

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Abt. H. BAUER, Tübingen

CHROMOSOMENEVOLUTION BEI CHIRONOMUS

II. CHROMOSOMENUMBAUTEN UND PHYLOGENETISCHE BEZIEHUNGEN DER ARTEN

Von

H.-G. KEYL

Mit 24 Textabbildungen und 1 Falttafel

(Eingegangen am 3. Juli 1962)

Die Evolutionsvorgänge an den Speicheldrüsen-Chromosomen bestimmter *Chironomus*-Arten werden an interspezifischen morphologischen Veränderungen zweier Kategorien sichtbar (KEYL 1960 a). 1. An Strukturabwandlungen, über die bereits berichtet wurde (KEYL 1961); 2. an linearen Strukturumbauten, deren Beteiligung an der Chromosomen-evolution nach den Funden von Inversionspolymorphismus bei einigen *Chironomus*-Arten vorausgesehen werden konnte (BAUER 1936, PHILIP 1942, HSU und LIU 1948, MAINX, KUNZE und KOSKE 1953, BEERMANN 1955 a, ACTON 1957 b). Jedoch sind über die interspezifischen Unterschiede der Querscheibenfolgen homologer Chromosomen bisher, mit Ausnahme der beiden *Camptochironomus*-Spezies (BEERMANN 1955) keine Untersuchungen angestellt worden, weil offenbar angenommen wurde, daß dies ohne Bastardierung der betreffenden Arten, d. h. ohne Hilfe der Bastard-Paarungskonfigurationen an den Speicheldrüsen-Chromosomen nicht durchführbar sei. Bastarde lassen sich aber von den untersuchten Arten nicht herstellen, die Mehrzahl von ihnen ist nicht züchtbar, und Versuche der künstlichen Spermienübertragung sind an der Empfindlichkeit der Imagines gescheitert.

Bei der Klärung der taxonomischen Verhältnisse innerhalb der *pseudothummi*-Gruppe im Rahmen der Cytodiagnostik von *Chironomus* (KEYL 1960 b) ergab sich die Möglichkeit, Strukturunterschiede homologer Speicheldrüsen-Chromosomen dreier verschiedener Arten durch morphologische Analyse zu erfassen und dies schließlich auch auf die übrigen cytologisch bekannten Arten auszudehnen. Die Untersuchungen mußten sich jedoch aus technischen Gründen auf diejenigen Chromosomen, bzw. Chromosomenarme beschränken, die über ihre ganze Länge durch markante Differenzierungen in charakteristische Querscheibengruppen und konstante Einschnürungen gekennzeichnet sind. Deshalb wurden die Querscheibenfolgen von nur drei der insgesamt sieben Chromosomenarme analysiert, die der Karyotyp von *Chironomus* mit seinen drei mediokinetischen und einem telokinetischen Chromosom enthält.

Unter diesen Voraussetzungen ist die Aufstellung eines Schemas der phylogenetischen Beziehungen möglich, nach Prinzipien, die zur Klärung der Evolutionsverhältnisse bei dem Inversionspolymorphismus des 3. Chromosoms von *Drosophila pseudoobscura* und *D. persimilis* von STURTEVANT und DOBZHANSKY (1936) eingeführt wurden und die auch bei der Klärung der interspezifischen Zusammenhänge weiterer Artengruppen von *Drosophila* (s. PATTERSON und STONE 1952, STONE, GUEST und WILSON 1960, WASSERMAN 1960, 1962, sowie STONE 1962) erfolgreich angewendet worden sind. Untersuchungen über Chromosomenstrukturunterschiede mit phylogenetischen Aspekten, die durch morphologischen Vergleich an Speicheldrüsen-Chromosomen durchgeführt wurden, haben DUNBAR (1959) bei einer Formengruppe von *Eusimulium aureum* und BASRUR (1959) an sieben Arten von *Prosimulium* unternommen.

Methodik

Die untersuchte Artengruppe umfaßt den Teil der Gattung *Chironomus* MEIG., der von STRENZKE (1959) und KEYL und KEYL (1959), KEYL (1960b, 1961b) nach imaginal- und cytotoxonomischen Gesichtspunkten einer Revision unterzogen wurde. Von den 22 genannten Spezies waren 13 bisher unbekannt und mußten neu beschrieben werden. Die übrigen 9 Arten basieren nomenklatorisch auf den Untersuchungen von THIENEMANN und STRENZKE (1951).

Nach der von GOETHGEBUER (1937) vertretenen Systematik wird die Gattung *Chironomus* in neun Untergattungen aufgeteilt, davon umschreibt der Subgenus *Tendipes* s. s. die hier behandelte Gruppe¹.

Das Chromosomenmaterial für die vorliegenden Untersuchungen stammt von Larven, die im Freiland gesammelt oder aus Freilandgelegen aufgezogen wurden. Die Chromosomenpräparation erfolgte nach den bei KEYL und KEYL (1959) zusammengestellten Methoden. Darüberhinaus wurde eine Technik angewandt, die eine Aufbewahrung fixierten Larvenmaterials über längere Zeit erlaubt.

1. Larven auf Filtrierpapier abtrocknen.

2. Das vordere Drittel (bei kleinen Larven die vordere Hälfte), welches die Speicheldrüsen enthält, mit der Schere abschneiden. Soll die gesamte Larve aufgehoben werden, dann wird sie im Mittelteil angestochen oder angeschnitten.

3. Einlegen des vorderen Stückes oder der gesamten Larve in eine Mischung von 2 Teilen Alkohol 96%, 1 Teil Glycerin bidest., 1 Teil Eisessig. Bei starker Trübung durch das Larvenblut muß die Mischung erneuert werden. Die Aufbewahrung darin ist bis zu 2 Monaten möglich, ohne daß die Präparationsfähigkeit der Chromosomen leidet.

4. Herausnahme der Speicheldrüsen in dem Fixierungsmittel auf hohlgeschliffenem Objektträger (evtl. auf schwarzem Untergrund bei Auflicht).

5. Übertragen in Orcein-Essigsäure-Milchsäure (1% Orcein in einer Mischung von gleichen Teilen Milchsäure offic. und Eisessig). Färbedauer für Hellfeldbeobachtung 15—45 min.

6. Abpräparieren der Zellen in wenig Milchsäure auf dem Objektträger, Entfernen des Sekrets, Auflegen des Deckglases und leichtes Quetschen unter aufgelegtem Filtrierpapier.

¹ Von den 25 Arten, die bei GOETHGEBUER aufgeführt werden, sind vorläufig 9 beibehalten worden; was von dem Rest bestehen bleiben kann, ist noch unklar.

Die Chromosomen färben sich meist wegen geringer Mengen mitübertragenen Farbstoffes etwas nach. Nach 2 Tagen ist die Überführung in Dauerpräparate durch Vereisung (CONGER u. FAIRCHILD 1953) möglich.

Herrn Professor Dr. H. BAUER verdanke ich zahlreiche Ratschläge bei der Gestaltung dieser Arbeit. Herr Professor Dr. K. STRENZKE† hat mir in dankenswerter Weise durch Überlassung des von ihm gesammelten Larvenmaterials und durch Beratung bei systematischen und phylogenetischen Problemen geholfen. Die Herren Dr. K. MÜLLER, SCHLITZ, und Dr. W. WÜLKER, Freiburg, haben mir durch ihre Sammeltätigkeit wertvolle Hilfe geleistet.

Befunde

1. Reziproke Translokation

Die cytologisch bekannten Arten der Gattung *Chironomus* lassen sich fünf Gruppen (Komplexe) zuordnen, die durch bestimmte Kombinationen der Chromosomenarme charakterisiert sind (KEYL 1960 a).

Diese Erscheinung erfordert eine Bezeichnungsweise der Chromosomenarme, die den phylogenetischen Gesichtspunkten entspricht. In der folgenden Zusammenstellung werden die in dem ersten Teil der Cytodiagnostik von *Chironomus* (KEYL und KEYL 1959) angewandten Bezeichnungen der Chromosomenarme mit den neu eingeführten koordiniert.

Art	Tafel Nr. ¹	Chromosomenarm						
		A	B	C	D	E	F	G
<i>annularius</i>	8	1L	1R	2R	2L	3R	3L	4
<i>anthracinus</i>	4	3L	3R	2L	2R	1R	1L	4
<i>cingulatus</i>	13	1R	1L	2L	2R	3L	3R	4
<i>crassimanus</i>	7	3R	2R	1L	1R	1L	2L	4
<i>dorsalis</i>	12	2R	3L	1L	1R	2L	3R	4
<i>halophilus</i>	9	3L	1L	2R	2L	3R	1R	4
<i>luridus</i>	13	3R	2L	1L	1R	3L	2R	4
<i>plumosus</i>	10	1R	1L	2L	2R	3R	3L	4
<i>pseudothummi</i>	11	3R	1L	2L	2R	3L	1R	4
<i>salinarius</i>	6	—	—	—	—	2R	2L	4
<i>striatus</i>	5	—	—	—	—	1R	1L	4
<i>th. thummi</i> und <i>th. piger</i> .	11, 12	1R	1L	2R	2L	3R	3L	4

¹ Vgl. die Tafeln in KEYL und KEYL (1959).

Die unterschiedlichen Chromosomenarm-Rekombinationen müssen als das Ergebnis von reziproken Translokationen eines bestimmten Typs gedeutet werden. Durch die sehr differenzierten Querscheibenstrukturen im mittleren Teil der mediokinetischen Chromosomen kann leicht nachgewiesen werden, daß die Bruchstellen stets in unmittelbarer Nähe der Kinetochoren liegen, so daß nur komplette Chromosomenarme an den Rekombinationen beteiligt worden sind. Dieses Prinzip dürfte auch annähernd für die Fusion des Chromosoms G mit Arm E bei *Ch. commutatus* gelten, die ebenfalls im Rahmen einer reziproken Translokation entstanden sein muß, bei der aber je ein kleines Stück des Chromo-

soms G (Kinetochor) und des Chromosoms E (Telomer) verloren gegangen sein müssen.

Die phylogenetischen Zusammenhänge zwischen den Komplexen lassen sich aus der Annahme ableiten, nach der diejenigen Gruppen sich

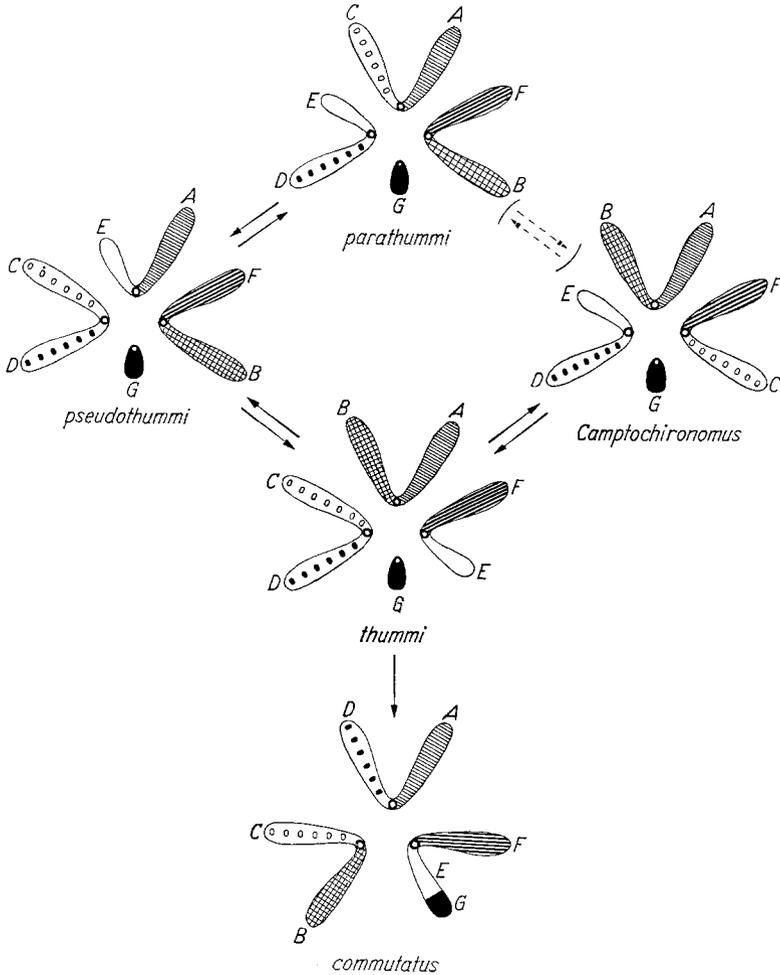


Abb. 1. Schema der reziproken Translokationen und ihrer phylogenetischen Beziehungen bei den cytologisch bekannten Arten von *Chironomus*

am nächsten stehen müssen, die nur durch einen reziproken Translokationsschritt voneinander unterschieden sind (Abb. 1). Über die Evolutionsrichtung der Komplexreihe $thummi \rightleftharpoons pseudothummi \rightleftharpoons parathummi$ ist grundsätzlich keine Aussage zu erwarten. Dagegen ist eine unmittelbare Verbindung zwischen *parathummi* und *Camptochironomus*

aus Gründen, die den Umbau innerhalb der Chromosomenarme betreffen, unwahrscheinlich. Zwischen *commutatus*- und *thummi*-Komplex ist nur eine Entwicklungsrichtung möglich, die durch den Verlust von Teilen des Genoms beim Anbau von *G* an *E* bestimmt wird.

Spontane reziproke Translokationen in Freilandpopulation bestimmter Chironomusarten wurden bisher nur ganz vereinzelt gefunden (*Ch. luridus*, ACTON 1957 b; *Ch. uliginosus*, *Ch. salinarius*, eigene Beobachtungen). In jedem dieser drei Fälle handelt es sich um Rekombinationen



Abb. 2. Reziproke Translokation bei *Ch. annularius*. Rekombination der kompletten Chromosomenarme CD, EF → DE, CF. → Kinetochoren

von Armstücken, die jeweils nur an einer einzigen Larve der untersuchten Population festgestellt werden konnte. Das einzige Beispiel einer Translokation, deren Vererbung über einen längeren Zeitraum (bisher 2 Jahre) beobachtet wurde, ist in einer Massenzucht von *Ch. annularius* aufgetreten. Es ist eine Rekombination kompletter Chromosomenarme, bei der die für den *thummi*-Komplex typischen CD- und EF-Chromosomen zu CF- und DE-Chromosomen umgebaut worden sind (Abb. 2). Im homozygoten Zustand ist diese Chromosomenmutante nicht lebensfähig; die Heterozygoten zeigen eine deutliche Vitalitätsminderung, können sich aber unter den Voraussetzungen der Laboratoriumszucht gegenüber den Normalen durchsetzen.

2. Umbauten innerhalb der Chromosomenarme A, E, F

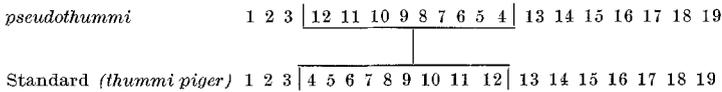
Standardanordnung der Querscheiben. Die Beschreibung der linearen Umbauten innerhalb der Chromosomenarme stützt sich auf die Querscheibenfolge der Chromosomenarme A, E, F von *Ch. thummi piger* als Standard. Eine zweckmäßige Einteilung der Chromosomenabschnitte

mit Bezeichnungen für jede bei Hellfeldbeobachtungen identifizierbare Querscheibe wurde neu eingeführt und ist aus Tafel I zu ersehen. Die Chromosomenarme A und E dieser Tafel geben die Verhältnisse bei *Ch. th. piger* wieder. Der abgebildete Arm F stammt von *Ch. halophilus*; er unterscheidet sich zwar durch Inversion der Abschnitte 11—15 von dem Standard, ist in seiner Gestalt und Querscheibenausprägung aber typischer als bei *Ch. th. piger*.

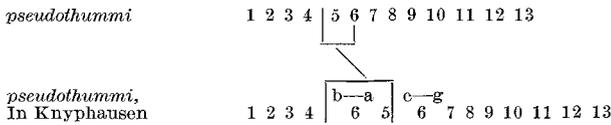
Pseudothummi-Komplex (9 Spezies)

Chromosomenarmkombinationen: AE, BF, CD, G.

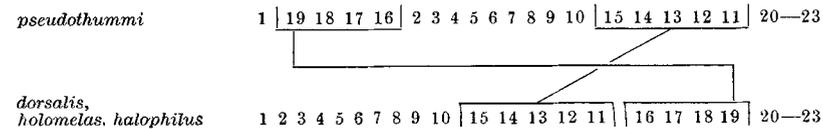
Ch. pseudothummi STR. Chromosomenarm A: Von der Standardanordnung durch die Inversion der Abschnitte 4—12 unterschieden (Abb. 3 b).



Chromosomenarm E: Standardanordnung (Abb. 4 a). Bei der Population Knyphausen wurde in den Abschnitten 5 a—6 b ein Inversionspolymorphismus gefunden (s. KEYL u. KEYL 1959, Tafel 11).



Chromosomenarm F: Zur Standardanordnung besteht keine unmittelbare Ableitungsmöglichkeit; die invertierte Anordnung von 15—11 weist auf Beziehungen zu F von *dorsalis*, *holomelas* und *halophilus* hin (s. S. 475). Übergangsformen, welche die Verlagerung des Stücks 16—19 schrittweise veranschaulichen könnten, sind nicht bekannt (Abb. 5 a).



Das untersuchte Material aus den Populationen Dammsberg und Falkau war inversionsfrei. Inversionspolymorphismus in Chromosom G wurde bei der Population Knyphausen festgestellt.

Fundorte: Moortümpel im Knyphauser Wald (Ostfriesland); Tümpel im Burgwald bei Marburg a. d. Lahn; Quelltümpel in Falkau (Schwarzwald).

