

Dagsommerfuglenes storsystematik

En oversigt over nyere undersøgelser

af N. P. KRISTENSEN

1. INTRODUKTION

De såkaldte dagsommerfugle, overfamilierne Hesperioidea (= Grypocera) og Papilionoidea (= Rhopalocera), hører til de insekter, hvis systematik på artsniveau er bedst udforsket. Også disse dyrs storsystematik, d. v. s. klassifikationen på underfamilie-, familie- og familiegruppeniveau har været genstand for betydelig opmærksomhed, men meningerne har på dette område været ret stærkt divergerende. Uoverensstemmelserne har vedrørt såvel de reelle problemer om de større gruppers indbyrdes slægtskab som de mere formelle om de enkelte gruppers systematiske rang.

Med hensyn til det sidste har »splitter« og »lumper«-synspunkter eksisteret side om side i lang tid, men systemer med nogen grad af »splitting«, navnlig i nymphalidegruppen (d. v. s. med satyrider, danaider, morphider etc. som selvstændige familier) har nok haft nogen overvægt, sikkert på grund af Seitz-værkets indflydelse. En udpræget »lumper« var f. eks. Hampson i sammenstillingen af den værdifulde 1918-oversigt over sommerfuglefamilierne.

I sidste halvdel af 1950'erne påbegyndte amerikaneren P. R. Ehrlich et forskningsprogram vedrørende dagsommerfuglenes storsystematik, som har været af den største betydning. I en i 1958 publiceret afhandling fremlagde han en klassifikation baseret på undersøgelser af et betragteligt antal (over 50) karakterer i hudskelettet hos ikke mindre end ca. 240 slægter af Papilionoidea (samt nogle hesperioider og natsommerfugle); som model for undersøgelserne tjente et samtidigt offentliggjort arbejde over monarkens (*Danaus plexippus* L.) skeletanatomi.

Kort tid før de nævnte arbejders fremkomst var grundlaget for den moderne »numeriske taxonomi« blevet lagt ved en afhandling af Michener & Sokal (1957), og i de følgende år fik denne systematiske skole tilslutning fra en række (fortrinsvis amerikanske) zoologer hvoriblandt Ehrlich.

Dagsommerfuglenes storsystematik

Numerisk taxonomi er i sin oprindelse en erklæret »fænetisk«* arbejdsretning, som lægger formernes totale indbyrdes »lighed« til grund for klassifikationen. Lighederne mellem de betragtede enheder beregnes maskinellet på basis af meget store karaktersæt. For at tilvejebringe det tilstrækkelige materiale supplerede Ehrlich (delvis i samarbejde med sin hustru) skeletkaraktererne gennem en række undersøgelser over dagsommerfuglenes indre anatomi, atter med et studie over *Danaus* (1961) som model. Tre sammenlignende arbejder publiceredes. De vedrørte dels hovedets muskulatur hos 57 slægter, dels brystets og bagkropsrodens muskulatur hos 32 slægter og dels indre ♂-genitalia hos 23 (eksklusivt nearktiske) slægter. Disse arbejder er rent deskriptive, idet taxonomiske konklusioner er udsendt til seriens sidste del (1967), som indeholder beregningerne, og som omtales nedenfor s. 225. Det er klart, at det store iagttagelsesmateriale, som findes i de Ehrlich'ske arbejder, også er tilgængeligt for systematiske overvejelser ad andre linier end de numerisk-fænetiske, og det må beklages, at de observationer over f. eks. tarmkanal og indre ♀-genitalia, som åbenbart er udført (jfr. Ehrlich, 1961: 138) og som indgår i de endelige beregninger, aldrig er publiceret.

De morfologiske observationer i de ovennævnte arbejder er uden sammenligning det vigtigste grundlag for en moderne klassifikation af dagsommerfuglene. Yderligere værdifulde morfologiske data er imidlertid fremkommet i en række andre nyere arbejder over hudskelet, facetøjne, rygkar etc. Undersøgelser over ikke-morfologiske forhold har indtil videre kun givet ret spinkle storsystematiske resultater, omend visse oplysninger vedrørende f. eks. pigmenter, kromosomtal og adfærdsformer fortjener opmærksomhed.

Foruden de numerisk-fænetiske har et andet sæt taxonomiske arbejdsprincipper vundet betydelig udbredelse de senere år, nemlig den såkaldte fylogenetiske (eller cladistiske) systematik. Grundprincippet i fylogenetisk systematik er, at de systematiske grupper skal være strengt *monofyletiske*, d. v. s. deres medlemmer skal have haft en fælles stamform, *som ikke tillige har været stamform for medlemmer af andre grupper*. Dette kan opnås ved, at man til grund for klassifikationen kun lægger ligheder i de karakterer, som på det betragtede niveau er avancerede, *apomorfe*, og ser bort fra ligheder i karakterer, som på dette niveau er primitive, *plesiomorfe*. En systematisk kategori, som er opstillet på grundlag af medlemmernes lig-

* Det synes mere korrekt at fordanske »phenetic« ved fænetisk end fenetisk, som jeg gjorde i 1970, jfr. fænomen o. a. ord med samme afledning.

heder i plesiomorfe karakterer («symplesiomorfier»), siges at være *parafyletisk* og kan ikke anerkendes i et fylogenetisk system. For en nærmere beskrivelse af metodikkens problemer og terminologi må henvises til fremstillingen i Kristensen (1970) og den mere udførlige i Heie (1969).

Med nærværende oversigt skal der forsøgsvis gøres status over hovedresultaterne af de netop omtalte undersøgelser. De vigtigste af de nye karakterer vil blive beskrevet og grundlaget for foreslåede grupperinger vil blive søgt vurderet på basis af fylogenetiske klassifikationsprincipper. Diskussionen vil væsentligst dreje sig om *familiernes* afgrænsning og indbyrdes forhold, mens underfamilie-niveauet kun kan berøres ret summarisk inden for artiklens rammer.

2. NYE KARAKTERER

2.1. Hudskelet

Det lille sæt ydre morfologiske karakterer (primært vingeribber, ben og labialpalper), som de traditionelle dagsommerfuglesystemer er baseret på, er i alt væsentligt omtalt i Schatz-Röbers monumentale »Die Familien und Gattungen der Tagfalter« (1892). Yderligere større bidrag er givet af Reuter (1896) om labialpalper, Jordan (1898) om antenner og Schultze (1914) om pronotum. Et stort antal karakterer i andre dele af hudskelettet er som nævnt behandlet i Ehrlich's tidligste arbejder (1958a og b); yderligere observationer er gjort af bl. a. Niculescu (1968) og Brock (1971). Her skal kun nogle af de vigtigste resultater nævnes.

