. Seiler, J., 1925. Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. I. Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Arch. d. Klausstiftung f. Vererbungsforsch. 1.
 44. — 1927. Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. Biol. Zentralbl. 47.
 45. — und Haniel, C. B., 1921. Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. 27.
 46. Serebrowski, A. S., 1925. Die Chromosomen und der Mechanismus der Evolution. Journ. de biolog. expérim., Serie B, T. 2. (Russisch.)
 - *47. Stevens, N. M., 1906. Studies on Spermatogenesis. I. and II. Publicat. of the Carnegie Instit. of Washington, No. 36.
 48. Standfuß, M., Handbuch der paläarktischen Groß-Schmetterlinge. Russische Auflage.
 49. Wilson, E., 1925. The Cell in Development and Heredity.
-