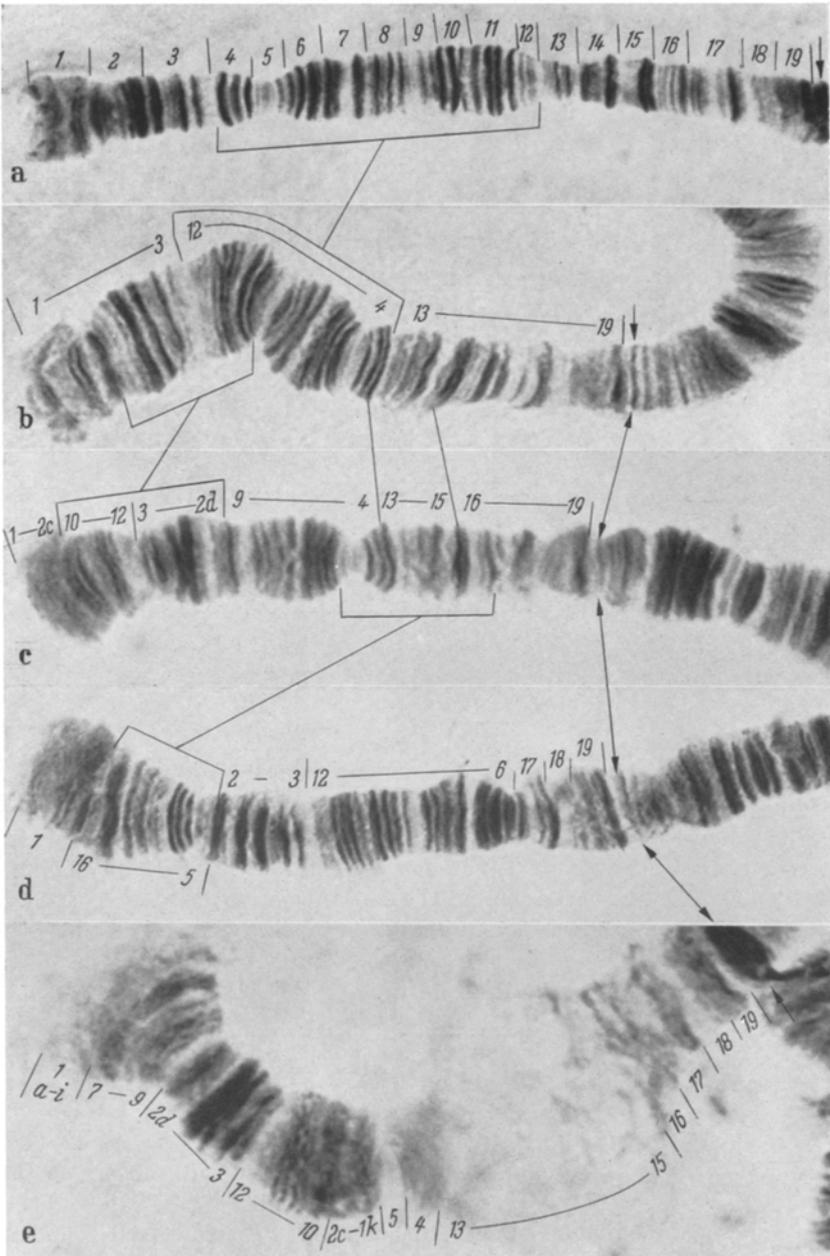


Abb. 3a—e. Chromosomenarm A. a *Ch. th. piger*. b *Ch. pseudothummi*. c *Ch. holomelas*. d *Ch. acidophilus*. e *Ch. crassimanus*

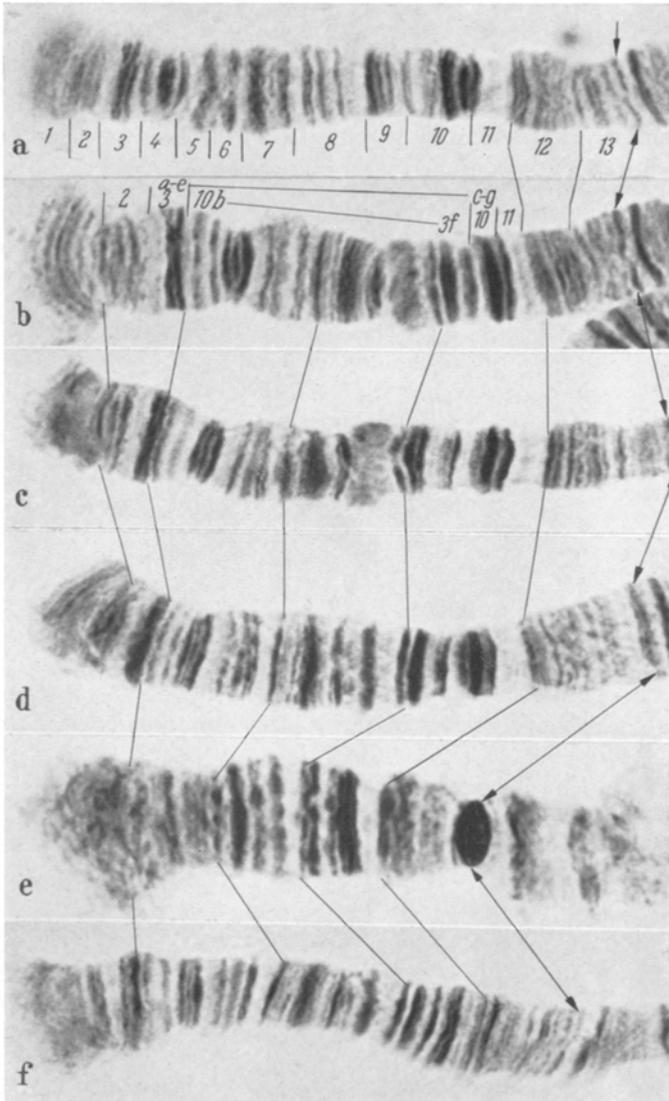


Abb. 4a—f. Chromosomenarm E. a *Ch. pseudothummi*. b *Ch. uliginosus*. c *Ch. luridus*. d *Ch. halophilus*. e *Ch. crassimanus*. f *Ch. acidophilus*

Ch. acidophilus KEYL. Chromosomenarm A: Die invertierte Lage der Abschnitte 12—6 und die Nachbarschaft der Abschnitte 3 und 12 deuten auf Beziehungen zu *pseudothummi*. Der Unterschied besteht in der Verlagerung der Abschnitte 5—16 zwischen 1 und 2 (Abb. 3d).

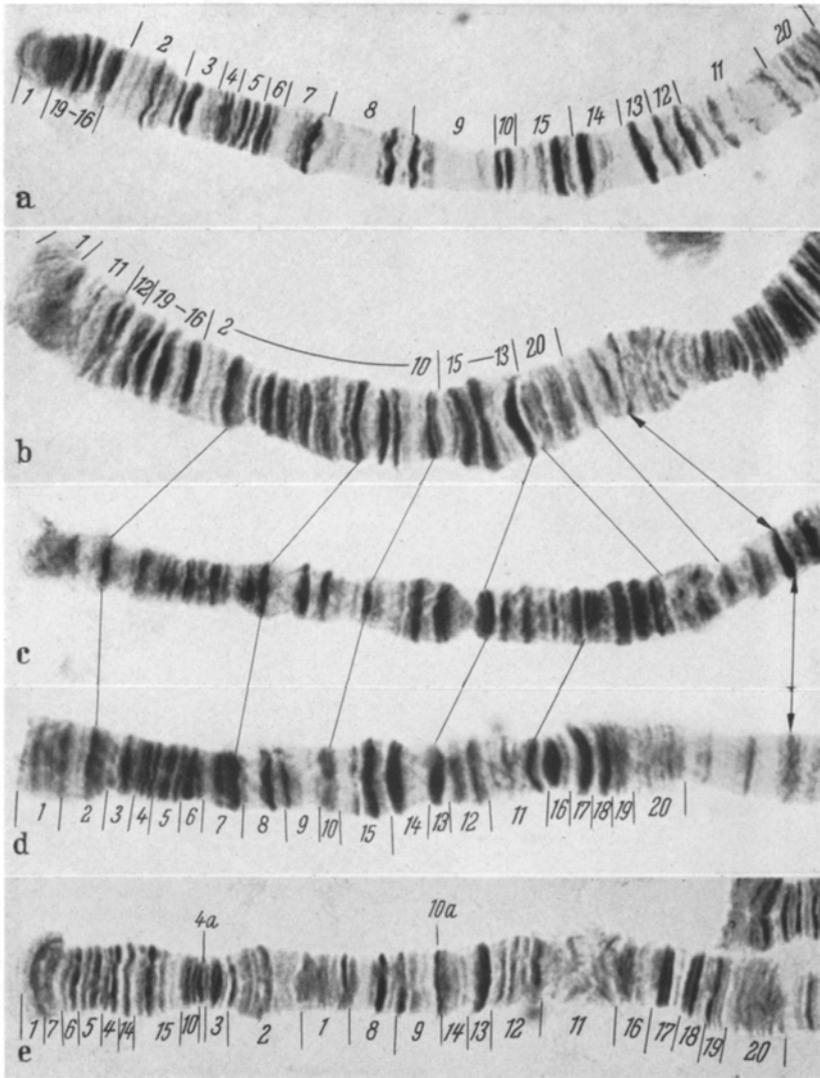


Abb. 5a—c. Chromosomenarm F. a *Ch. pseudothummi*. b *Ch. acidophilus*. c *Ch. dorsalis*.
d *Ch. halophilus*. e *Ch. uliginosus*

Zwischen den Querscheiben 10g und 1e liegen zwar sämtliche Strukturen, die für Abschnitt 11 der Standardanordnung angegeben sind (Falttafel), doch könnte die auf 3e proximal folgende blasse Querscheibe, die auf der Chromosomenkarte nicht verzeichnet ist, genauso gut zu 11 gehören wie zu 12. Diese Unklarheit wird offenbar durch Struktur-

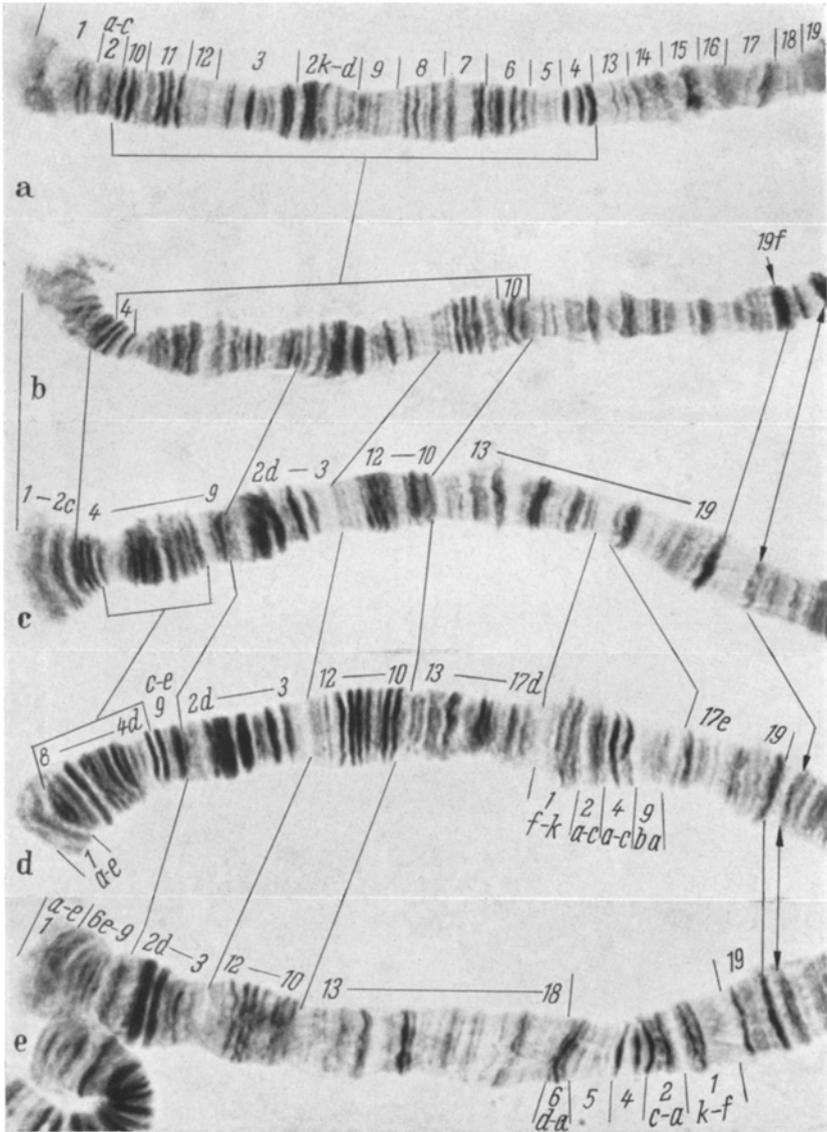
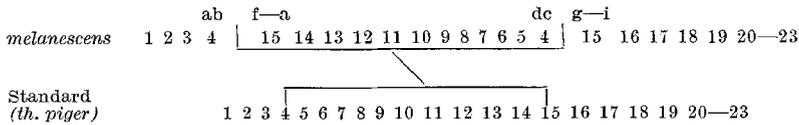


Abb. 6a—e. Chromosomenarm A. a *Ch. melanescens*. b *Ch. dorsalis*. c *Ch. luridus*. d *Ch. uliginosus*. e *Ch. halophilus*

abwandlungen hervorgerufen, die in diesem Chromosomenbereich auch von anderen Arten her bekannt sind (KEYL 1961 a).

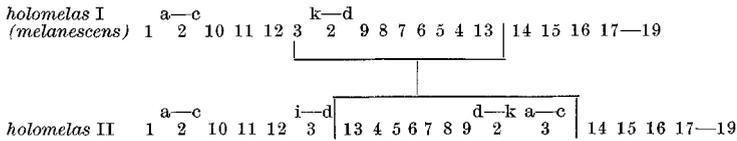
Chromosomenarm F: Von der Standardanordnung durch Inversion der Abschnitte 4c—15f unterschieden (Abb. 8b).



In dem untersuchten Material aus zwei Populationen wurde kein Inversionspolymorphismus beobachtet.

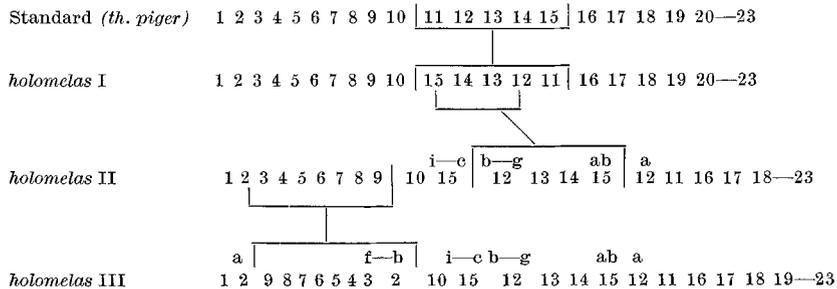
Fundorte: Dümmer-See, überschwemmte Uferzone; Teich südlich Clausthal-Zellerfeld.

Ch. holomelas STR.¹. Chromosomenarm A: Mit *melanescens* übereinstimmend (Abb. 3 c). Der beobachtete Inversionspolymorphismus umfaßt die Abschnitte 3 c—13.



Chromosomenarm E: Mit der Standardanordnung (*th. piger*) übereinstimmend (Abb. 7 b). Eine Abweichung vom Chromosomenphänotyp bei *th. piger* besteht in der geringeren Breite des Abschnitts 11. Die für die Standardanordnung festgelegten Querscheiben in Abschnitt 11 sind bei *holomelas* nicht alle zu erkennen. Eine auffällige Dehnung zwischen den Querscheiben besitzt das Chromosom in Abschnitt 12 (Strukturabwandlung, s. KEYL 1961, Abb. 11).

Chromosomenarm F: Der Strukturtyp I unterscheidet sich von der Standardanordnung durch Inversion der Abschnitte 11—15 (Abb. 8 a). Der in der distalen Hälfte des Chromosomenarms beobachtete Inversionspolymorphismus betrifft die getrennt voneinander liegenden Stücke 12 b bis 15 b (Strukturtyp II) und 2 b—9 (Strukturtyp III). Alle möglichen Kombinationen der Strukturtypen wurden aufgefunden.



¹ Siehe Fußnote S. 472.

Fundorte: Harz (Hochmoor am Torfhaus, Moorgräben und Waldgräben am Acker)¹.

Ch. dorsalis MEIG. Die Kinetochorregionen der drei mediokinetischen Speicheldrüsen-Chromosomen sind durch auffallend dicke Querscheiben markiert.

Chromosomenarm A: Die Reihenfolge der Abschnitte 2, 3, 12—10, 13—19 deuten auf Beziehungen zu *melanescens* und *holomelas*. Der

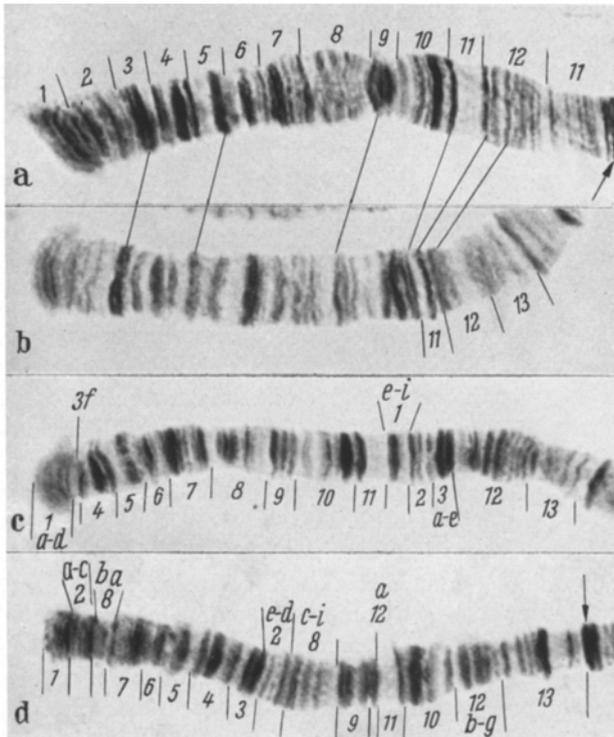
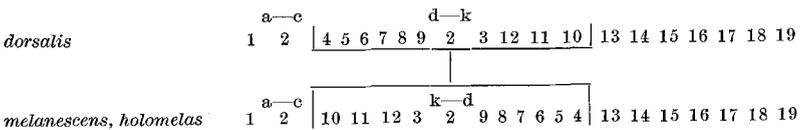


Abb. 7 a—d. Chromosomenarm E. a *Ch. th. piger*. b *Ch. holomelas*. c *Ch. melanescens*. d *Ch. dorsalis*

Unterschied zu diesen Arten besteht in der invertierten Anordnung der Abschnitte 4—10 (Abb. 6b).