Hovedet frembyder kun ret få karakteristika af betydning i den højere klassifikation. De forreste arme af det indvendige skelet, *tentoriet*, er hos nogle former forsynet med dorsale køle eller arme (fig. 1), som giver forøget overflade for antennemusklernes udspring. Maxillarpalperne, d. v. s. palperne på det sæt mundlemmer, der bærer snablen, er som hos andre avancerede sommerfugle stærkt reducerede, men dog i variabel udstrækning (fra 2-leddede til helt forsvundne). Præmentum, det felt på hovedets underside hvorfra de lange labialpalper (simpelthen »palperne« i dagsommerfuglelitteratur) udspringer, kan være membranøst i større eller mindre grad.

I *brystets* (thorax) hudskelet findes mange betydningsfulde karakterer. Den bløde halsmembran, som muliggør hovedets store bevægelighed, afstives i hver side af et oftest L- eller T-formet *cervicalsclerit*; i en enkelt familie (Papilionidae) er disse scleriters nederste arme stærkt forlængede og normalt indbyrdes sammenvoksede i midtlinien (fig. 31).

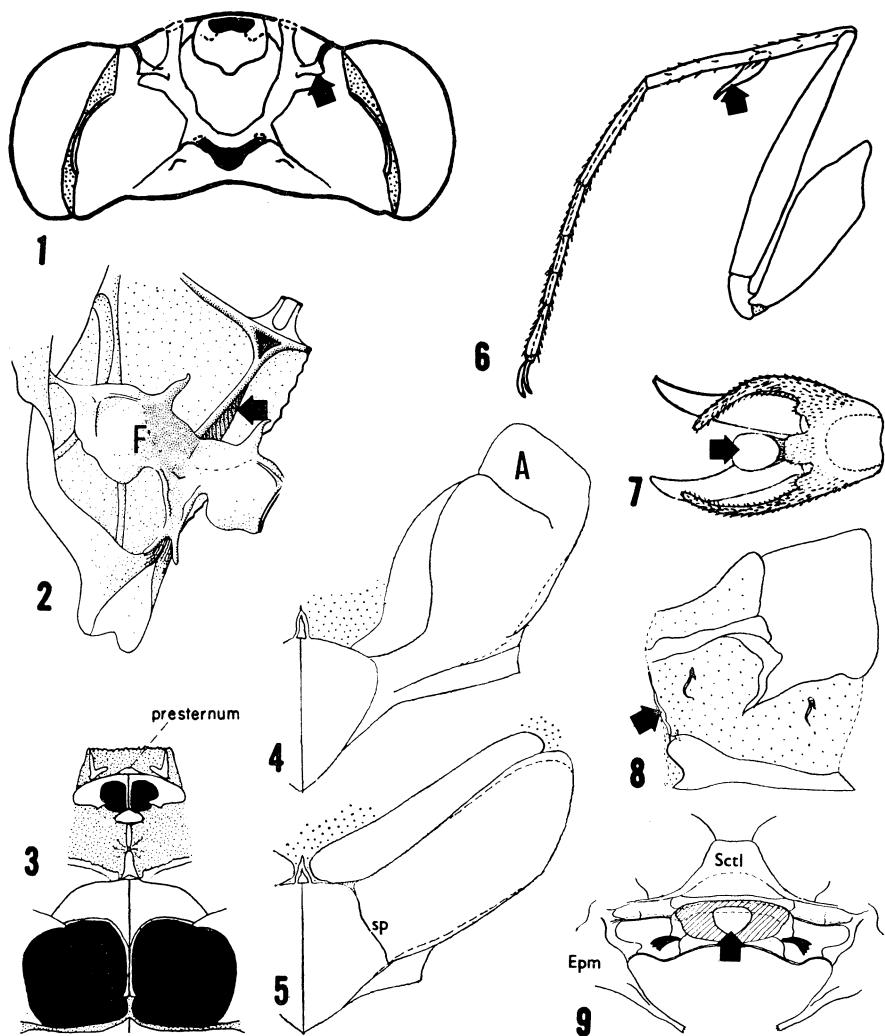


Fig. 1–9. Skeletkarakterer. 1. Hovedet af hesperiiden *Epargyreus*, dissektion. Pil ved den dorsale tentorialarm. 2. Mesosternale endoskelet af *Papilio* bagfra–ovenfra. Pil ved sternallamellen; F: furca. 3. Forreste thoracalafsnit af *Danaus*, nedefra, benene fjernet. 4–5. Mellembrystets sternopleuralafsnit hos hhv. en primitiv hesperiide og en nymphalide; A: anepisternum, mangler hos nymphaliden; sp: præcoxalsutur. 6. Forben af *Papilio* med epifyse (pil). 7. Typisk kloled med arolium (pil) og hårede pulviller. 8. Bagkropsrod af hesperiide, pil ved præspirakulare apodem. 9. Bagkropsrod af nymphalide, ovenfra, pil ved det sekundære sklerit; Sctl: metascutellum; Epm: metepimeron. 1, 3, 6 efter Ehrlich, 2 efter Weber, 4, 5, 8, 9 efter Brock, 7 efter Börner.

På forbrystets overside findes som hos andre højere Lepidoptera et par stærkt hvælvede partier med kraftig hår- og skælklædning, de såkaldte *patagia*. Disse er typisk og oprindeligt sklerotiserede, men er uafhængigt indenfor mange udviklingslinier blevet membranøse i større eller mindre udstrækning.