¹ Mit Hilfe der Speicheldrüsen-Chromosomen als *Ch. holomelas* identifiziert wurden Larven, die Herr Prof. BAUER aus einem „rockpool“ in den Schären bei Tvärminne (Finnland) gesammelt und mir freundlicherweise zur Untersuchung überlassen hat.

Chromosomenarm E: Strukturfolge-Beziehungen lassen sich nur zur Standardanordnung finden. Der Unterschied besteht in Inversionen der getrennt voneinander liegenden Abschnitte 2d—8b und 10—12a (Abb. 7d).

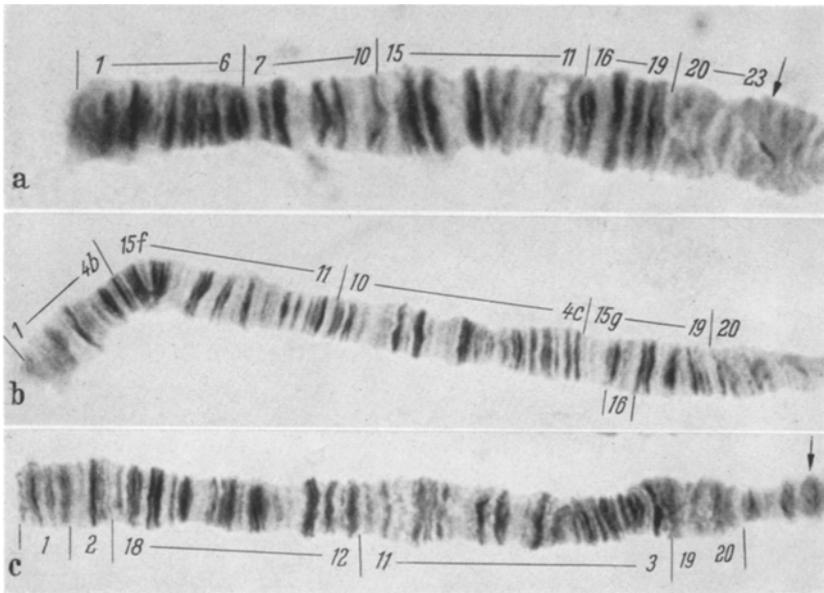
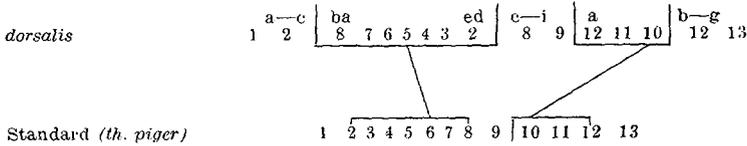


Abb. 8a—c. Chromosomenarm F. a *Ch. holomelas*. b *Ch. melanescens*. c *Ch. parathummi*

Der proximale Teil von Abschnitt 13 ist durch eine Strukturabwandlung gegenüber dem Standard *th. piger* verändert.

Chromosomenarm F: Mit *holomelas* übereinstimmend (Abb. 5c).

Die Chromosomen sämtlicher untersuchter Larven aus drei Populationen waren inversionsfrei.

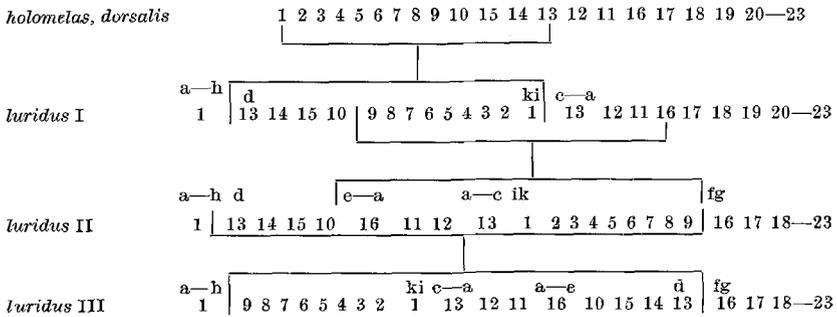
Wie bereits bei KEYL u. KEYL (1959) erörtert, ist diese Art nicht mit dem *Ch. dorsalis* identisch, der von BAUER (1936), PHILIP (1942), MAINX, KUNZE u. KOSKE (1953) und ACTON (1957a) bearbeitet wurde.

Fundorte: Krefeld; Harz, Torfhaus, Teufelsloch. Sämtliche Populationen befanden sich in Wegpfützen.

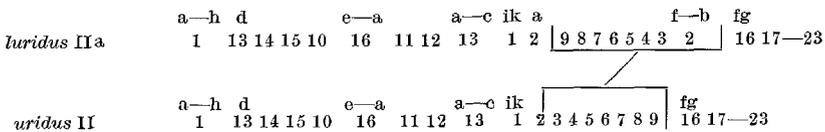
Ch. luridus STR. Chromosomenarm A: Mit *dorsalis* übereinstimmend (Abb. 6c).

Chromosomenarm E: Mit *acidophilus* übereinstimmend (Abb. 4c). Querscheibe 5c ist gewöhnlich als auffälliger „puff“ entwickelt.

Chromosomenarm F: Von den zahlreichen bekannten Strukturformen dieses Chromosomenarms (ACTON 1957) wurden vier gefunden (Abb. 9). Strukturtyp I unterscheidet sich von *holomelas* und *dorsalis* durch die invertierte Anordnung der Strecke 1i—13d. Daran gliedern sich zwei weitere Inversionsschritte, Strukturtyp II mit der Inversion 9—16e und Strukturtyp III mit der Inversion 13d—9. Abb. 9a zeigt die Heterozygotie der Strukturformen I/II, Abb. 9b diejenige von II/III. Die von BAUER (1936) und MAINX, KUNZE u. KOSKE (1953) beschriebene Heterozygotie I/III wurde nicht gefunden.



In Ostfriesland ist ein Strukturtyp häufig, der sich von II durch die Inversion 2b—9 ableitet (Abb. 9b, c).



Fundorte: In Tümpeln und Teichen mit Fallaub, flache Uferzone kleinerer Seen.

Es ist möglich, daß für das Untersuchungsgebiet (Nordwestdeutschland) eine geographische Gliederung der Inversionstypen besteht, von deren Vorkommen in England ACTON (1957a) berichtet hat. Die Strukturtypen F I und II wurden in der norddeutschen Tiefebene gefunden, F II und III in Eifel, Werragebiet, Wesergebirge und Nordhessen.

Ch. halophilus KIEFF. Chromosomenarm A: Die lineare Folge der Abschnitte 3, 12—10, 13—18 des Strukturtyps I ist ähnlich wie bei *dorsalis* und *luridus*; wegen der distalen Verlagerung der Abschnitte 6e—9 und der Verlagerung der Abschnitte 1f—2c, 4—6d zwischen 18

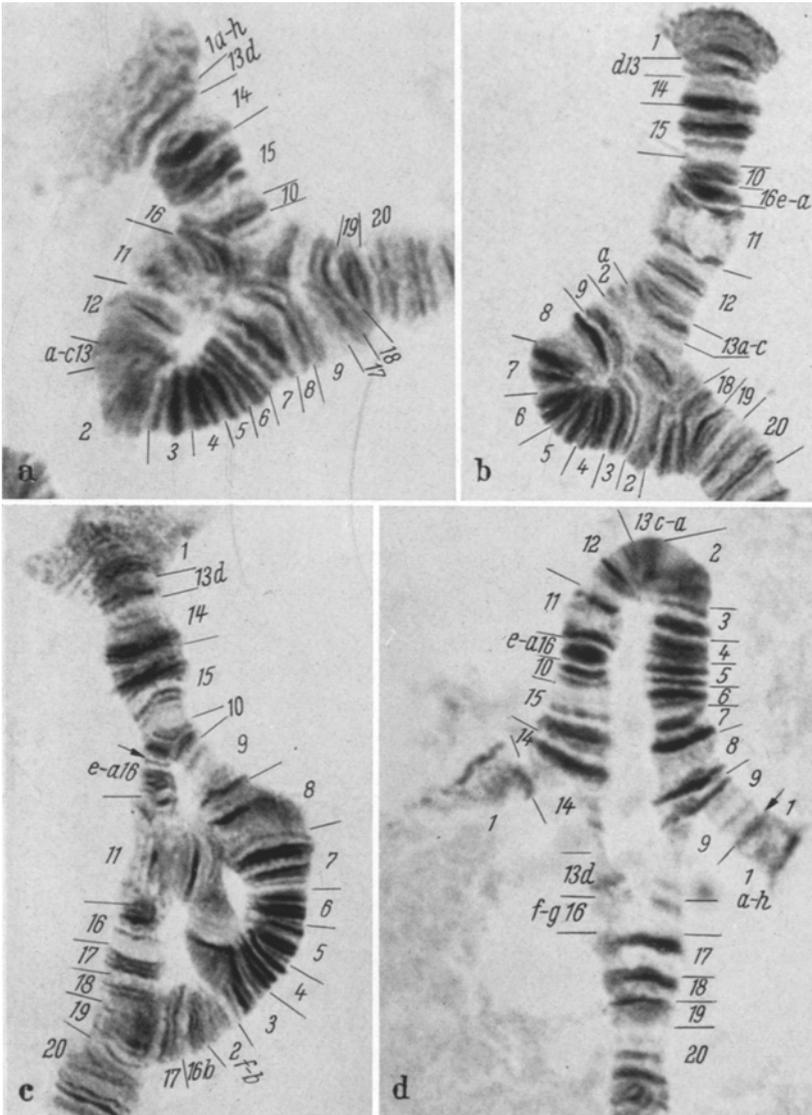


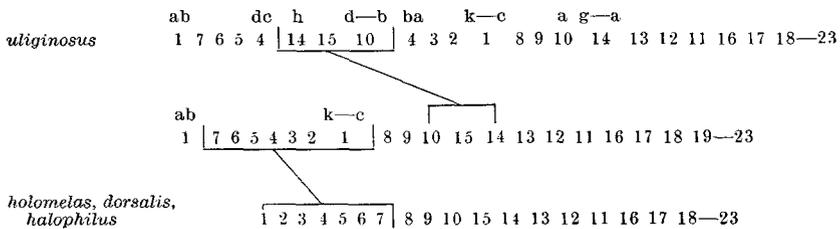
Abb. 9a—d. Inversionspolymorphismus in Chromosomenarm F von *Ch. luridus*. a Strukturtypen I/II. b Strukturtypen II/IIa. c Strukturtypen I/IIa. d Strukturtypen II/III

und 19 ist eine Überleitung zu diesen Arten nur über zwei Inversions-schritte möglich (Abb. 6e). Der in allen untersuchten Populationen beobachtete Inversionspolymorphismus betrifft das lange subterminale Stück 1c—14h.

geworden waren und damit ein einleuchtender Anschluß im Aufbau der Chromosomenarme A von *dorsalis*, bzw. *luridus* an *pseudothummi* hergestellt werden konnte. In diesem Zusammenhang ist die bei KEYL (1960 b) für Arm A von *uliginosus* angewendete Deutung der Strukturfolge an zwei Stellen revisionsbedürftig geworden.

Chromosomenarm E: Mit *acidophilus*, *luridus* und *halophilus* übereinstimmend (Abb. 4 b). Die Querscheibe 5 c ist wie bei *luridus* als „puff“ entwickelt.

Chromosomenarm F: Die lineare Folge der Abschnitte 10 und 15, sowie der Abschnitte 13—11, 16—23 zeigen Ähnlichkeiten mit *holomelas*, *dorsalis* und *halophilus* (Abb. 5 e). Der Unterschied besteht in der Inversion des Stücks 1 c—7 und dem invertierten Einbau des Abschnitts 14 h—10 b zwischen 4 b und c. Die Zahl der hierzu erforderlichen Umbauschritte bleibt offen, doch ist mit wenigstens zwei zu rechnen.



Ch. uliginosus ist imaginal von *pseudothummi* und *acidophilus* nicht sicher zu unterscheiden. Die Art wurde auf Grund ihrer cytologischen Differenzierungen aufgestellt (KEYL 1960 b).

Fundorte: Moorteiche bei Sehestedt, Wiesmoor, Upjever Forst (Ostfriesland); mooriger Waldteich am Christenberg (Burgwald bei Marburg a. d. Lahn). Teich in Falkau (Schwarzwald).

Ch. crassimanus STR. Die Kinetochorregionen aller vier Speicheldrüsen-Chromosomen sind durch Heterochromatinblöcke von blasiger Struktur markiert. Die Chromosomen sind an diesen Stellen zu zweien oder mehreren miteinander verklebt (KEYL u. KEYL 1959).

Chromosomenarm A: Wegen der unklaren Querscheibenstrukturen können Angaben nur mit Vorbehalten gemacht werden. Sicher zu erkennen ist die Folge der Abschnitte 2, 3, 12—10; sie deutet auf Ähnlichkeiten mit *pseudothummi*. Dafür spricht außerdem die Lage der Abschnitte 4, 5 distal von 13. Da die in der verbreiterten Endregion liegenden Querscheiben wahrscheinlich zu den Abschnitten 7—9 gehören, kann eine Verbindung zu *holomelas* und *melanescens* über die Inversion 1 k—7 hergestellt werden. Für die zwischen den Abschnitten 10 und 5 liegenden Strukturen ergibt sich dann zwangsweise eine Deutung (Abb. 3 e).

<i>crassimanus</i>	a-i	d-k	c-a k	
	1	7 8 9	2 3 12 11 10	2 1
		6 5 4 13 14 15 16 17 18 19		
<i>melanescens, holomelas</i>	a-c	k-d		
	1 2	10 11 12 3	2	9 8 7
		6 5 4 13 14 15 16 17 18 19		

In Abschnitt 15 liegt ein großer Nukleolus.

Chromosomenarm E: Mit *acidophilus*, *luridus*, *halophilus* und *uliginosus* übereinstimmend (Abb. 4e).

Chromosomenarm F: Wegen unklarer Querscheibenstruktur nicht analysierbar.

Fundort: Schwefelsaurer Tonteich bei Reinbek.

thummi-Komplex (10 Spezies)

Chromosomenarm-Kombinationen: AB, CD, EF, G.

Ch. th. piger STR. Chromosomenarm A: Standardanordnung (Abbildung 3a, Falttafel).

Chromosomenarm E: Standardanordnung (Abb. 7a, Falttafel).

Chromosomenarm F: Standardanordnung (Abb. 12d).

Fundorte: Stehende Gewässer in der Norddeutschen Tiefebene, mit und ohne Abwassercharakter. Die Verbreitung scheint sich südlich bis zum Nordrand der Mittelgebirge zu erstrecken (Fundorte: Wesergebirge, Krefeld).

Die Art ist unter den von STRENZKE (1959) angegebenen Bedingungen züchtbar.

Ch. thummi thummi KIEFF. Die Kinetochorregionen sind bei den Chromosomen AB und EF durch Anschwellungen des Chromosomenkörpers und dicke Querscheiben, bei Chromosom CD durch ein blockartiges Querscheibenaggregat markiert. Das telokinetische Chromosom G ist am kinetochortragenden Ende trichterförmig verbreitert (KEYL und KEYL 1959, Tafel 14).

Chromosomenarm A: In den Abschnitten 1—13 wie bei *th. piger*. Abschnitte 14—19 in proximaler Richtung mit zunehmend starken Strukturabwandlungen (s. KEYL 1957).

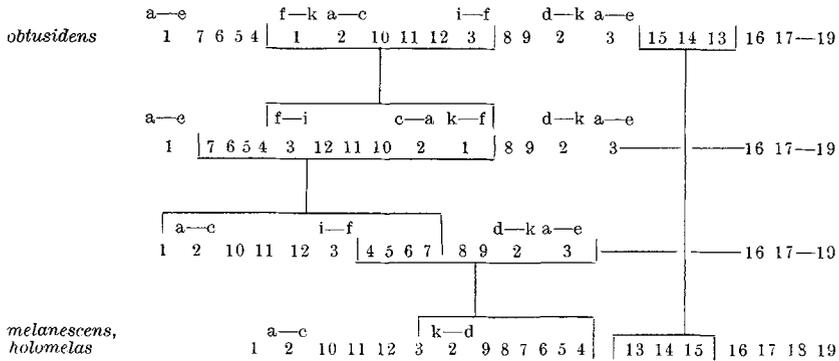
Chromosomenarm E: In den Abschnitten 1—11 wie bei *th. piger*. Abschnitte 12 und 13 in proximaler Richtung mit zunehmend starken Strukturabwandlungen (s. KEYL 1957).

Chromosomenarm F: In den Abschnitten 1—19 wie bei *th. piger*. Abschnitte 20—23 in proximaler Richtung zunehmend starke Strukturabwandlungen (s. KEYL 1957).

Fundorte: Im norddeutschen Flachland vorwiegend in stehenden und fließenden Gewässern mit Abwassercharakter. Südlich ohne klar erkennbare Spezialisierung überall verbreitet.

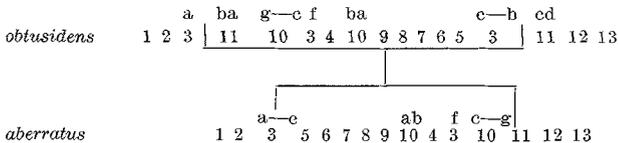
Züchtbar. Unter Laboratoriumsbedingungen bastardieren beide Subspezies von *Ch. thummi* (KEYL u. STRENZKE 1956). In gemischten Freilandpopulationen wurden Bastarde nicht beobachtet.

Ch. obtusidens GOETGH. Chromosomenarm A: Der Aufbau weicht sowohl von der Standardanordnung als auch von anderen bekannten Strukturtypen dieses Chromosomenarms weitgehend ab. Außer der invertierten Folge der Abschnitte 13—15 sind komplizierte Zusammenstellungen der Abschnitte im distalen Bereich des Arms vorhanden. Die Reihenfolge der Abschnitte 2a—c, 10, 11, 12, 3c—f und 8, 9, 2d—k, 3a—e lassen auf Beziehungen zu *melanescens* und *holomelas* schließen. Eine Überleitung zu diesen Arten ist jedoch nur über drei aufeinanderfolgende Inversionsschritte möglich (Abb. 10c).



Der Phänotyp des Abschnitt 4 ist durch eine charakteristische Strukturabwandlung umgebildet (s. KEYL 1961a).

Chromosomenarm E: Unmittelbare Beziehungen zu einer der Strukturfolgen aus dem *pseudothummi*-Komplex oder zur Standardanordnung bestehen nicht. Von *aberratus* (s. S. 485) durch Inversion der Abschnitte 3b—11b unterschieden (Abb. 11b).



Chromosomenarm F: Von der Standardanordnung durch Inversion der aneinanderstoßenden Abschnitte 2—9 und 10—17 unterschieden. Außerdem sind beide Doppelscheiben von Abschnitt 10 zwischen 19c und 19d eingebaut (Abb. 12e).

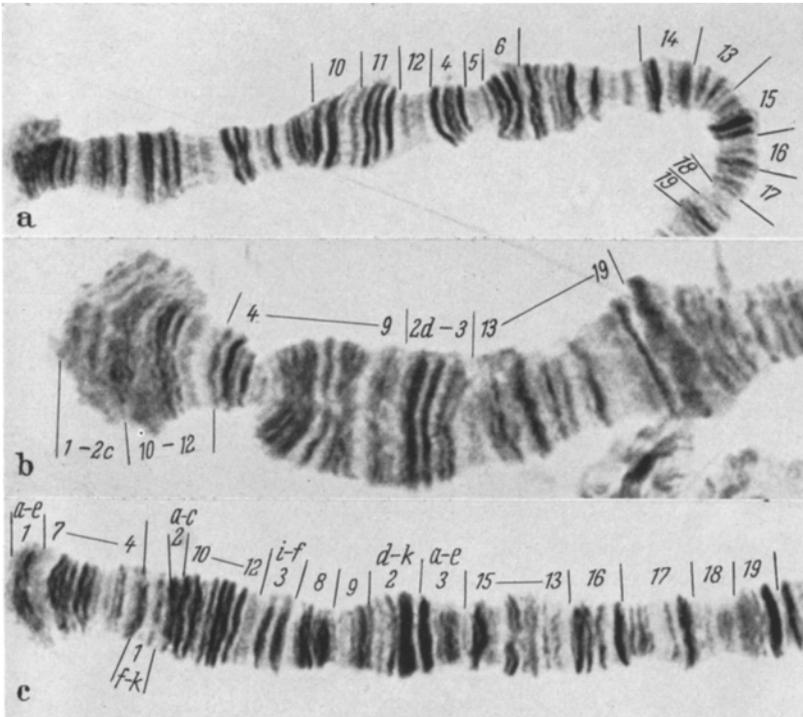
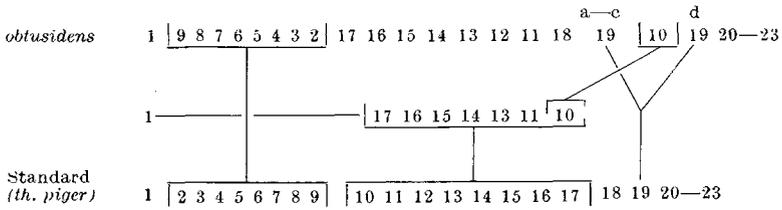


Abb. 10a—c. Chromosomenarm A. a *Ch. parathummi*. b *Ch. aberratus*. c *Ch. obtusidens*

Über die Strukturabwandlung in Abschnitt 2 s. KEYL (1961 a).

Fundorte: Lehmdermoor bei Oldenburg (Fischzuchtteich); Edersee (flache Uferregion); Eckertalsperre (Harz); Dümmer-See (überschwemmte Uferregion).

In den Populationen Lehmdermoor und Eckertalsperre wurde die männlich geschlechtsgebundene Inversion der Abschnitte 13—16d gefunden, die von einem Heterochromatin-Positionseffekt begleitet ist (KEYL 1961 a).

Ch. aberratus STR. Chromosomenarm A: Die distale Lage der Abschnitte 10—12 hat Ähnlichkeit mit *melanescens* und *holomelas*. Der

Unterschied besteht in der invertierten Anordnung der Abschnitte 3—4 (Abb. 10 b).

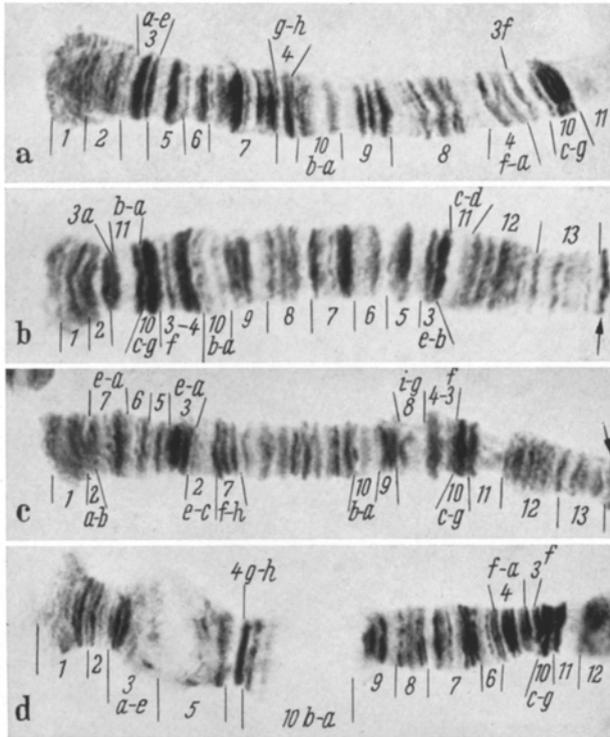
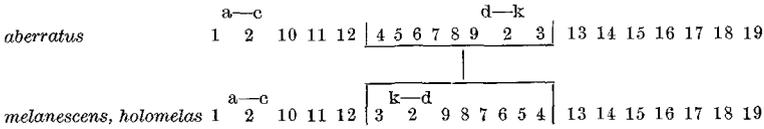
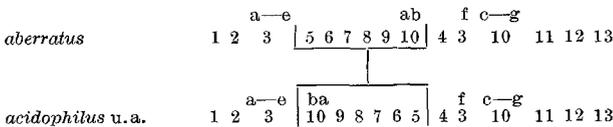


Abb. 11a—d. Chromosomenarm E. a *Ch. nuditaris*. b *Ch. obtusidens*. c *Ch. parathummi*. d *Ch. annularius*

Chromosomenarm E: Von der bei *acidophilus*, *luridus*, *halophilus*, *uliginosus* und *crassimanus* vorkommenden Strukturfolge durch Inversion der Abschnitte 5—10 b unterschieden (Abb. 13 a).



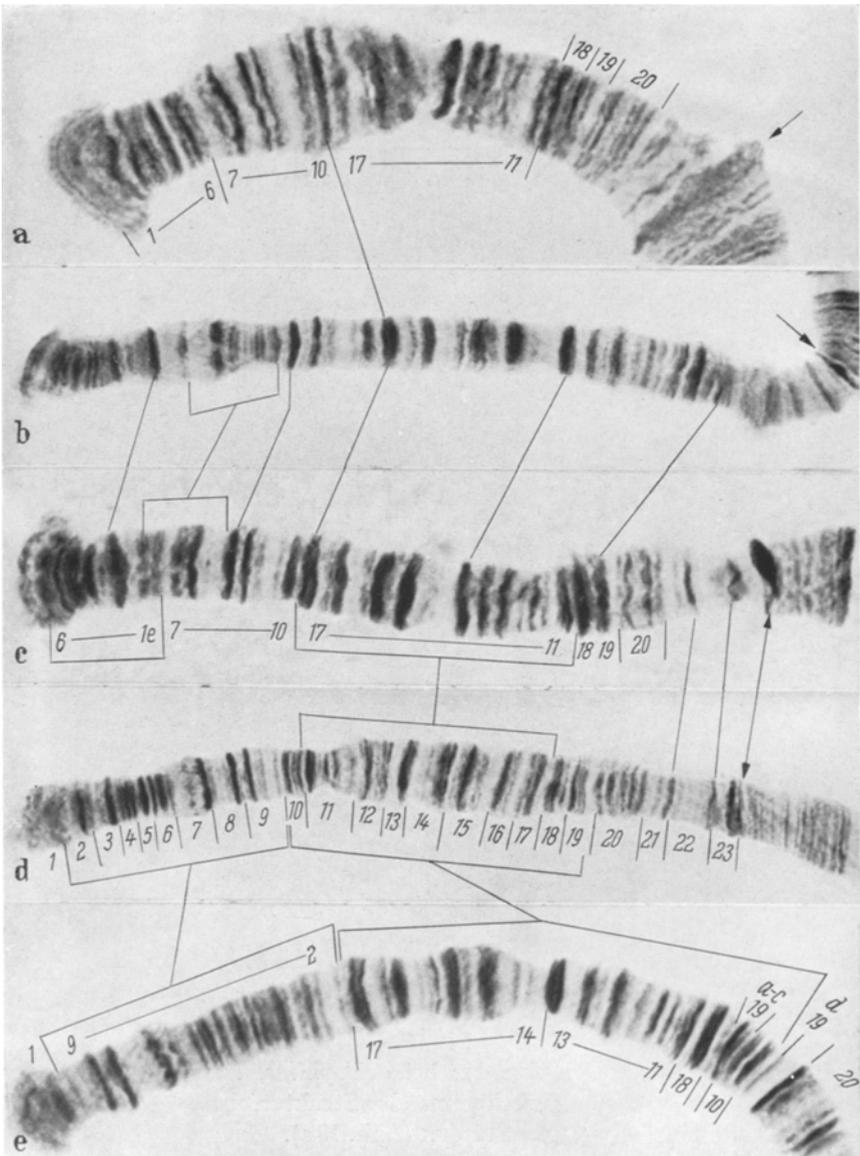
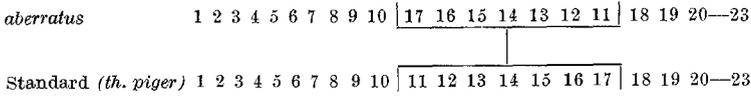


Abb. 12a—e. Chromosomenarm F. a *Ch. aberratus*. b *Ch. nudatarsis*. c *Ch. plumosus*. d *Ch. th. piger*. e *Ch. obtusidens*

Chromosomenarm F: Von der Standardanordnung durch Inversion der Abschnitte 11—17 unterschieden (Abb. 12a).



Fundort: Teich in Falkau (Schwarzwald).

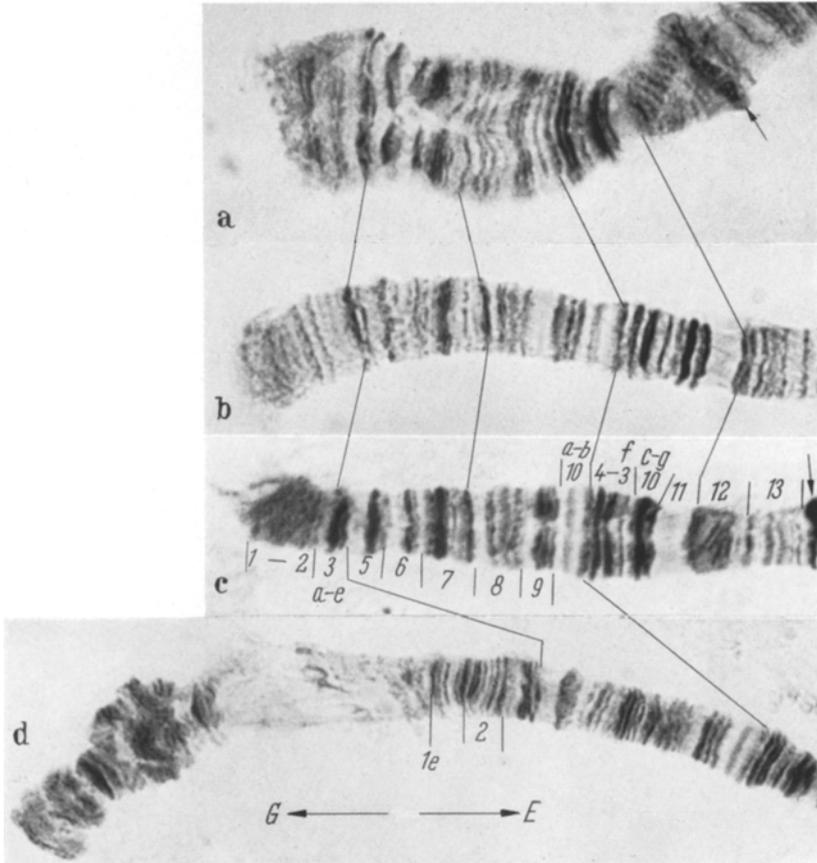
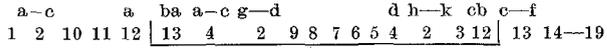


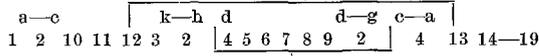
Abb. 13a—d. Chromosomenarm E. a *Ch. aberratus*. b *Ch. cingulatus*. c *Ch. plumosus*. d *Ch. commutatus*

Ch. plumosus L. Chromosomenarm A: Die drei bisher bekannt gewordenen Strukturformen des Chromosomenarms unterscheiden sich voneinander durch Inversionen, die auch heterozygot in allen Kombinationsmöglichkeiten beobachtet wurden. Strukturtyp I unterscheidet sich von *melanescens* und *holomelas* durch Inversion der Abschnitte 2g bis 4d (Abb. 13 a, b, 15d).

plumosus II
(Abb. 14b, 15d)



plumosus I
(Abb. 14a)



melanescens,
holomelas

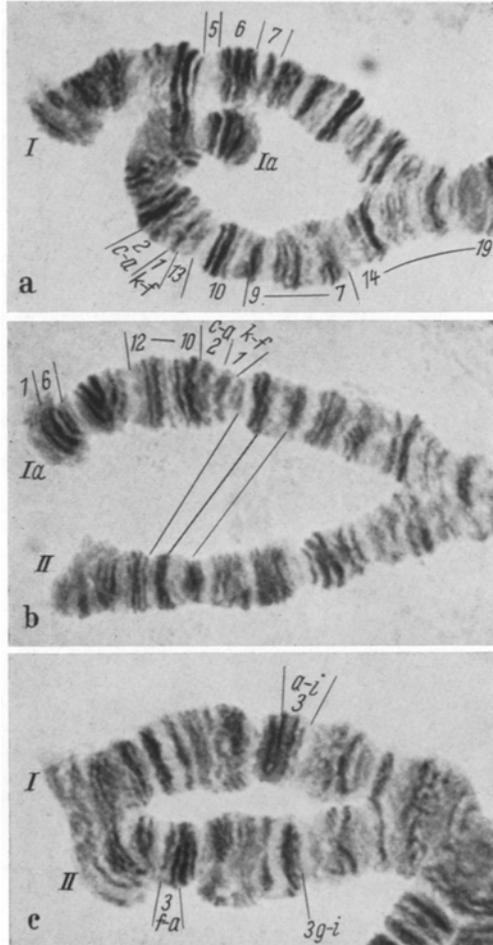
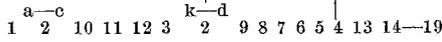
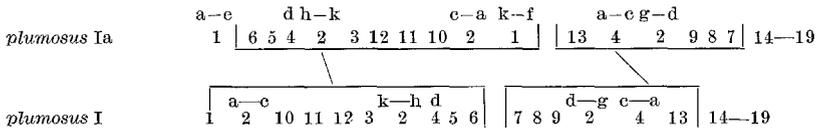


Abb. 14a—c. Inversionspolymorphismus in Chromosomenarm A. a *Ch. plumosus*, Strukturtypen I/Ia. b *Ch. plumosus*, Strukturtypen Ia/II. c *Ch. anthracinus*, Strukturtypen I/II

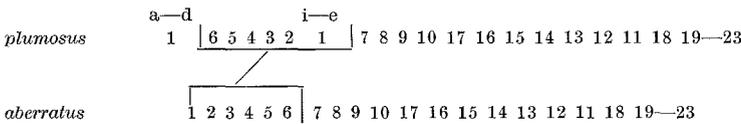
Die in Norddeutschland verbreitete Tümpelform besitzt ausschließlich den Strukturtyp II. Ein weiterer Strukturtyp (Ia) unterscheidet sich von I durch zwei aneinanderstoßende Inversionen (Abb. 14a, b).



ACTON (1957 b) fand die Heterozygotie Ia/II männlich geschlechtsgebunden. In der einzigen selbst untersuchten Population mit den gleichen Inversionsverhältnissen (Immerrather Maar) war dies nicht zutreffend.

Chromosomenarm E: Mit *aberratus* übereinstimmend (Abb. 13 c).

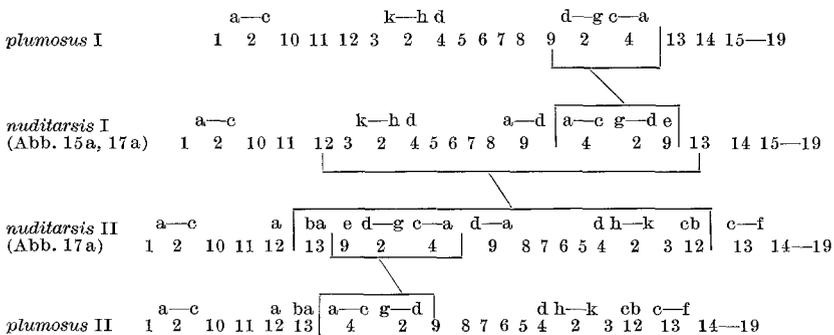
Chromosomenarm F: Die Lage der Abschnitte 11—17 entspricht den Verhältnissen bei *aberratus*, unterschiedlich ist die invertierte Anordnung der Abschnitte 1 e—6 im distalen Armteil (Abb. 12 c).



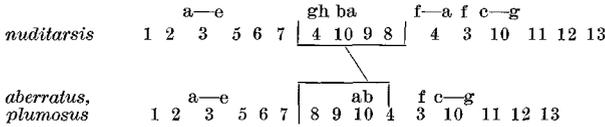
Fundorte: Teichform (Form Dangast, STRENZKE 1959). Weidetümpel und Gräben mit Abwassercharakter in Ostfriesland, Schloßgraben in Jever, Grachte in Rinteln. Populationen mit Inversionspolymorphismus in A: Edersee (22—37 m Tiefe); Chiemsee (6 m Tiefe); Immerrather Maar (3 m Tiefe).

Nur die Gelege der Teichform lassen sich nach der üblichen Methode (Zellstoff und Brennesselpulver) aufziehen.