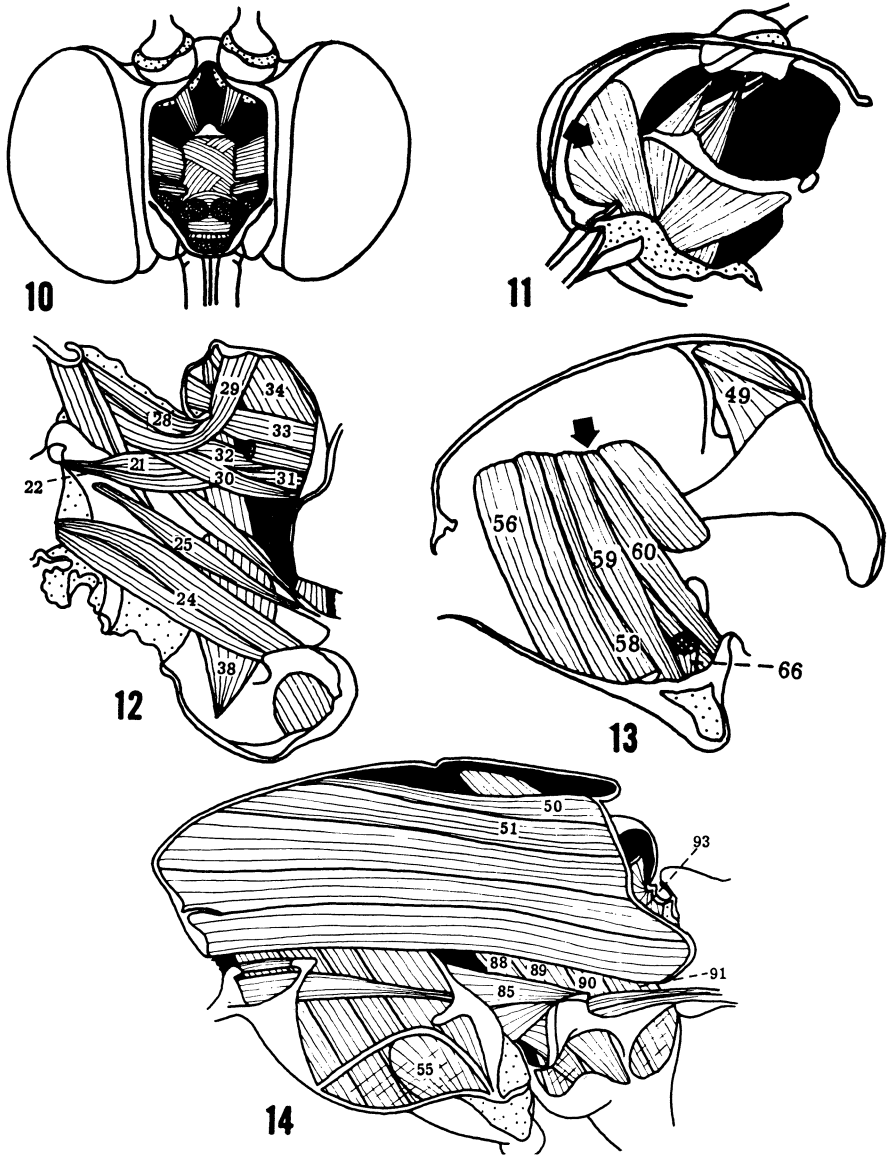
Brystets pleurosternale region er af kompliceret og ret variabel bygning. Som normalt hos insekter er der fra hvert brystleds sternum indkrænget en gaffelformet dannelse, *furca*, hvorfra bl. a. nogle benmuskler udspringer. Furcas arme kan være enkle eller forsynet med udvækster; de er bagtil sammenvokset med pleuron, og afstiver derved brystvæggen. Den foran furca liggende sternaldel er i midtlinien indkrænget til en lodret lamel. I den primitive tilstand (vurderet udfra forholdet hos andre sommerfugle) er lamellens overkant nedløbende mod furcas basis (fig. 14), men hos de fleste dagsommerfugle er den i hvert fald i mesothorax lige og lamellen er kontinuert med furcas stamme (som i fig. 2).

Omgivelserne af den tornformede skeletdannelse, *spina*, som er indkrænget ventralt på grænsen mellem pro- og mesothorax, er hos papilioniderne normalt sklerotiserede (fig. 31). Episternum (det forreste afsnit af pleuron) er foran hoften sammenvokset med sternum. En tværløbende sutur (Ehrlich's »precoxal suture« [fig. 3, 5]), er af Brock (1971) kaldt sekundær sternopleuralsutur; det antages altså ikke, at den adskiller de oprindeligt sternale og pleurale elementer, idet den synes at være en nydannelse hos Nymphalidae-Lycaenidae. Det forreste afsnit af det sammensatte pleurosternum er hos avancerede dagsommerfugle mere eller mindre tydeligt vinkelbøjet i forhold til resten, fig. 3 (Ehrlich kalder dette afsnit »pre-sternum«). Episternum er hos sommerfugle normalt fortil delt af en membranøs kile og/eller en sutur; det øverste derved fremkomne afsnit, »ane-pisternum« (fig. 4), er hos de fleste dagsommerfugle reduceret i mesothorax.

Det er velkendt, at dagsommerfuglenes forben i flere udviklingslinier udviser en påfaldende reduktion, som altid er mest udtalt hos hannerne. Tarsernes leddeling kan udviskes eller ledtallet formindskes; i mange tilfælde mister lemmerne helt deres funktion som gangredskaber. Benets yderste led bærer normalt hos sommerfugle et sæt parrede, simple kløer under hvilke en uparret lap, *arolium*, og et par *pulviller* rager frem (fig. 7); hos nogle dagsommerfugle er arolium og pulviller reduceret. I nogle udviklingslinier er kløerne blevet tvegrenede, hos former med reducerede forben mangler de ofte (evt. findes en enkelt). Forskinnebenene bærer oprindeligt et passivt bevægeligt vedhæng, *epifysen* (fig. 6), som bruges til pudsning af følehornene; hos flertallet af dagsommerfuglene er denne bortfaldet.

Dagsommerfuglenes storsystematik

I *bagkroppen* er der indtil videre kun påvist ret få storsystematisk vigtige karakterer. De forreste bagkropsled er som altid stærkt modificerede. Hos alle dagsommerfugle undtagen pierider strækker en udvækst fra sternum II sig fremad-opad foran det forreste abdominale spirakel (fig. 8).



Mellem bagbrystets rygside og det forreste normale abdominaltergit findes der hos flere familier en sekundær sklerotisering, fig. 9 (Brock, 1971).

Genitalierne har foreløbig kun spillet en beskeden rolle i storsystematikken, da man på grund af deres store variabilitet på lavere niveauer endnu ikke er kommet langt med at rekonstruere deres grundplan for højere systematiske enheder. De hunlige genitalia er slet ikke inddraget i Ehrlich's 1958-studie.

2.2 Muskulatur

Her foreligger Ehrlich'ernes arbejder over de vigtigste muskler i hoved, thorax og bagkropsroden (1962a og b). 13 karakterer i hovedets muskulatur er gennemarbejdet; over halvdelen af disse vedrører »sugepumpens« dilatormuskler (fig. 10), som er overraskende variable m. h. t. størrelse og opsplitning i bundter. Netop denne store variabilitet vanskeliggør imidlertid udnyttelsen af disse karakterer til højere klassifikation, idet det i øjeblikket synes meget svært at klarlægge, hvad der kan anses for grundplanen indenfor hver større enhed. Det samme gælder f. eks. også antallet af antennemuskler, som varierer mellem 4 og 6. Af særlig interesse er forekomsten af en *clypeal snabelmuskel* (fig. 11) hos Papilionidae og Pieridae: Hos det store flertal af sommerfuglene findes tre sæt kraftige muskler, hvis kontraktion aflukker snablens hulrum mod resten af kropshulen, hvilket er en nødvendig forudsætning for, at snablen kan udstrækkes. To af musklerne udspringer fra tentoriet og en fra hovedets sidevæg, men i de ovennævnte familier har den forreste tentoriale muskel (eller et afsnit af denne) skiftet udspring frem til hovedets forside, clypeus; samme forhold er også kendt hos nogle hesperiider. Den fra hovedets sidevæg udgående snabelmuskel er iøvrigt bortfaldet uafhængigt inden for visse delgrupper af alle dagsommerfuglefamilierne.

←

Fig. 10–14. Muskelkarakterer. 10. Hoved af *Parnassius* opskåret fortil, visende sugepumpens muskler. 11. Hoved af papilionide, delt på langs, visende den clypeale snabelmuskel (pil). 12. Halsmuskler af papilionide, bemærk navnlig 21–22, 25 og 38 (jfr. teksten). 13. Laterale muskler i mesothorax hos pieride. Bemærk den snoede muskel 49 samt udspringet af 60 (pil). 14. Pterothorax af lycaenide delt på langs. Bemærk bl. a. de to øverste bundter af den indirekte vingesænker (50–51), den indre dorsale længdemuskel i metathorax (93) og den nedløbende overkant af den mesosternale lamel (som er tænkt gennemsigtig). Alle efter Ehrlich & Ehrlich.

Dagsommerfuglenes storsystematik

For prothorax (inkl. halsregionen) opererer Ehrlich med 15 karakterer, hvoraf enkelte klart kan indses at have storsystematisk interesse, se fig. 12. Muskel 25 fra profurca til cervicalscleritets forreste arm mangler hos alle undersøgte pierider og kun hos dem. Musklerne 21 og 22 mellem cervicalscleritets øverste arm og tentorialbroen er normalt kun utydeligt adskilt (som hos den her afbildede svalehale) eller helt sammenfaldende, men indenfor Nymphalidae-Libytheidae-gruppen er de praktisk talt altid (og sikkert i gruppens grundplan) tydeligt adskilte, med fæster på hhv. over- og undersiden af tentorialbroen. Muskel 38 mellem propleuron og forbenets coxa er parallelt med forbenenes reduktion forsvundet hos hannerne af Riordininae og de fleste Nymphalinae (hos nogle Satyrinae endog hos begge køn). Hos papilioniderne, hvor der findes en sklerotisering lateralt for det prothoracale spina, er der en muskel mellem denne sklerotisering og forbenets coxa.

I de vingebærende brystled, *pterothorax*, har Ehrlich undersøgt 17 muskelkarakterer. Af storsystematisk interesse er bl. a. den relative bredde af det øverste bundt dorsale længdemuskler i mellembrystet (indirekte vingesænker, fig. 14) sammenlignet med det næstøverste, forløbet af den indre dorsale længdemuskel i bagbrystet, udspringet af den bageste tergo-coxale muskel i mesothorax (fig. 13 nr. 60; funktionelt er musklen en indirekte vingehæver, da coxa er fast forbundet med den tilstødende kropsvæg) samt endelig det ejendommelige forhold, at den skrå (korte) dorsale længdemuskel i mesothorax hos alle dagsommerfugle undtagen Lycaenidae er snoet (fig. 13).

For *bagkroppen* er opregnet 14 karakterer. Her skal kun nævnes, at der i dagsommerfuglenes grundplan findes en nedre, kort, dorsal længdemuskel mellem tergum II og III, som er bortfaldet to gange uafhængigt (hos nogle pierider og nymphalider).

2.3. *Indre genitalia*

Her foreligger Ehrlich's 1961-arbejde over de indre ♂genitalia hos en række nearktiske slægter samt de Lesse's noter (1968) om testikelstrukturen hos nogle afrikanske. Der ses at være en betydelig variation i testiklernes farve, længden af udførselsgangene og accessoriske kirtler samt udviklingen af sædblærer. Mest overraskende er måske påvisningen af, at de to siders testikler kan være både sammenvoksede og adskilte inden for en gruppe nærstående former, endog inden for samme art. Gennemgående mønstre af klar storsystematisk relevans har jeg imidlertid ikke kunnet se.

2.4. Tarmkanalen

Tarmkanalen hos dagsommerfugle er undersøgt sammenlignende af Dauberschmidt (1933) og lidt mere udførligt af Homma (1954). Waterhouse omtaler flere repræsentanter for de store dagsommerfuglefamilier i den afhandling (1953), hvor han overraskende påviste eksistensen af en peritrofisk membran hos sommerfugle.

Den peritrofiske membran er en kitin-protein-dannelse, som omgiver føden i midttarmen; det var længe en almindelig opfattelse, at membranen mangler hos de insekter, som kun indtager flydende føde. Membranen kan dannes i en specialiseret region fortil i midttarmen (»type I«) eller over hele midttarmens væg (»type II«).

Resultaterne giver ikke mange holdepunkter for fylogenetiske konklusioner; af størst interesse er nogle specifikke ligheder mellem satyriner og nymphaliner. Begge grupper har normalt mange tydelige (kirtelholdige?) udvækster på midttarmen (fig. 15) og højst en svag »type II« membran; de øvrige egentlige dagsommerfugle (inkl. *Danaus*) har normalt kun simple tværfolder i tarmvæggen samt en veludviklet »type I« membran.