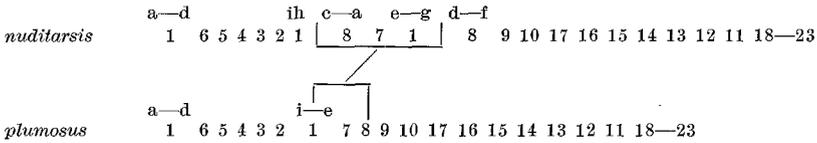
Ch. nuditaris STR. Chromosomenarm A: Beide beobachteten Strukturtypen stimmen mit *plumosus* I und II überein mit Ausnahme der invertierten Anordnung des kleinen Stücks 9 e—4 a (Abb. 15 a, 17 a).



Chromosomenarm E: Von *aberratus* durch die Inversion 4 g—8 unterschieden (Abb. 11 a).



Chromosomenarm F: Von *plumosus* durch die Inversion des kleinen Stücks 1g—8c unterschieden (Abb. 12b).



Daß die relativ geringfügigen Strukturunterschiede an den Speicheldrüsen-Chromosomen von *nuditarsis* und *plumosus* Merkmale selbständiger Arten repräsentieren, ließ sich in einer Population nachweisen (Jever Schloßgraben), in der beide Arten vorkommen, ohne zu bastardieren.

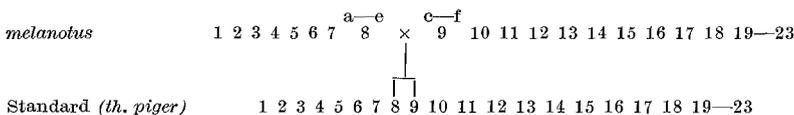
Fundorte: Lehmdermoor bei Oldenburg, Fischzuchtteich; Jever, Schloßgraben; Aue bei Rinteln, Mühlenstauwerk; Okertalsperre, Niedrigwasser 1959; Schlitz (Hessen), Mühlenstauwerk.

Ch. melanotus STR. Kinetochoorregionen der Speicheldrüsen-Chromosomen AB, EF, G durch voluminöse, blasige Heterochromatinblöcke, bei Chromosom CD durch eine auffallend dicke Querscheibe markiert (KEYL 1961 b).

Chromosomenarm A: Mit *plumosus* I übereinstimmend (Abb. 15 b).

Chromosomenarm E: Wegen der artspezifisch starken Kontraktion dieses Chromosomenarms ist eine Strukturanalyse nicht genau durchführbar. Es liegen Anzeichen vor, daß die Querscheibenfolge mit der von *plumosus* identisch ist.

Chromosomenarm F: Mit der Standardanordnung übereinstimmend mit Ausnahme der Strukturabwandlung in den Abschnitten 8—9, auf die bereits bei KEYL (1961 a) eingegangen wurde. Am Phänotyp des Chromosomenarms erscheint die Strukturabwandlung als Deletion des Stückes 8f—9b (Abb. 16 a).



Fundorte: Albugen, toter Werraarm; Falkau, Teich.

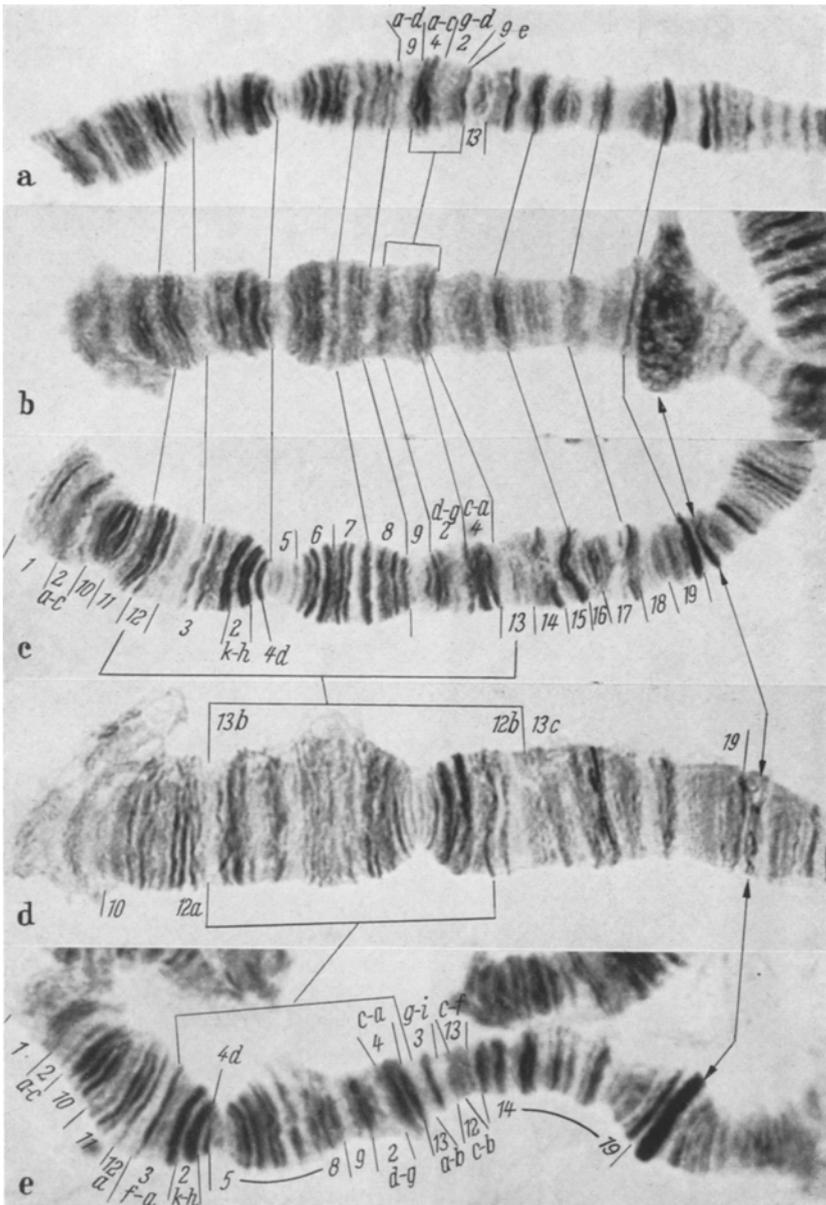
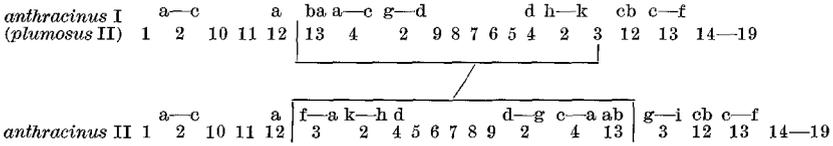


Abb. 15a—e. Chromosomenarm A. a *Ch. nuditarsis*. b *Ch. melanotus*. c *Ch. commutatus*. d *Ch. plumosus*. e *Ch. cingulatus*

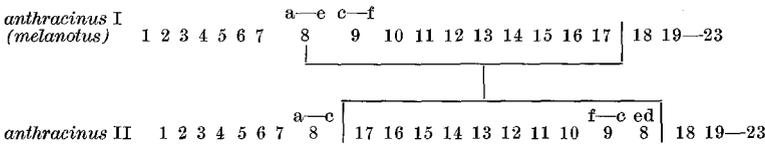
Ch. anthracinus ZETT. Chromosomenarm A: Strukturtyp I ist mit *plumosus* II übereinstimmend, Strukturtyp II hat eine Inversion über die Abschnitte 3f—13b (Abb. 14c).



Bisher wurde Strukturtyp II homozygot stets in Populationen unter 20 m Tiefe gefunden (Chiemsee, Bodensee, Großer Plöner See); Populationen mit Inversionspolymorphismus stammen aus erheblich geringeren Tiefen.

Chromosomenarm E: Wegen artspezifischer Kontraktion ist eine Strukturanalyse nicht durchführbar.

Chromosomenarm F: Strukturtyp I mit *melanotus* übereinstimmend, Strukturtyp II unterscheidet sich davon durch Inversion der Abschnitte 8d—17 (Abb. 18 b).

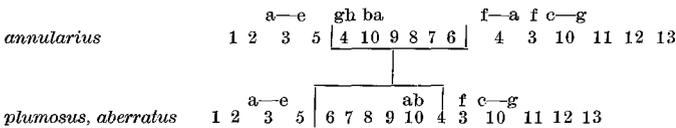


In Abschnitt 9 wird stets ein Nukleolus ausgebildet.

Fundorte: Großer Plöner See, Bodensee, Chiemsee, Okertalsperre, Windgfällweiher, Albbecken, Schlüchtsee (Schwarzwald).

Ch. annularius MEIG. Chromosomenarm A: In elf untersuchten Populationen kommen zwei Strukturtypen vor, die sich durch Inversion der Abschnitte 12b—13b unterscheiden und mit *plumosus* I (*melanotus*), bzw. *plumosus* II (*anthracinus* I) übereinstimmen. Über die daraus sich ergebenden Beziehungen zum *pseudothummi*-Komplex s. *plumosus* (S. 488) (Abb. 17 b).

Chromosomenarm E: Unterscheidet sich von *plumosus* durch Inversion der Abschnitte 4g—6. An den Stellen 3a—e und 10ba werden Nukleolen ausgebildet (Abb. 11 d).



Chromosomenarm F: Mit männlich geschlechtsgebundenem Inversionspolymorphismus (s. BEERMANN 1955 b) (Abb. 18 a). Der das

Y-Chromosom enthaltende Strukturtyp ist mit *melanotus* und *anthracinus* I übereinstimmend, der homozygot auf weibliche Individuen be-

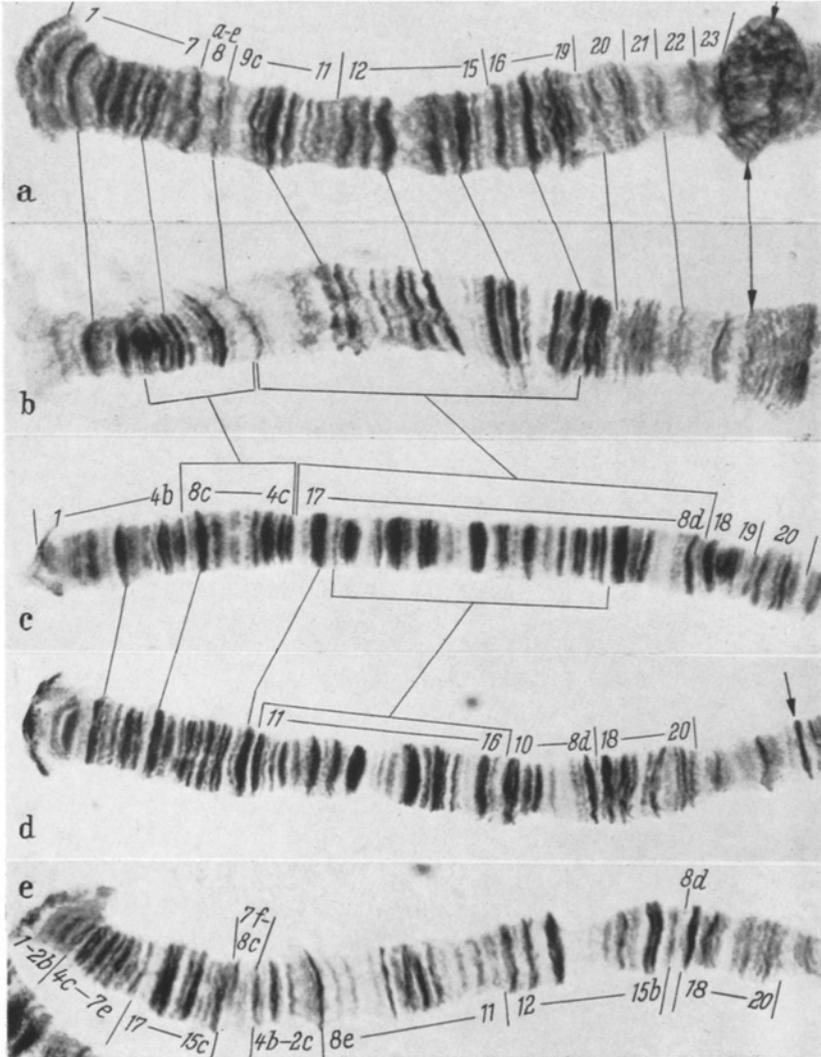
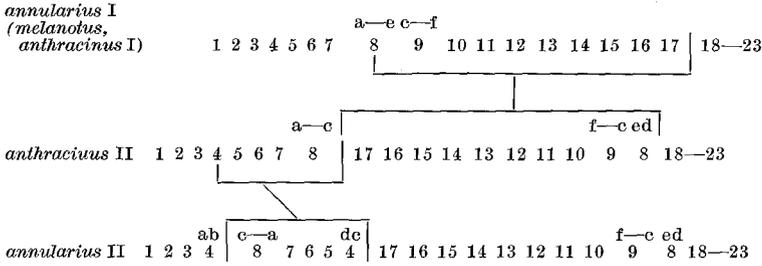


Abb. 16a—e. Chromosomenarm F. a *Ch. melanotus*. b *Ch. anthracinus*. c *Ch. annularius*. d *Ch. commutatus*. e *Ch. cingulatus*

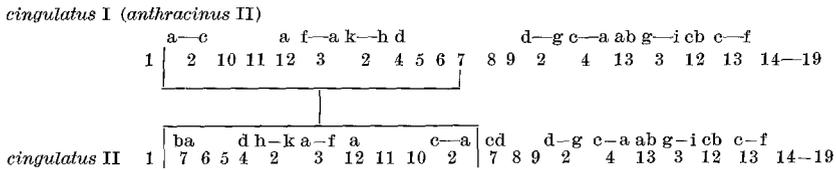
schränkte Strukturtyp II unterscheidet sich davon durch die beiden aneinanderstoßenden Inversionen 4c—8c und 8d—17 (Abb. 15 c). Die letztgenannte Inversion charakterisiert den Strukturtyp II von *anthracinus*.



Fundorte: Göttingen; Münden, Werra; verunreinigte Gräben und Teiche in Eifel und Wesergebirge; Norderney; kleine Tümpel in der Umgebung von Wilhelmshaven.

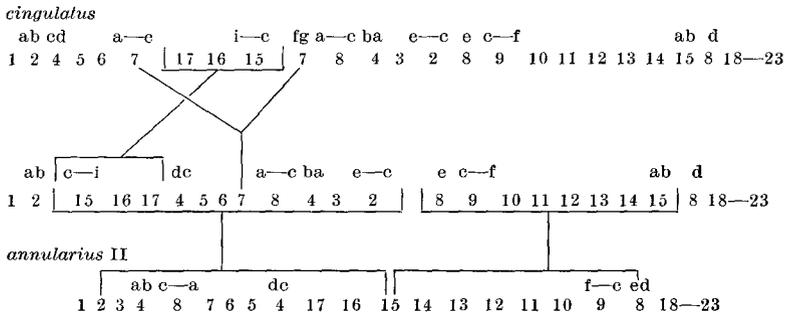
Ch. cingulatus MEIG. Die Kinetochorregionen werden in den drei mediokinetischen Chromosomen durch eine auffällig dicke Querscheibe markiert.

Chromosomenarm A: Strukturtyp I mit *anthracinus* II übereinstimmend. Strukturtyp II ist davon durch die Inversion 2a—7b unterschieden (Abb. 15e, 17c).



Chromosomenarm E: Mit *aberratus* und *plumosus* übereinstimmend (Abb. 12b).

Chromosomenarm F: Der von den übrigen bekannten Strukturformen stark abweichende Aufbau ist am plausibelsten mit *annularius* II in Beziehung zu bringen. Für die Überleitung sind zwei aneinanderstoßende Inversionen, 2c—15c und 8e—15b erforderlich, durch die der Teil des Chromosoms von 7f bis zum Kinetochor verständlich wird. Der Aufbau des distalen Viertels kann durch eine Verlagerung des Stückes 17—15c zwischen 7e und f erklärt werden (Abb. 16e).



ein Stück des distalen Endes verlorengegangen. Die zu Chromosomenarm E gehörigen Querscheiben sind bis zu 1e nachweisbar (Abb. 13d).

Chromosomenarm F: Von *annularius* II durch Inversion der Abschnitte 11—16 unterschieden (Abb. 16d).

<i>commutatus</i>	1	2	3	4	8	7	6	5	4	17	11	12	13	14	15	16	10	9	8	18—23
<i>annularius</i> II	1	2	3	4	8	7	6	5	4	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	18—23

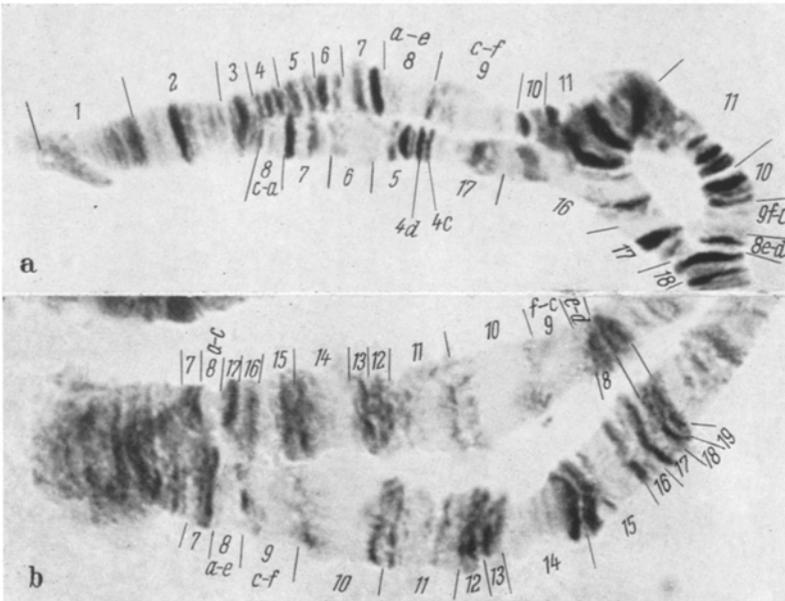


Abb. 18a u. b. Inversionspolymorphismus in Chromosomenarm F. a Männlich geschlechtsgebundene Inversion bei *Ch. annularius*. b Inversion 17—8d bei *Ch. anthracinus*

Fundorte: Lehmdermoor (Oldenburg), Fischzuchtteich; Albungen (Werra), toter Werraarm.