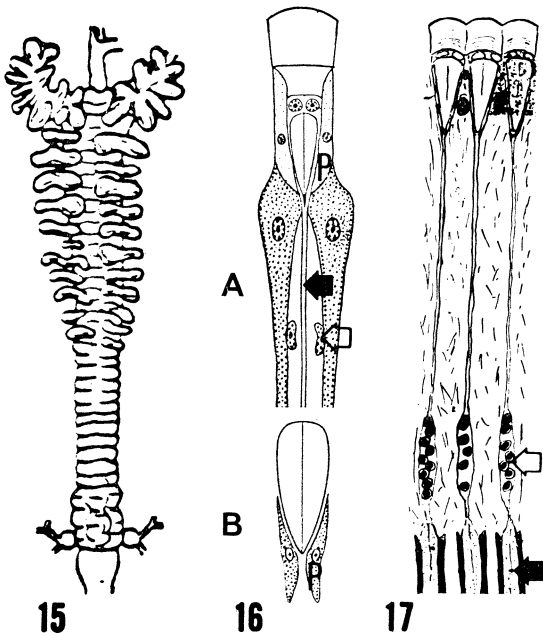


Fig. 15.
Midttarm af nymphalide
(efter Dauberschmidt).

Fig. 16–17.
Facetøjestrukturer.
16. A. Generaliseret
egl. dagsommerfugl.
B. Nymphalin (efter
Yagi & Koyama).
17. Hesperiiide (efter
Ehnbom). Sorte pile ved
rhabdomer, åbne ved
sanscellekerner;
P: irispigmentcelle.

2.5. Nervesystem og sanseorganer

Hjernens ydre form er hos dagsommerfuglene ret karakteristisk (Ehnbom, 1948); »lobi optici«, som væsentligst består af associationscentre forbundet med facetøjnene er kolossalt udviklede; til gengæld er deutocerebrum, som indeholder antennernes centre, langt mindre fremtrædende end hos de højere natsommerfugle. Det er nærliggende at korrelere disse forhold med dyrenes flyvetidspunkt og dermed den relative betydning af syns- og lugtesans, men det er værd at bemærke, at f. eks. zygaenidernes hjerne stemmer overens med de natflyvende »storsommerfugles«.

Der foreligger en omfattende, sammenlignende studie over sommerfuglenes *facetøjne* (Yagi & Koyama, 1963), i hvilken der drages talrige systematiske konklusioner af de morfologiske observationer; desværre er hverken beskrivelser eller de fotografiske illustrationer i alle tilfælde af ønskelig klarhed. Særlig betydning synes indenfor de egentlige dagsommerfugle arrangementet af ommatidiets sanseceller at have, idet deres tværsnit hos Papilionidae og Pieridae skal danne et kors, hos de øvrige familier en roset.* Også udstrækningen af de såkaldte irispigmentceller varierer mellem større grupper; oftest omgiver de kun krystalkeglen, men undertiden tillige det yderste afsnit af sansecellerne (fig. 16).

Påfaldende nok er facetøjnene hos Hesperiiidae bygget efter et fra de øvrige dagsommerfugles helt afvigende princip (jfr. også Ehnbom, 1948). Blandt de vigtigste forskelle skal nævnes, at de såkaldte »*rhabdomer*« (de for en lysmikroskopisk betragtning stavformede dannelser i ommatidiernes midterakse, som dannes af uhyre tynde og tætstillede udløbere fra sansecellernes centralvægge) kun findes i øjets basale del, mens de hos de egentlige dagsommerfugle når krystalkeglen; sansecellernes kerner ligger samlet uden for rhabdomet (smlgn. fig. 16 og fig. 17). Endvidere mangler »cornealprocessen«, en nedadrettet udvækst på den kutikulære linse, som findes hos alle egentlige dagsommerfugle, basalmembranen er meget svagere, synsnervernes forløb lidt anderledes og de perifere facetter er væsentlig mindre end de centrale.

Efter rhabdomernes længde må hesperiidernes øjne henføres til den type, som kaldes »superpositionsøjne« og som overvejende forekommer hos nat-aktive sommerfugle, men som også er påvist hos dagflyvende sphingider (*Macroglossa*-gruppen), hvis øjne iøvrigt i flere henseender ligner bredpandernes meget. De egentlige dagsommerfugles øjne hører

* Således beskrives forholdet, men det forekommer ikke usandsynligt, at det er *rhabdomets* tværsnit, det drejer sig om.

til »appositions«-typen, og denne genfindes hos mange dag-aktive »natsommerfugle« (Syntominae, Zygaenidae, Sesiidae etc.). Man har imidlertid ingen klar forståelse af den funktionelle betydning af de to bygningstyper (Burt & Catton, 1965; Burt, 1967).

2.6. Rygkarret

Sommerfuglenes dorsale blodkar er beskrevet i to nyere arbejder af Hessel (1966, 1969). Som normalt hos insekter er det et muskuløst, rørformet organ, der strækker sig fra bagkroppen frem gennem thorax og ender som en åben sinus foran hjernen; det er i mesothorax og de forreste 7 (♀) eller 8 (♂) bagkropsled forsynet med parrede indstrømningsåbninger, *ostier*.

Af størst systematisk interesse er modifikationerne i mellembrystet. Hos det store flertal af sommerfuglene er rygkarret her kraftigt opadbuet, således at de mesothoracale ostier kommer til at ligge umiddelbart foran det accessoriske *vingehjerte* under scutellum (fig. 18–19). De fleste dagsommerfugle undtagen Papilionidae er meget karakteristiske ved at have karret udvidet i denne region, så det danner et *horisontalt kammer*; endvidere er det karakteristisk, at det foran kammeret liggende karafsnit bøjer tilbage og derefter løber parallelt med det bageste, opstigende afsnit, inden det atter løber fremad mod hovedet. Papilioniderne er de eneste undersøgte sommerfugle, som mangler mesothoracale ostier, og de har heller intet horisontalt kammer; det første er utvivlsomt en sekundær specialisering og det sidste formentlig også, da kammeret forekommer både hos øvrige egentlige dagsommerfugle og hos bredpanderne. Forløbet af karret i mesothorax er indenfor familien utrolig variabelt; hos Parnasiinae danner det kun en flad bue, hos nogle Papilioninae minder konfigurationen mere om de øvrige dagsommerfugles (fig. 29–30).