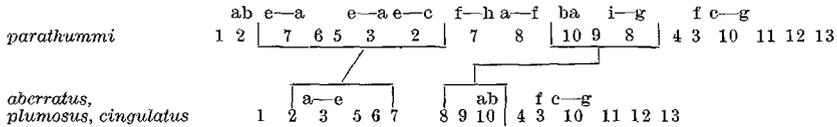
Parathummi-Komplex (1 Spezies)

Chromosomenarm-Kombinationen: AC, BF, DE, G.

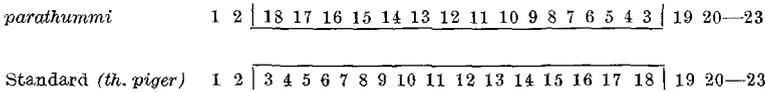
Ch. parathummi KEYL. Chromosomenarm A: Die Strukturfolge ist nicht restlos aufzuklären. Die Abschnitte 10, 11, 12, 4, 5, 6 bilden eine Reihe im mittleren Teil des Chromosomenarms. Proximal sind die Abschnitte 15—19 zu erkennen, 13—14 liegen invertiert. Die Stücke zwischen 14 und 16, sowie distal von 10 können auf Grund ihrer Morphologie keinem der restlichen Abschnitte des Standardtyps zugeordnet werden. Auffällig ist, daß auch die markanten Scheibengruppen aus den

Abschnitten 2 und 3 nicht aufgefunden werden können. Die Strukturverwandtschaft zu den übrigen Arten bleibt unklar (Abb. 10 a).

Chromosomenarm E: Die Reihenfolge der Abschnitte 4—3f, 10 c—13 hat Ähnlichkeit mit *aberratus*, *plumosus* und *cingulatus*. Der Unterschied besteht in den Inversionen der getrennt voneinander liegenden Stücke 2 c—7 e und 8 g—10 b (Abb. 11 c).



Chromosomenarm F: Von der Standardanordnung (*th. piger*) durch Inversion des Stückes 3—18 unterschieden (Abb. 8 c).



Fundorte: Albungen (Werra), Ausflußgraben des toten Werraarms; Dümmer-See, östliche Uferzone.

Die Art ist nach der von STRENZKE (1959) angegebenen Methode züchtbar.

Arten mit unklarer Stellung

Ch. striatus STR. (Abb. s. KEYL u. KEYL 1959). Gehört wahrscheinlich in den *thummi*-Komplex.

Chromosomenarm A: Nicht sicher identifizierbar.

Chromosomenarm E: Querscheibenfolge wegen starker Kontraktion des Arms und unklarer Ausbildung der Strukturen nicht analysierbar.

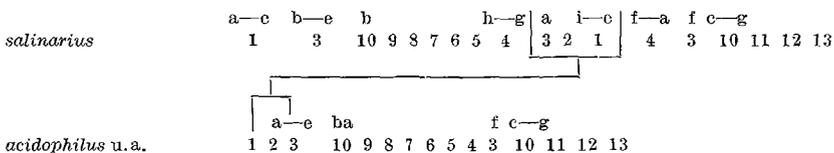
Chromosomenarm F: Aus den gleichen Gründen wie bei E nicht analysierbar.

Fundorte: Reinbek, schwefelsaurer Tonteich; Harz, Eckertalsperre.

Ch. salinarius KIEFF. (Abb. s. KEYL u. KEYL 1959). Chromosomenarm-Kombinationen: EF, G, übrige nicht identifizierbar.

Chromosomenarm A: Nicht identifizierbar.

Chromosomenarm E: Ähnlich mit *acidophilus* u. a. des *pseudothummi*-Komplexes. Der Unterschied besteht in der Verlagerung der Abschnitte 1 e—3 a zwischen 4 f und g.



Chromosomenarm F: Die Querscheibenfolge ist nur unvollkommen analysierbar. Die Abschnitte 17—23 entsprechen in ihrer Lage der Standardanordnung, 2—9 befinden sich gut erkennbar ungefähr in der Mittelregion des Chromosomenarms (s. KEYL u. KEYL 1959, Tafel 6, Fig. 2a). Die Deutung der restlichen Stücke ist nicht möglich.

Fundorte: Brackwassertümpel bei Bensorsiel und Neuaccumersiel (Nordseeküste).

Die abweichende Chromosomenstruktur, sowie morphologische Eigenümlichkeiten der Larven (Fehlen der Tubuli) scheinen darauf hinzuweisen, daß diese Spezies mit den übrigen untersuchten Arten nicht näher verwandt ist.

Diskussion

Translokationen

Über das Vorkommen von Translokationen bei *Chironomus* war bisher so wenig bekannt, daß vermutet wurde, sie hätten für die Chromosomenevolution der Gattung keine wesentliche Bedeutung (BEERMANN 1955). Diese Annahme rührt offenbar daher, daß der strukturell auffälligste Effekt der Translokationen in der Chromosomenphylognese, nämlich die Veränderungen von Chromosomenzahl und Chromosomenform bei den cytologisch bekannten Chironomusarten nicht in dem Ausmaß wirksam wird, wie unter den Dipteren bei *Drosophila* (s. PATTERSON u. STONE 1952) oder bei Prosobranchiern (STAIGER 1955) und Orthopteren (s. WHITE 1954).

Erste Beispiele von Chromosomenzahl-Differenzen bei nahe verwandten Arten, die auf das Vorkommen reziproker Translokationen schließen lassen, hat BAUER (1945) geliefert. *Sergentia coracina* hat als Folge einer Fusion des telokinetischen Chromosoms mit einem mediokinetischen Element nur drei Speicheldrüsenchromosomen gegenüber den vier bei *Sergentia longiventris*. Bei zwei unbestimmten aber offenbar ebenfalls nahe verwandten Spezies konnte BAUER eine Reduktion der Speicheldrüsen-Chromosomenzahl von 3 auf 2 feststellen, eine Entwicklung, für die zwei Translokationsschritte angenommen werden müssen, da die Art mit drei Chromosomen nur mediokinetische Elemente besitzt.

Die Herabsetzung der Chromosomenzahl beruht bei *Sergentia* genauso wie bei *Ch. commutatus* auf dem Anbau eines telokinetischen Chromosoms an das freie Ende eines mediokinetischen, wobei wenigstens mit dem Verlust des kinetochortragenden Chromosomenstückes vom telokinetischen Element zu rechnen ist. Diese Art des Chromosomenumbaus beeinträchtigt wahrscheinlich in heterozygotem Zustand kaum die Fertilität, im Gegensatz zu den Ganzarm-Rekombinationen, die, wie gezeigt werden konnte, für die untersuchte Artengruppe von *Chironomus* bezeich-

nender sind. Für diesen Umbautyp ist in der heterozygoten Phase eine Fertilitätsminderung von wenigstens 50% anzunehmen; heterozygote reziproke Translokationen verringern bei *Drosophila melanogaster* die Fertilität in beiden Geschlechtern auf 30—50% (BROWN 1940). Dieser Zustand wird bei *Drosophila* als Ursache dafür angesehen, daß spontane Translokationsheterozygotie so außerordentlich selten gefunden wird; bisher sind nur zwei Beispiele bekannt geworden (DOBZANSKY u. DREYFUS 1943, WARD 1952). Eine Seltenheit von diesem Ausmaß scheinen translokationsheterozygote Individuen von *Chironomus* nicht zu haben. Innerhalb von 2 Jahren (1959/60) konnten bei drei Arten (*salinarius*, *uliginosus* und *annularius*) Translokationen gefunden werden, dazu kommt eine Beobachtung von ACTON (1957 b) an *Ch. luridus*. Wenn es sich auch bei drei dieser vier Arten nur um Einzelbefunde handelt, so ist es doch unwahrscheinlich, daß in jedem Fall nur das Individuum erfaßt wurde, bei dem die Translokations-Heterozygotie zum ersten Mal verwirklicht wurde. Es ist vielmehr anzunehmen, daß bei *Chironomus* spontane Chromosomenmutationen dieses Typs zwar öfters gefunden werden können als bei *Drosophila*, daß sie aber ebenfalls infolge des hohen Fertilitätsverlustes, sowie fehlender Selektionsvorteile nach wenigen Generationen wieder verschwinden. Die beobachtete Translokationsheterozygotie bei *Ch. annularius* gehört zwar dem Ganzarm-Rekombinationstyp an, der die Chromosomenphylogenie beeinflussen konnte, ob diese spezielle Mutation dagegen Aussicht hat, einen Evolutionsprozeß einzuleiten ist wenig wahrscheinlich, solange die homozygote Kombination der Arme FC, ED, die im übrigen bei *Camplochironomus* schon verwirklicht wurde, im *annularius*-Genotyp nicht lebensfähig ist. Die Besonderheit einer Ganzarm-Translokation besteht darin, daß Rekombinationen von Teilen der beteiligten Chromosomenarme vermieden werden. Diese Eigenschaft könnte als Ursache für die Häufigkeit dieses Rekombinationstyps herangezogen werden, wenn sich experimentell nachweisen ließe, daß Zusammenbauten von armfremden Chromosomenstücken aus genetischen Gründen keine Möglichkeit haben, weitervererbt zu werden.

Inversionen

Die Angaben über den subspezifischen Inversionspolymorphismus bei den drei untersuchten Chromosomenarmen können nicht dazu dienen, ein erschöpfendes Bild über die Möglichkeiten von Strukturheterozygotie zu liefern. Dazu ist die Zahl der bearbeiteten Populationen zu gering; überdies ist zu erwarten, daß das überwiegend auf Gelegefunden basierende Untersuchungsmaterial nicht immer alle Inversionen der Populationen gezeigt hat, aus denen es stammt. Trotz dieser Einschränkungen kann den Angaben ein repräsentativer Charakter zugesprochen werden.

Aus der Zusammenstellung der bekannt gewordenen Strukturtypen der Chromosomenarme A, E und F für die 20 analysierten Spezies (Tabelle) ist zu ersehen, daß der Inversionspolymorphismus in der bearbeiteten Artengruppe nicht so stark ausgeprägt zu sein scheint, wie es nach den Befunden an *Camptochironomus tentans* und *C. pallidivittatus*, sowie *Ch. annularius* (BEERMANN 1955 a) und *Ch. luridus* (ACTON 1957 a) hatte vermutet werden können. Die für *Ch. th. thummi* schon lange bekannte Inversionslosigkeit (BAUER 1936) ist ebenso für *Ch. th. piger* typisch und bei fünf weiteren Arten (*melanescens*, *dorsalis*, *aberratus*, *crassimanus*, *melanotus*) beobachtet worden.

Tabelle. Anzahl der Strukturtypen für die Chromosomenarme A, E und F

Spezies	A	E	F
<i>pseudothummi</i>	1	2	1
<i>acidophilus</i>	1	1	1
<i>melanescens</i> ¹	1	1	1
<i>holomelas</i>	2	1	3
<i>dorsalis</i> ¹	1	1	1
<i>luridus</i>	1	1	4
<i>halophilus</i>	2	1	1
<i>uliginosus</i>	1	1	1
<i>crassimanus</i> ¹	1	1	1
<i>th. thummi</i> und <i>th. piger</i> ¹	1	1	1
<i>obtusidens</i>	1	1	2 ²
<i>aberratus</i> ¹	1	1	1
<i>plumosus</i>	3	1	1
<i>nuditarsis</i>	2	1	1
<i>melanotus</i> ¹	1	1	1
<i>anthracinus</i>	2	1	2
<i>annularius</i>	2	1	2 ²
<i>cingulatus</i>	2	1	1
<i>commutatus</i>	2	1	1
<i>parathummi</i>	1	1	1

¹ Im Untersuchungsgebiet inversionsfreie Arten.

² ♂-geschlechtsgebundener Inversionspolymorphismus. Die Klammern verbinden jeweils eine gleichartige Strukturfolge.

Chromosomenarm E zeigt bei allen Arten mit Ausnahme von *Ch. pseudothummi* keinen Inversionspolymorphismus. Acht Arten, vorwiegend aus dem *thummi*-Komplex, enthalten Inversionsheterozygotie in Chromosomenarm A, davon sieben Arten nur eine, eine Art zwei Inversionen. Dazu ist bemerkenswert, daß die Heterozygotie bei *Ch. plumosus*, *annularius*, *nuditarsis* und *commutatus* homologe Chromosomenabschnitte betrifft. In Chromosomenarm F wurde nur bei fünf Arten Inversionspolymorphismus gefunden, am reichhaltigsten bei *Ch. holomelas* und *dorsalis*. Die beiden Arten *obtusidens* und *annularius* haben je eine männlich-geschlechtsgebundene Inversion unterschiedlicher Ausdehnung.

Auf Grund dieser Verhältnisse sind weitere Untersuchungen über Verbreitung und Populationsdynamik der verschiedenen Inversionstypen von Interesse. Über einen adaptiven Charakter des Inversionspolymorphismus bei *Chironomus* ist bisher ebenso wenig bekannt, wie über die Bedeutung der inversionslosen Arten innerhalb ihres Verbreitungsgebiets.

Für das Verständnis der phylogenetischen Zusammenhänge sind nur die Fälle von Inversionspolymorphismus von Bedeutung, die im *thummi*-Komplex vorkommen; am Beispiel der Strukturtypenfolge *plumosus* I ↔ *cingulatus* II in Chromosomenarm A wird der interspezifische Umbau unter Mitwirkung der Inversionsheterozygotie in allen Phasen demonstriert.

Sind die interspezifischen Umbauten zwischen nächstverwandten Arten komplizierterer Natur, dann lassen sie sich gewöhnlich ohne Schwierigkeiten in zwei oder drei Inversionsschritten auflösen (*halophilus*, *uliginosus*, *obtusidens*, *cingulatus*). Ob hierbei in jedem Fall mit intermediären Strukturformen gerechnet werden kann, die sich in unbekanntem rezenteren oder fossilen Arten manifestieren, muß offen bleiben. Bei interspezifischen Umbauten von shift-Typus, die im *pseudothummi*-Komplex mehrfach vorkommen (*pseudothummi*, *acidophilus*, *melanescens*, *uliginosus*) wäre zu überlegen, ob sie als primäres 3-Bruchereignis aufzufassen sind oder auf zwei Inversionsschritten in verschiedenen zeitlichen Phasen der Evolution beruhen¹. Die zweite Deutung setzt voraus, daß das verlagerte Stück gegenüber seiner ursprünglichen Orientierung invertiert eingesetzt ist. Dies ist auch bei vier der insgesamt sechs shift-Umbauten im *pseudothummi*-Komplex verwirklicht. Der Umstand, daß das Chromosom in zwei verschiedenen zeitlichen Phasen der Evolution an der gleichen Stelle brechen muß, ist kein Einwand gegen eine zweiphasige Entstehung derartiger Umbauten. Bei dem Inversionspolymorphismus in Chromosomenarm F von *Ch. luridus*, für den vier Strukturtypen nachgewiesen wurden, kommen die Bruchstellen 1h und 13d zweimal und die Bruchstellen 9f und 16f dreimal vor.

Geschlechtsgebundene Inversionen

BEERMANN (1955 b) hat bei *Camptochironomus tentans* in zwei Chromosomen Inversionen gefunden, die abwechselnd männlich geschlechtsgebunden auftreten. Es handelt sich dabei in erster Linie um eine Doppelinversion in Chromosomenarm B (2L) oder um einen Inversionskomplex in Arm F (1R) mit dem stets eine proximal gelegene Inversion in dem damit gekoppelten Arm C (1L) verbunden ist. BEERMANN schließt aus dieser

¹ Spontane Chromosomenumbauten bei *Drosophila* sollen ausschließlich auf 2-Bruch-Rekombinationen beruhen (s. STONE 1962).

Tatsache, daß diese geschlechtsspezifischen Strukturfolgen jeweils Y-Chromosomen markieren, die nicht homolog sind und auch niemals gemeinsam in einem Individuum vorkommen. Durch ACTON (1957c) sind diese Ergebnisse bestätigt worden. Die Inversionen von *Ch. annularius* wurden von BEERMANN ebenfalls auf Geschlechtsgebundenheit untersucht; sie erwies sich dort nur für die komplexe Inversion in Arm F als zutreffend. BEERMANN hält es deshalb für möglich, daß diese Art nur durch ein einziges Y-Chromosom charakterisiert wird. Auf Grund der Verhältnisse bei *Camptochironomus* wird von BEERMANN ferner angenommen, daß das Y-Chromosom samt der benachbarten Chromosomenabschnitte dazu neigt, Inversionen anzuhäufen; durch sie soll der Austausch des Y-Differentiators und der damit gekoppelten Gene mit den Allelen der ♀♀ weitgehend verhindert werden. BEERMANN stellt zur Diskussion, daß diese Erscheinung für die Phylogenese des Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei den Chironomiden von Bedeutung gewesen sein könnte.

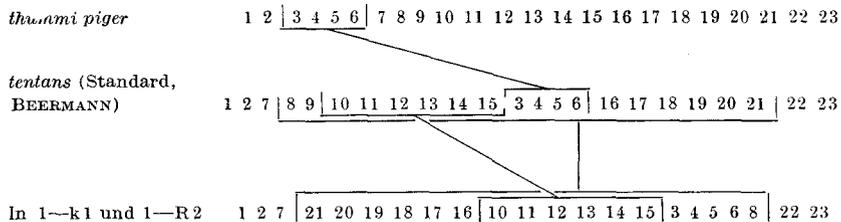
Im Gegensatz dazu steht die Seltenheit von geschlechtsgebundenem Inversionspolymorphismus bei der untersuchten Artengruppe. Auch zeigt die komplexe Inversion in Arm F von *Ch. annularius* keine Eigenschaften, welche diese Vorstellungen stützen könnten, da sie sich lediglich als Kombination zweier aneinanderstoßender Inversionen herausgestellt hat, deren proximaler Teil zudem auch bei *Ch. anthracinus* vorkommt und dort nicht geschlechtsgebunden ist. Von Inversionen anderer *Chironomus*-Spezies der bearbeiteten Gruppe liegen bisher nur zwei Angaben von männlicher Geschlechtsgebundenheit vor. ACTON (1957b) hat die Inversion A Ia/II (s. S. 489) nur bei männlichen Larven von *Ch. plumosus* gefunden, doch scheint nach eigenen Beobachtungen in diesem Fall Austausch möglich zu sein. Larven eines Gelegefundes von *Ch. plumosus* der Population „Immerather Maar“ enthielten diese Inversion in beiden Geschlechtern. Dagegen ist die kurze Inversion 16d—13 in Arm F von *Ch. obtusidens*, die mit einem Heterochromatin-Positionseffekt verbunden ist, ausschließlich auf männliche Larven beschränkt (KEYL 1961a). Da es auch männliche Individuen von *Ch. obtusidens* gibt, welche die gleiche inversionslose Strukturfolge tragen wie die weiblichen, ist es wahrscheinlich, daß die Inversion 16d—13 phylogenetisch relativ jung ist.