2.7. Pigmenter

En række undersøgelser over skælpigmenternes kemiske natur og systematiske værdi blev gennemført af Ford i 1940'erne og omtales i hans kendte »Butterflies« (1945 og senere udg.). Det vigtigste resultat på familieniveau er, at samtlige pierider, og kun disse (jfr. også Ford, 1946), har hvide og gule pigmenter af *pterin*-typen; disse er urinsyre-derivater og repræsenterer altså biprodukter fra nitrogenstofskiftet. Fornylig er pteriner også fundet hos nymphaliner af *Heliconius*-gruppen.

Af omtalen af pigmentkaraktererne hos Langer (1958) får man det indtryk, at pterin-pigmenter ikke findes hos Dimorphiinae, hvilket er ukorrekt. De specielle dimorphiin-farvestoffer, flavonerne (ikke-nitrogenholdige forbindelser) optræder *ved siden af*, ikke i stedet for, pteriner.

Dagsommerfuglenes storsystematik

2.8. Kromosomer

Studiet af kromosomtallet og kromosommorfologi er som bekendt i de seneste årtier kommet til at spille en vigtig rolle i systematisk zoologi. Sommerfuglenes kromosomer (fig. 20) er gennemgående ikke særlig lette at undersøge, de er små og ensartede (runde), der er mange af dem, og de delingsstadier, hvor de bedst iagttages, er ofte sjældne efter imagoklækningen. Alligevel kendes der nu et ganske anseeligt antal kromosomformler hos (navnlig dag-) sommerfugle, naturligt nok i første række holarktiske former. Robinson (1971) har givet en nyttig oversigt over de til 1966 kendte kromosomtallet.

Modus (det hyppigst forekommende tal, *ikke* det aritmetiske gennemsnit) for haploide (n) kromosomsæt hos sommerfugle er 31, dernæst følger 30. Det er nærliggende at antage, at modus (eller et meget nærliggende tal) i dette tilfælde er identisk med det oprindelige tal; $n = 31$ er fundet hos repræsentanter for *Micropteryx* og *Hepialus*, $n = 32$ hos en *Eriocrania* og 30 er modus hos vårfluer (Suomalainen, 1969). Den eneste dagsommerfuglefamilie, i hvilken modus afviger fra $n = 31-30$ er Lycaenidae, hvor hyppigste tal er $n = 24-25$, men $n = 29$ kendes dog også. Satyrinae har modus 29.

2.9. Adfærd

Sammenlignende adfærdsforskning har givet vigtige fingerpeg om slægtskabsforhold i mange dyregrupper. Inden for sommerfuglene er dog sådanne undersøgelser endnu kun i deres vorden, og kun Janders arbejde (1966) vedrørende pudsebevægelser synes at have relevans for det her betragtede emne. Flertallet af sommerfuglene pudser følehorn ved at gnide dem mellem skinneben og epifyse (jfr. s. 205) og dette gælder også hesperiider og papilionider. Hos de øvrige dagsommerfugle mangler epifysen. De undersøgte pierider pudser slet ikke følehorn, men hos Nymphalidae-Lycaenidae er der udviklet en ny pudsebevægelse, idet antennen gribes med mellembenet og gnides af i vinklen mellem femur og tibia (fig. 21). Det er værd at bemærke, at dette også gælder hunner med relativt veludviklede forben.

2.10. Værtsplanterelationer

En oversigt over de egentlige dagsommerfugles larvевærtsplanter er givet af Ehrlich & Raven (1965). Som det kunne forventes, er det et gennemgående mønster, at grupper af nært beslægtede sommerfugle lever på nært beslægtede planter eller på planter, som uden at stå hinanden nær systema-

tisk dog stemmer overens ved at indeholde visse specifikke substancer (f. eks. sennepsolier, som findes hos medlemmer af både korsblomst- og tropæolumfamilien, der tjener som føde for *Pieris*-larver). Det erkendes, at disse mønstre stort set næppe tillader vidtgående fylogenetiske konklusioner, hverken vedrørende dyrene eller planterne, men i nogle tilfælde er de dog fremført som støtte for teorier om slægtskabsforhold baseret på andre data. Således er det anført som en specifik lighed mellem nymphalide-underfamilierne Satyrinae og Morphinae, at deres larver overvejende lever på enkimbladede. Inden for Lycaenidae (s. lat.) er et par delgrupper karakteriseret ved stærkt specialiseret fødevalg; den ene lever eksklusivt af lichener, den anden er altid rovdyr.

3. ER HESPERIOIDEA + PAPILIONOIDEA EN NATURLIG ENHED?

Ovenstående spørgsmål har naturligvis været stillet mange gange i tidens løb, men endnu kan det ikke besvares med fuld sikkerhed. Med lighedspunkter som de brede vinger og dag-aktiviteten kan der selvfølgelig ikke stilles meget op. De klassiske strukturelle karakterer, som forener grup-

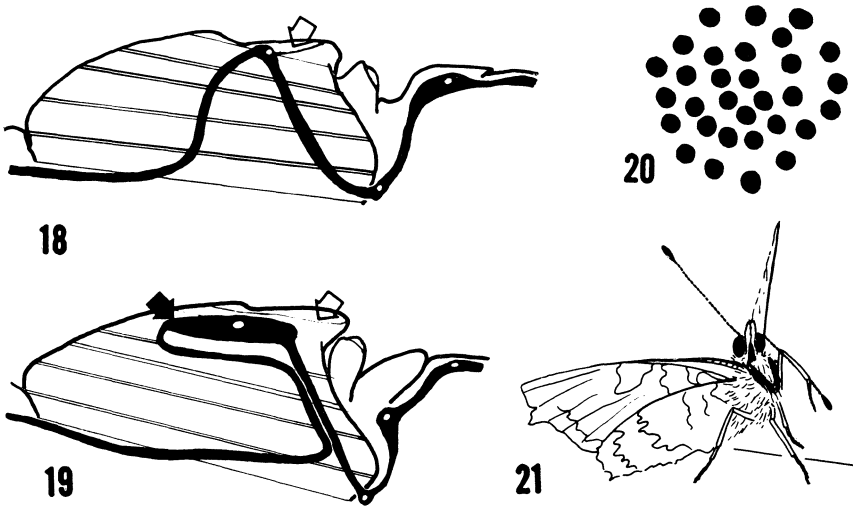


Fig. 18–19. Parti af rygkarret hos hhv. en tortricide og en hesperiide. Sort pil ved det horisontale kammer, åbne ved vingehjerterne (efter Hessel). Fig. 20. Kromosomer af *Polygonia*-art (meiotisk metafase), $n = 31$ (efter Maeki & Remnigton). Fig. 21. Antennepudsende nymphalide (efter Jander).