In Chromosomenarm F, der sowohl bei den *Camptochironomus*-Arten als auch bei den hier untersuchten Spezies als Sitz eines Y-Chromosoms in Frage kommen dürfte, wurde nur bei fünf der 22 untersuchten Arten heterozygote Inversionen gefunden, von denen wiederum nur zwei (*obtusidens*, *annularius*) eindeutig männlich geschlechtsgebunden sind. Es ist jedoch durchaus denkbar, daß noch weitere nicht homologe Y-Loci vorhanden sind, die sich durch das Fehlen von Inversionspolymorphismus

an den betreffenden Stellen nicht zu erkennen geben. Unter diesen Voraussetzungen dürfte der Anhäufung von Inversionen in der Umgebung des Y und der damit verbundenen crossing-over-Blockade für die Entwicklung des Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei *Chironomus* keine entscheidende Bedeutung zuzuweisen sein.

Die Lage des Y-Locus wird im allgemeinen innerhalb des Bereichs der geschlechtsgebundenen Chromosomen angenommen werden müssen. Da aber in Chromosomenarm B von *Camptochironomus tentans* ganz selten ein Austausch des Y-Differentiators vorkommt, nimmt BEERMANN an, daß dieser außerhalb der weitgehend terminal liegenden Inversion in unmittelbarer Nähe des Telomers, bzw. sogar in diesem gelegen sein müsse. Für die Position des Y in Arm F wird ebenfalls das Chromosomenende angenommen, weil in dem reinvertierten Teil der geschlechtsgebundenen Doppelinversion Austausch vorkommt und deshalb nur der distal davon liegende Chromosomenabschnitt als Träger des Y infrage kommt. Die Vorstellung von der terminalen Lage des Y-Chromosoms wird auch auf die Verhältnisse bei *Ch. annularius* übertragen, obwohl dort niemals Austausch beobachtet wurde und zwischen dem distalen Ende der Inversion und dem Telomer ein relativ langes Stück (Abschnitte 1 bis 4b) vorhanden ist.

Weil sich die beiden einzigen nachweisbaren Fälle eines geschlechtsgebundenen Inversionspolymorphismus in der untersuchten Artengruppe auf Arm F beziehen, sind die Strukturverhältnisse in diesem Chromosomenarm von *C. tentans* von besonderem Interesse. Die von BEERMANN (1955a) angegebene Standardanordnung des Chromosomenarms F (1R) von *C. tentans* hat nach der hier verwendeten Einteilungsweise einen Aufbau, der sich lediglich durch ein shift der Abschnitte 3—6 zwischen 15 und 16 von *Ch. thummi piger* unterscheidet.



Die männlich geschlechtsgebundene Doppelinversion umfaßt das Stück 21—8 (1—k 1) und das darin eingeschlossene Stück 10—15 (1—R 1). Da streng genommen kein Anlaß vorliegt, das Y außerhalb des Inversionskomplexes, in den Abschnitten 1, 2, 7 anzunehmen und der reinvertierte Teil 10—15 wegen möglichen Austausches ebenfalls ausscheidet, müßte das Y in dem Stück 21—16 liegen. Die infrage kommende Inversion bei

Ch. obtusidens betrifft die Abschnitte 16d—13. Ob distal der Inversion, im Bereich des angeschlossenen Heterochromatinblockes schon Austauschmöglichkeiten bestehen, ist zu bezweifeln. Nach den Erfahrungen am *Ch. thummi* × *piger*-Bastard scheinen heterozygot auftretende Strukturabwandlungen in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft das crossing over zu blockieren. Damit könnte der gesamte Abschnitt 16 für die Lokalisierung des Y einbezogen werden. Die männlich geschlechtsgebundene Strukturfolge bei *Ch. annularius* liegt in dem großen Stück 4c—17 der in Abschnitt 9 abgewandelten Standardanordnung von Chromosomenarm F. Diese Bauweise des Chromosomenarms ist bei *Ch. melanotus* und *Ch. anthracinus* nicht geschlechtsgebunden, sondern nur bei *annularius*, wo ihr die zwei aneinanderstoßenden Inversionen 8c—4c und 17—8d gegenübergestellt werden. Daß dieser Inversionskomplex wahrscheinlich nicht innerhalb eines Mutationsvorgangs entstanden ist, zeigt das Vorkommen des proximalen Teils 17—8d bei *Ch. anthracinus*. Die Nachprüfung hat ergeben, daß heterozygote und homozygote Formen dieser Inversion bei beiden Geschlechtern dieser Art zufallsgemäß auftreten.

Aus diesen Verhältnissen muß vorerst geschlossen werden, daß der Abschnitt 16, der sowohl bei *C. tentans* als auch bei *Ch. obtusidens* und *Ch. annularius* am Aufbau der männlich geschlechtsspezifischen Strukturen des Arms F beteiligt ist, ein Y enthält. Die Unspezifität bei *Ch. anthracinus* läßt sich durch Austausch mit reziproken Chiasmen innerhalb der Inversion erklären. Die Tatsache, daß ein derartiges Ereignis bei dem gleichen Inversionsabschnitt von *annularius* nicht eingegriffen hat, könnte auf dem unterschiedlichen Auslesewert bestimmter Strukturfolgen für die beiden Geschlechter beruhen; ein Motiv, dessen Bedeutung für die Evolution des Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei den Chironomiden auch BEERMANN erwähnt. Der Inversionskomplex bei *Ch. annularius* zeichnet sich im übrigen durch Strukturabwandlungen aus (KEYL 1961a), die offensichtlich für die unvollständige Paarung der invertierten Abschnitte verantwortlich sind.

Ob bei der Verfolgung dieser Probleme von seiten der hier behandelten Arten wesentliche Fortschritte zu erwarten sind, erscheint zweifelhaft. Es sei denn, es würden noch spontane geschlechtsspezifische Strukturfolgen in größerer Anzahl aufgefunden. Eine experimentelle Auslösung von Umbauten und deren Weiterzucht stößt jedenfalls auf kaum zu überwindende Schwierigkeiten.

Rekonstruktion der phylogenetischen Zusammenhänge

Chromosomenarm E. Von den drei untersuchten Chromosomenarmen hat E die geringste Anzahl an Umbautypen, einschließlich der Standardanordnung sind es neun. Außer einer kurzen, auf eine Population von *Ch. pseudothummi* beschränkte Inversion, tritt in diesem Chromosomenarm kein Inversionspolymorphismus auf. Die neun Strukturtypen von E

können auf drei Grundformen zurückgeführt werden; es sind dies Standard (*thummi piger*) ↔ Inversion 10b—3f (*halophilus* u. a.) ↔ Inversion 5—10b (*plumosus* u. a.) (Abb. 19).

Innerhalb des *thummi*-Komplexes und bei *commutatus* kommen nur Strukturtypen vor, die auf der Inversion 5—10b basieren. *Ch. thummi* macht als einzige Art des *thummi*-Komplexes davon eine Ausnahme.

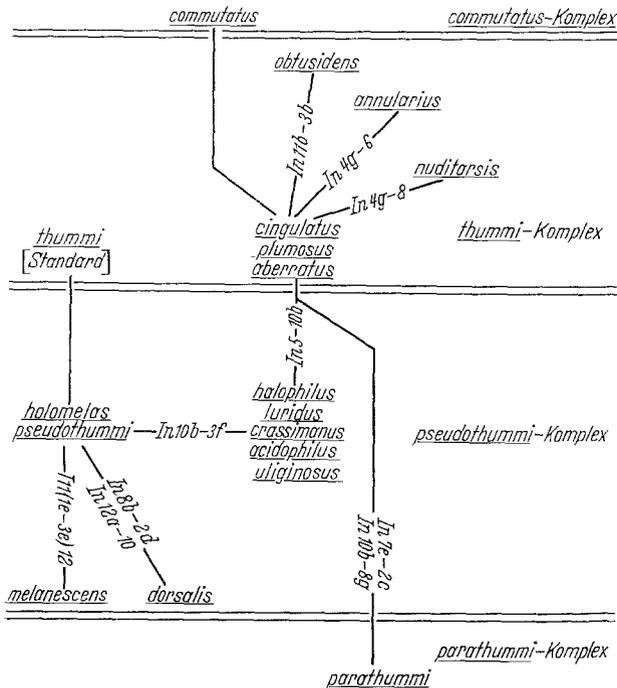


Abb. 19. Schema der interspezifischen phylogenetischen Zusammenhänge auf Grund der Umbauten in Chromosomenarm E

Chromosomenarm E dieser Art ist strukturidentisch mit E von *pseudothummi*, sowie *holomelas* und steht deshalb in dieser Hinsicht *acidophilus* und allen übrigen Arten des *pseudothummi*-Komplexes näher als den Angehörigen des *thummi*-Komplexes.

Im *pseudothummi*-Komplex bestimmt neben der Standardanordnung von E, die bei *pseudothummi* und *holomelas* vertreten ist und auf die sich über kompliziertere Umbauten auch *dorsalis* und *melanescens* beziehen, die Inversion 10b—3f das Strukturbild (s. Abb. 19); fünf Arten (*halophilus*, *luridus*, *crassimanus*, *acidophilus* und *uliginosus*) haben diese Inversionsform übernommen. Für die Einordnung von *parathummi*, der einem besonderen Komplex angehört, ist es aufschlußreich, daß bezüglich Arm E nur mit den Arten des *thummi*-Komplexes unmittelbare Beziehungen bestehen. Da nach dem Translokationsschema (Abb. 1) *parathummi*

nur über den *pseudothummi*-Komplex mit dem *thummi*-Komplex verwandt sein kann, wird hierdurch angedeutet, daß die Inversionsform 5—10b auch im *pseudothummi*-Komplex vorgekommen sein muß, wenn dies auch gegenwärtig nicht mehr unmittelbar festgestellt werden kann. Aus der Tatsache, daß die Standardanordnung E sowohl im *thummi*- als

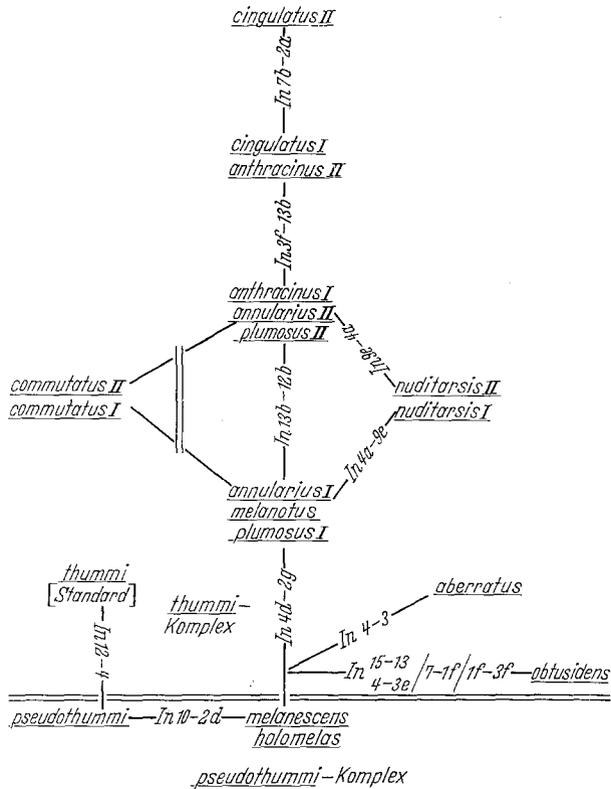


Abb. 20. Schema der interspezifischen phylogenetischen Zusammenhänge im *thummi*-Komplex auf Grund der Umbauten in Chromosomenarm A

auch im *pseudothummi*-Komplex auftritt, ist zu schließen, daß in der Phase der Translokationsheterozygotie AB, FE ↔ AE, BF drei Strukturtypen von Arm E nebeneinander bei der gleichen Spezies vorgekommen sind.

Chromosomenarm A. Hinsichtlich der Stellung von *thummi* an der Grenze der beiden großen Komplexe besteht hier eine ähnliche Situation wie bei Chromosomenarm E. Ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen der Strukturfolge A von *thummi* und einer der im *thummi*-Komplex vertretenen Strukturfolgen besteht nicht, er kann aber durch die Inversion 12—4 zu *pseudothummi* hergestellt werden (Abb. 20). Für die übrigen Arten des *thummi*-Komplexes ist diese Inversion zu einer Verbindung

mit dem *pseudothummi*-Komplex nicht verwendbar; hierfür ist nur die Strukturfolge A von *melanescens* und *holomelas* geeignet. Von diesen beiden Arten bestehen Beziehungen über die Inversion 4—3 zu *aberratus* und ein mehrere Schritte umfassender Umbau zu *obtusidens*. Alle übrigen Arten des *thummi*-Komplexes und *commutatus* sind mit dem Strukturtyp *melanescens*, *holomelas* durch die Inversion 4d—2g verbunden. In dieser

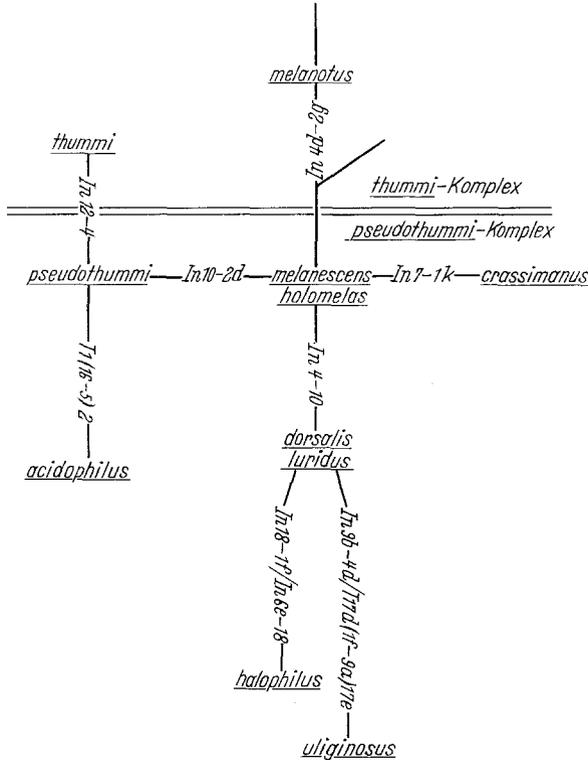


Abb. 21. Schema der interspezifischen phylogenetischen Zusammenhänge im *pseudothummi*-Komplex auf Grund der Umbauten in Chromosomenarm A

Gruppe sind die durch Inversion aus einander entstandenen Strukturfolgen noch überwiegend heterozygot erhalten.

Eine Entscheidung darüber, mit welcher der beiden Inversionsformen des Umbaus 13b—12b die für *nuditarsis* charakteristische Inversion 4a—9e primär gekoppelt worden ist, kann nicht getroffen werden. Das kleine Stück 4a—9e liegt innerhalb der großen Inversion 12b—13b (Abb. 15a), die nicht nur bei *nuditarsis*, sondern auch bei *annularius*, *plumosus* und *commutatus* heterozygot vorkommt. Ein Austausch des invertierten Stückes 4a—9e von der einen in die andere Inversionsform 13b—12b ist am einfachsten durch reziproke Chiasmen vorstellbar. Zwar ist der Abstand zwischen den Bruchstellen 9e/13a der kleinen und 13b/c

der großen Inversion relativ kurz, er ist lediglich mit den Querscheiben 13a und b besetzt; es besteht jedoch die Möglichkeit, daß die Proportionsverhältnisse im Pachytän in diesem Bereich des Chromosoms für einen Austausch günstiger sind.

Da *commutatus* mit hinreichender Sicherheit als vom *thummi*-Komplex abgeleitete Form betrachtet werden kann, dürfte die Inversion

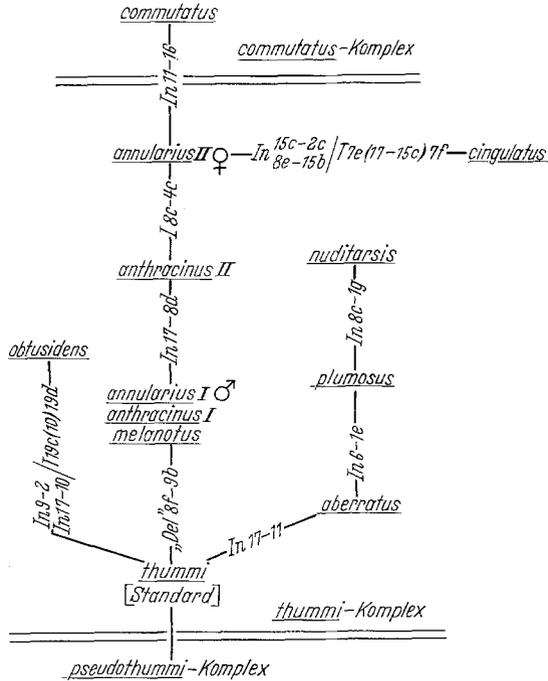


Abb. 22. Schema der interspezifischen phylogenetischen Zusammenhänge im *thummi*-Komplex auf Grund der Umbauten in Chromosomenarm F

13b—12b phylogenetisch älter sein als die Fusion FE—G. Welche der beiden Inversionsformen von 12b—13b durch die Ganzarmtranslokation AB, CD (*thummi*) ↔ AD, BC (*commutatus*), die den *commutatus*-Komplex im übrigen charakterisiert, primär übernommen worden ist, bleibt unentschieden. Die distale Lage der Inversion läßt Möglichkeiten eines Austausches offen, durch den jede der beiden Inversionsformen mit der anderen Armkombination gekoppelt werden konnte.

Im *pseudothummi*-Komplex scheint die Strukturfolge A von *melanescens* und *holomelas* eine zentrale Stellung einzunehmen (Abb. 21). Von dort aus bestehen Verbindungen über spezielle Inversionen zu *pseudothummi* (10—2d), *crassimanus* (7—1k) und *dorsalis*, *luridus* (4—10).

Halophilus und *uliginosus* gliedern sich an *dorsalis* und *luridus* durch komplizierte Umbauten an.

Chromosomenarm F. Innerhalb des *thummi*-Komplexes treten drei verschiedene Umbaureihen der Standardanordnung auf (Abb. 22). *Nuditarsis* ↔ *plumosus* ↔ *aberratus* sind jeweils durch eine Inversion voneinander unterschieden und schließen sich durch die Inversion 17—11 an die Standardanordnung an. *Obtusidens* unterscheidet sich von Standard durch zwei aneinanderstoßende Inversionen und ein kleines shift, die zu den übrigen Arten des *thummi*-Komplexes keine Beziehungen haben. Die dritte an *thummi* anknüpfende Umbaureihe ist durch die Deletion 8f—9b charakterisiert, die als Strukturabwandlung (KEYL 1961 a) gedeutet wurde. Die nur durch diese Mutation veränderte Standardanordnung ist bei drei Arten realisiert (*melanotus*, *anthracinus* I, *annularius* I). Der weitere Umbau erfolgt fortschreitend im

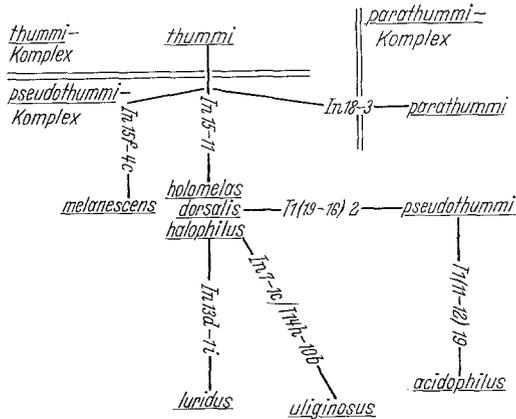


Abb. 23. Schema der interspezifischen phylogenetischen Zusammenhänge im *pseudothummi*-Komplex auf Grund der Umbauten in Chromosomenarm F

Rahmen des Inversionspolymorphismus bei *anthracinus* (In 17—8d) und *annularius* (In 8c—4c). Daran schließt sich mittels der Inversion 11—16 *commutatus* und innerhalb des *thummi*-Komplexes durch einen komplizierten Umbau *cingulatus* an.

Die Arten des *pseudothummi*-Komplexes, ausgenommen *melanescens*, sind durch die Inversion 15—11 an *thummi* angeschlossen (Abb. 23). Diese Inversion führt unmittelbar zu *holomelas*, *dorsalis*, *halophilus* und durch einen weiteren Inversionsschritt (13d—1i) zu *luridus*. Daran gliedert sich die shift-Umbaureihe *pseudothummi* ↔ *acidophilus* an, sowie *uliginosus* mit einer komplizierten Umbaufolge. *Melanescens* ist als einzige Art des *pseudothummi*-Komplexes unabhängig von der Inversion 15—11, sie hat über die Inversion 15f—4c unmittelbare Verbindung zu *thummi*, ein Zeichen dafür, daß die Standardanordnung auch im *pseudothummi*-Komplex vorgekommen sein muß. Dieser Umstand ist auch daraus zu ersehen, daß *parathummi*, der laut Translokationsschema nur über *pseudothummi* mit dem *thummi*-Komplex Kontakt hat, durch die Inversion 18—3 von *thummi* unterschieden ist und nicht mit einer der für den *pseudothummi*-Komplex typischen Anordnungen verwandt ist.

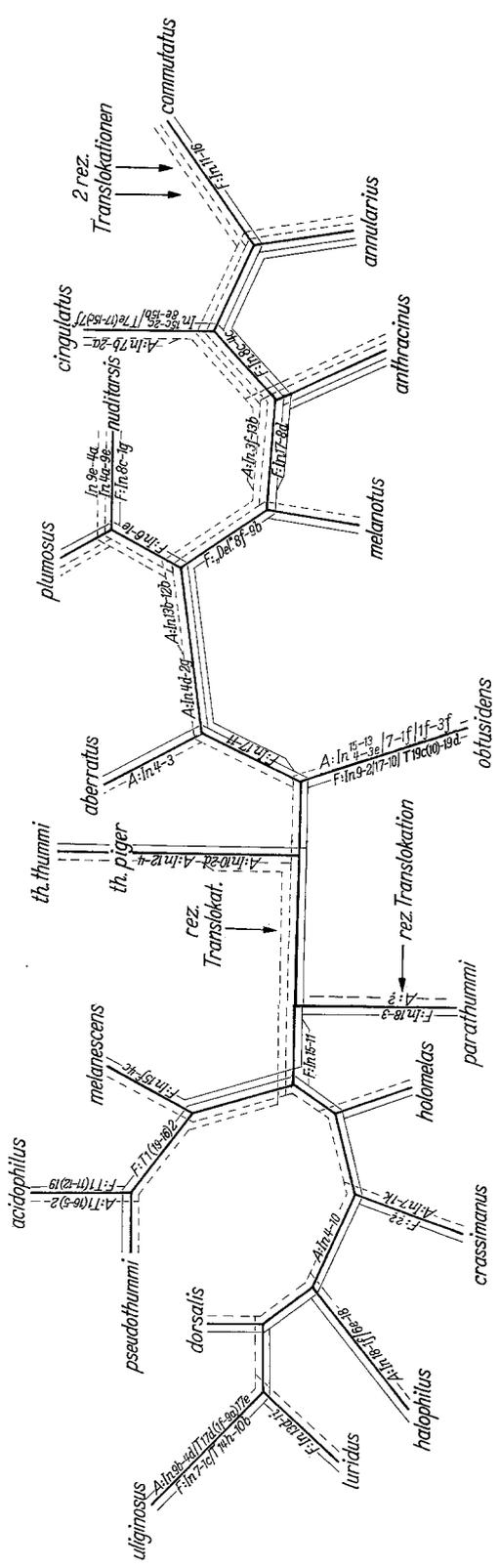


Abb. 24. Evolutionsdiagramm von 20 Arten der Gattung *Chironomus*

Abb. 24 enthält die graphische Rekonstruktion der phylogenetischen Zusammenhänge unter Berücksichtigung der Umbauten in den Chromosomenarmen A und F. Zum leichteren Verständnis wurde auf die Einbeziehung von Arm E verzichtet, durch die sich auch keine neuen Gesichtspunkte ergeben hätten.

Ein relativ differenziertes Bild zeigt das Evolutionsschema in dem von *aberratus* bis *commutatus* reichenden Ast. Hierbei erweist sich die deletions-ähnliche Strukturabwandlung F 8f—9b als wesentlich zur Abtrennung der Spezies *plumosus* und *nuditarsis* von der Reihe *melanotus* ↔ *annularius*, mit denen sie in den Strukturtypen des Arms A übereinstimmen. In den Bereichen, in denen zwei oder drei Strukturtypen des gleichen Arms verzeichnet sind, bedeutet dies Strukturpolymorphismus, der entweder bei den betreffenden Arten festgestellt werden konnte oder auf den in bestimmten Bereichen des Evolutionsgeschehens geschlossen werden mußte.

Bei der kritischen Beurteilung dieses Schemas ist zu berücksichtigen, daß die eingezeichneten Reihenfolgen der Umbauten auf einen willkürlich ausgewählten Standardtypus bezogen werden mußten. Die ausschließlich erklärende Funktion der Umbaudaten darf nicht als Hinweis auf gerichtete Evolutionsvorgänge aufgefaßt werden.

Für den *pseudothummi*-Komplex ist das Fehlen von Strukturheterozygotien im Schema charakteristisch. Wahrscheinlich beruht dies auf der Lückenhaftigkeit der Kenntnisse über diesen Komplex. Die Lage der Translokationen innerhalb der Umbaureihen der Chromosomenarme zeigt keine Widersprüchlichkeiten. Relativ detaillierte Vorstellungen lassen sich im Hinblick auf die Chromosomenstruktur von derjenigen Art entwickeln, welche die Translokationsgrenze zwischen *thummi*- und *pseudothummi*-Komplex überschritten hat. Durch die eigentümliche Stellung von *thummi* ist diese Phase der Evolution besonders geeignet, Spekulationen anzustellen.

Für Chromosomenarm F dieser hypothetischen Spezies dürften die Verhältnisse unkompliziert gewesen sein. Sofern sich nicht durch neu hinzukommende Spezies der Aufbau des Schemas an dieser Stelle verändert, muß die Standardanordnung (*th. piger*) angenommen werden. Diese ist innerhalb des *pseudothummi*-Komplexes wahrscheinlich zeitweise heterozygot mit Inversion 15—11 vorgekommen, was aus der Stellung von *melanescens* abgeleitet werden kann. Von Chromosomenarm A müssen dagegen in der Translokationsphase zwei Strukturformen angenommen werden. Die Inversionsform 12—4 der Standardanordnung, die bei *pseudothummi* und *acidophilus* nachgewiesen werden kann und die daran anschließende Inversionsform 10—2d, mit der die Strukturfolgen von Arm A aller übrigen Arten zusammenhängen. Für Arm E wären in der Translokationsphase drei Strukturformen erforderlich (5—10 b, 10 b—3 f,

Standard), unter der Voraussetzung, daß die Evolution in der Richtung *thummi*- → *pseudothummi*-Komplex erfolgt ist, umgekehrt beständen für die Übernahme der Inversion 10b—3f in den *thummi*-Komplex keine zwingenden Gründe.

Die durch die Umbauten der Chromosomenarme A und E gezeigten Bindungen von *thummi* an den *pseudothummi*-Komplex geben in Zusammenhang mit bemerkenswerten Erscheinungen von Merkmalsgruppierungen, die der Arbeit von STRENZKE (1959) zu entnehmen sind, Möglichkeiten zu weiteren Überlegungen. Die für die Taxonomie der Gattung wichtige Form der Claspette des männlichen Genitalapparates ist bei *thummi* und allen Angehörigen des *pseudothummi*-Komplexes, sowie bei *parathummi* schuhförmig, bei den übrigen Mitgliedern des *thummi*-Komplexes pfriemenförmig. Die gleiche Gruppierung findet sich bei der Dotterfarbe; *thummi*, der *pseudothummi*-Komplex und *parathummi* haben braunen, die Arten des *thummi*-Komplexes (außer *thummi*) und *commutatus* grünen Dotter.

Diese Erscheinungen können mit der Grenzstellung zusammenhängen, die *thummi* zwischen den beiden großen Komplexen einnimmt. Die Geschlossenheit des phylogenetischen Aufbaus, mit der die Arten des *thummi*-Komplexes samt *commutatus* der Spezies *thummi* gegenüberstehen, legt jedoch den Gedanken nahe, daß zwischen *thummi* und dem *pseudothummi*-Komplex Verbindungen über einen 2. Translokationsschritt AB, EF ↔ BF, AE bestehen könnten, zeitlich unabhängig von der gleichartigen Translokation, welche die Angehörigen beider Komplexe auf der Linie *dorsalis*, *holomelas* ↔ *plumosus*, *annularius* miteinander vereinigt. Annahmen darüber, welche der beiden Armkombinationen AB, EF oder BF, AE die phylogenetisch ältere ist, werden durch diese Vorstellung nicht erforderlich. Die Häufigkeit, mit der interspezifische Strukturunterschiede bei den *annularius*-Verwandten heterozygot erhalten sind, spricht zwar für ein phylogenetisch geringeres Alter des *thummi*-Komplexes gegenüber dem *pseudothummi*-Komplex, bei dessen Mitgliedern kein Inversionspolymorphismus mehr gefunden werden konnte, der Beziehungen zu verwandten Arten aufdeckt. Wie bereits betont, bestehen jedoch nur für *commutatus* stichhaltige Gründe, als abgeleitet zu gelten. Das gleiche ist vom Gesichtspunkt der Strukturabwandlungen aus für die Subspezies *thummi thummi* anzunehmen, die wegen ihrer abweichenden Querscheibengestalt cytologisch weniger Ähnlichkeit mit *thummi piger* hat, als diese mit den übrigen Arten der untersuchten Gruppe.

Zusammenfassung

20 Arten der Gattung *Chironomus* werden vier Gruppen (Komplexe) zugeordnet, die sich durch reziproke Translokationen kompletter Chromosomenarme voneinander unterscheiden. Durch morphologische Ana-

lyse der Querscheibenstrukturen der Speicheldrüsen-Chromosomen werden an drei Chromosomenarmen die interspezifischen Strukturunterschiede, überwiegend parakinetische Inversionen, festgelegt. Aus diesen Befunden lassen sich die phylogenetischen Beziehungen der untersuchten Arten rekonstruieren.

Literatur

- ACTON, A. B.: Chromosome inversions in natural populations of *Chironomus dorsalis*. J. Genet. **55**, 261—275 (1957 a); — Sex-chromosome inversions in *Chironomus*. Amer. Nat. **61**, 57—59 (1957 b); — Chromosome inversions in natural populations of *Chironomus tentans*. J. Genet. **55**, 61—94 (1957 c).
- BASRUR, P. K.: The salivary gland chromosomes of seven segregates of *Prosimulium* (Diptera: Simuliidae) with a transformed centromere. Canad. J. Zool. **37**, 527—570 (1959).
- BAUER, H.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Speicheldrüsenchromosomen. (Untersuchungen an den Riesenchromosomen der Dipteren II.). Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **56**, 239—276 (1936); — Chromosomen und Systematik bei Chironomiden. Arch. Hydrobiol. **40**, 994—1008 (1945).
- BEERMANN, W.: Cytologische Analyse eines *Camptochironomus*-Arbasterds. I. Kreuzungsergebnisse und die Evolution des Karyotyps. Chromosoma (Berlin) **7**, 198—259 (1955 a); — Geschlechtsbestimmung und Evolution der genetischen Y-Chromosomen bei *Chironomus*. Biol. Zbl. **74**, 525—544 (1955 b).
- BROWN, M. S.: The relation between chiasma formation and disjunction. Univ. Texas Publ. **40032**, 11—64 (1940).
- CONGER, A. D., and L. M. FAIRCHILD: A quickfreeze method for making smear slides permanent. Stain Technol. **28**, 281—283 (1953).
- DOBZHANSKY, T., and A. DREYFUS: Chromosomal aberrations in Brazilian *Drosophila ananassae*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **29**, 301—305 (1943).
- DUNBAR, R. W.: The salivary gland chromosomes of seven forms of black flies included in *Eusimulium aureum* FRIES. Canad. J. Zool. **37**, 495—525 (1959).
- GOETHGEBUER, A.: *Tendipedinae*. In LINDNER, Die Fliegen der palaearktischen Region. Stuttgart 1937.
- HSU, T. C., and T. T. LIU: Microgeographic analysis of chromosomal variation in a Chinese species of *Chironomus* (Diptera). Evolution **2**, 49—57 (1948).
- KEYL, H.-G.: Untersuchungen am Karyotypus von *Chironomus thummi*. I. Karte der Speicheldrüsen-Chromosomen von *Ch. th. thummi* und die cytologische Differenzierung der Subspezies *Ch. th. thummi* und *Ch. th. piger*. Chromosoma (Berl.) **8**, 739—756 (1957); — Chromosomenumbau und Evolution in der Gattung *Chironomus*. Zool. Anz., Suppl.-Bd. **24**, 280—283 (1960 a); — Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. II. Diagnosen der Geschwisterarten *Chironomus acidophilus* n. sp. und *Ch. uliginosus* n. sp. Arch. Hydrobiol. **57**, 187—195 (1960 b); — Chromosomenevolution bei *Chironomus*. I. Strukturabwandlungen an Speicheldrüsen-Chromosomen. Chromosoma (Berl.) **12**, 26—47 (1961 a); — Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. III. Diagnose von *Chironomus parathummi* n. sp. und Ergänzungen zur Bestimmungstabelle. Arch. Hydrobiol. **58**, 1—6 (1961 b).
- , u. I. KEYL: Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. I. Bestimmungstabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen. Arch. Hydrobiol. **56**, 43—57 (1959).
- , u. K. STRENZKE: Taxonomie und Cytologie von zwei Subspezies der Art *Chironomus thummi*. Z. Naturforsch. **11** b, 727—735 (1956).

- MAINX, F., E. KUNZE u. T. KOSKE: Cytologische Untersuchungen an Lunzer Chironomiden. *Öst. zool. Z.* **4**, 35—44 (1953).
- PATTERSON, J. T., and W. S. STONE: Evolution in the genus *Drosophila*. New York 1952.
- PHILIP, U.: An analysis of chromosomal polymorphism in two species of *Chironomus*. *J. Genet.* **44**, 129—142 (1942).
- STAIGER, H.: Reziproke Translokationen in natürlichen Populationen von *Purpura lapillus* (*Prosobranchia*). *Chromosoma* (Berl.) **7**, 181—197 (1955).
- STONE, W. S.: The dominance of natural selection and the reality of superspecies (species group) in the evolution of *Drosophila*. *Univ. Texas Publ.* **6205**, 507—537 (1962).
- , W. C. GUEST and F. D. WILSON: The evolutionary implications of the cytological polymorphism and phylogeny of the virilis group of *Drosophila*. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **46**, 350—361 (1960).
- STRENZKE, K.: Revision der Gattung *Chironomus* MEIG. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten. *Arch. Hydrobiol.* **56**, 1—42 (1959).
- STURTEVANT, A. H., and T. DOBZHANSKY: Inversions in the third chromosome of wild races of *Drosophila pseudoobscura* and their use in the study of species. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **22**, 448—450 (1936).
- THIENEMANN, A., u. K. STRENZKE: Larventyp und Imaginalart bei *Chironomus* s. s. *Entom. Tidskr.* **72**, 1—21 (1951).
- WARD, C. L.: Chromosome variations in *Drosophila melanica*. *Univ. Texas Publ.* **4445**, 129—174 (1944).
- WASSERMANN, M.: Cytological and phylogenetic relationships in the repleta group of the genus *Drosophila*. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **46**, 842—859 (1960).
- Cytological studies of the repleta group of the genus *Drosophila*. *Univ. Texas Publ.* **6205**, 63—134 (1962).
- WHITE, M. J. D.: Animal cytology and evolution. Cambridge 1954.

Dr. H.-G. KEYL,
Max-Planck-Institut für Meeresbiologie,
74 Tübingen, Melanchthonstr. 36