perne, er de mod spidsen fortykkede antenner og bortfaldet af et egentligt vingekoblingsapparat; begge er noget tvivlsomme. Manglen af et vingekoblingsapparat hører nemlig ikke til hesperiidernes grundplan, idet familiens primitiveste delgruppe, Euschemoninae (som kun indeholder den australske art *Euschemon rafflesiae* Macleay, fig. 23) hos ♂ har et veludviklet frenulum og retinaculum. Heller ikke de subapicalt fortykkede hesperiide-antenners lighed med papilionoidernes synes særlig specifik, og netop hos *Euschemon* er fortykkelsen lidet markant.

Kiriakoff (1946, 1948) har direkte argumenteret mod en nærmere forbindelse mellem de to grupper, og han placerede Hesperiiidae ved siden af Thyrididae i familiegruppen Pyraliformes (dette arrangement kan ses i Forster-Wohlfahrt's almene del, 1954: 181). Imidlertid har Hinton (1952, 1955) påvist, at Kiriakoffs præmisser (forskelle i krog-arrangementet på larvernes gangvorter) ikke er holdbare. På grundlag af forskellene i facetøjets bygning kan der næppe drages vidtgående konklusioner i øjeblikket. At henføre hesperiiderne til samme udviklingslinie som sphingiderne, som Yagi & Koyama (1963) gør på grund af overensstemmelserne med *Macroglossa*-gruppen, forekommer i hvert fald ikke velovervejet.

For et nært slægtskabsforhold mellem de to grupper taler navnlig en specifik lighed i udformningen af den metathoracale furca (de såkaldte sekundære arme er sammenvokset bagtil i midtlinien [Brock, 1971]), rygkarrets forløb i mesothorax og det her lokaliserede »horisontale kammer« (som ganske vist mangler hos svalehalerne og findes hos nogle, men ikke alle, Cossidae [Hessel, 1969]), formen af hjernen samt den snoede rygmuskel i mesothorax.

Niculescu har (1968, 1970) lagt megen vægt på reduktionen af det mesothoracale anepisternum (som han kalder »parasternum«); han sammenfatter endog hesperiiderne og Papilionoidea til underordenen »Aparasternaria«, som stilles over for samtlige andre sommerfugle (»Parasternaria«). Imidlertid er denne reduktion sikkert foregået uafhængigt flere gange inden for grupperne; primitivere hesperiider har skleritet ret veludviklet (fig. 4; Brock, 1971) og også hos nogle Papilionoidea er det tydeligt.

Både hesperiider (Ehrlich, 1960) og nogle primitivere repræsentanter for de egentlige dagsommerfugle (spec. svalehaler samt *Calinaga*) har veludviklede dorsale tentorialarme. Denne karakter er imidlertid meget svær at vurdere som apo- resp. plesiomorfi på dette niveau. Dorsale tentorialarme findes hos primitive vårfluer og andre holometabole insekter samt hos de fleste Eriocranoidea (Kristensen, 1968), men de kendes ikke blandt primitive heteroneure sommerfugle; der *kan* altså være tale om en for dagsommerfugle s. lat. specifik nydannelse.

Som nævnt genfindes den for Papilionidae-Pieridae så karakteristiske clypeale snabelmuskel hos nogle, men ikke alle, hesperiider (*Pyrrhopyge*; Ehrlich & Ehrlich, 1962). Det må foreløbig stå åbent, om der er tale om en konvergens, eller om musklen faktisk er en synapomorfi for Hesperioidea-Papilionoidea og blot sekundært er bortfaldet hos nogle medlemmer af begge grupperne.

Yderligere undersøgelser må vise, om dagsommerfuglene i videre forstand vil kunne betragtes som en sikkert monofyletisk gruppe. Blandt de vigtigste uløste opgaver er i denne sammenhæng beskrivelsen af en lang række karakterer hos *Euschemon*, uden hvilken hesperiidernes grundplan ikke kan rekonstrueres tilfredsstillende.

4. PAPILIONOIDEA-SYSTEMET EFTER EHRLICH (1958) OG DETS PROBLEMER

Den klassifikation af Papilionoidea, som Ehrlich opstiller i sin 1958-afhandling, er baseret på en traditionel vurdering af gruppernes større eller mindre indbyrdes »lighed« m. h. t. de på dette tidspunkt kendte karakterer. For et stort antal af disse er der i en tabel (s. 328–329) angivet, hvad forfatteren anser for den primitive resp. specialiserede tilstand; et par tvivls-

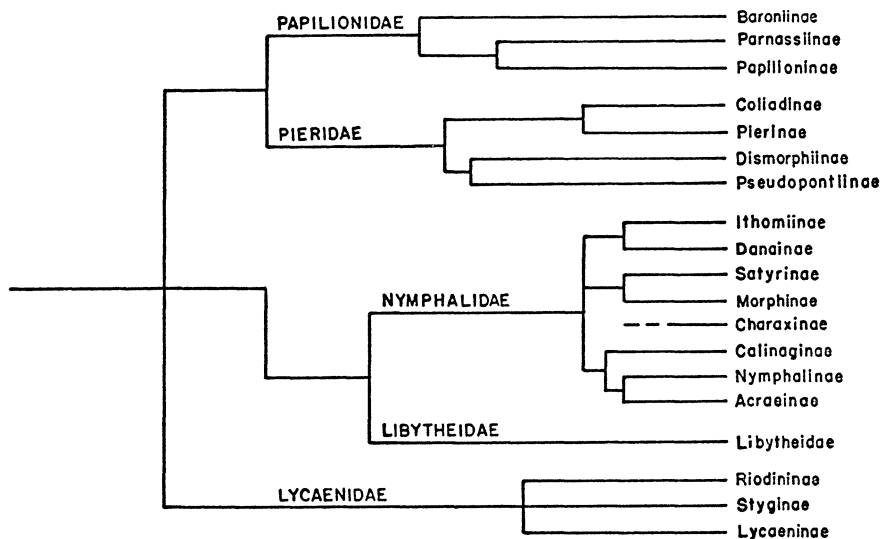


Fig. 22. Ehrlich's 1958-klassifikation af Papilionoidea (NB Calinaginae og Charaxinae skulle have været ombyttet).

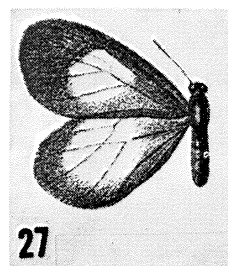
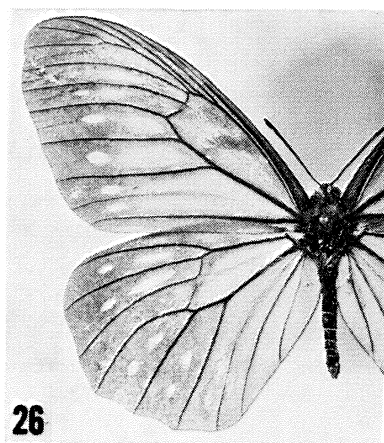
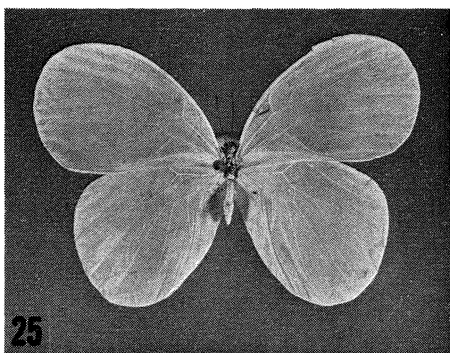
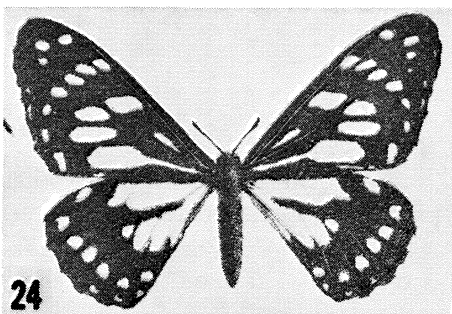
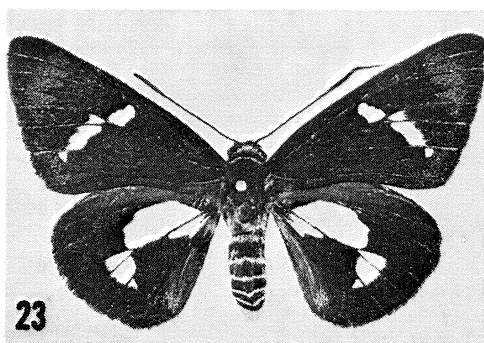


Fig. 23–27. »Enerne« i de store dagsommerfuglefamilier. 23 *Euschemon*, 24 *Baronia*, 25 *Pseudopontia*, 26 *Calinaga*, 27 *Styx*. 23, 25, 26 orig.; 24, 27 efter Seitz.

tilfælde diskuteres, men bemærkelsesværdigt nok siges det (s. 330), at afgørelsen var »In most cases ... relatively simple«. Til trods herfor får disse vurderinger altså ingen konsekvenser for karakterernes anvendelse ved opbygningen af systemet. Fig. 22 viser Ehrlich's grafiske fremstilling af dette.

I 1958-klassifikationen opereres med kun 5 familier af egentlige dagsommerfugle: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Libytheidae og Ly-

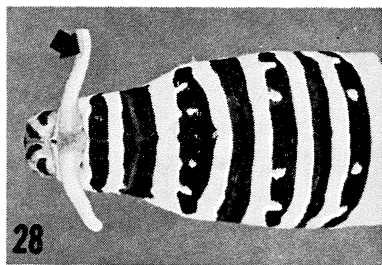


Fig. 28.
Forende af *Papilio*-larve, pil ved
osmateriet (orig.).

caenidae. Her skal gives en diskussion af familiernes afgrænsning, primære opdeling og indbyrdes relationer, hvori også andre karakterer end de i Ehrlich's oprindelige afhandling omtalte vil blive inddraget.

4.1. *Papilionidae*

Denne relativt lille families medlemmer er meget forskelligartede; til trods herfor er familien både fænetisk og fylogenetisk en velafgrænset enhed. Som autapomorfier for den (d. v. s. avancerede karakterer, den ikke deler med andre) kan nævnes:

- 1) Larvernes *osmaterium*, et udkrængeligt, typisk gaffelformet og stærkt farvet organ placeret bag hovedkapslen (fig. 28). Det er et forsvars-våben, som udkrænges og afgiver et stærkt lugtende sekret, når larven forstyrres (yderligere diskussion i Crossley & Waterhouse, 1969).
- 2) På de yderste benled er arolium og pulviller reduceret.
- 3) Rygkarret mangler i mesothorax både horisontalt kammer og ostier (fig. 29–30, jfr. s. 211).

Et par detaljer i brystmuskulaturen (den betydelige bredde af det øverste bundt af mesothoracale vingesænkere samt det næsten lodrette forløb af den metathoracale indre dorsale længdemuskel, pterothoracale karakterer 4 og 5 hos Ehrlich, 1962) kan måske også betragtes som autapomorfi for *Papilionidae*.

Meget karakteristisk for familiens medlemmer er som nævnt, at de to cervicalskleriters nederste arme er stærkt forlængede og sammenvoksede på halsens underside, så de danner en kontinuert bro (fig. 31). Ehrlich angiver, at denne undertiden er svag eller afbrudt i midten, men det siges ikke, hos hvilke former dette er observeret. Det er formentlig et primitivt træk hos sommerfugle, at cervicalskleriternes nederste hjørner er i meget nær kontakt

med hinanden, men den direkte sammenvoksning hos svalehalerne er sikkert, som Ehrlich antager, en specialisering. Spørgsmålet er så, om sammenvoksningen er sket flere gange uafhængigt inden for gruppen, eller om de nævnte tilfælde af ufuldkommen forbindelse er sekundære; i sidstnævnte tilfælde vil altså skleritbroen kunne betragtes som en autapomorfi for familien.

Svalehalerne har som de eneste egentlige dagsommerfugle bevaret epifysen på fortibia, hvilket er en god *bestemmelses* karakter.

Familien deles af Ehrlich i tre underfamilier: Baroniinae, Papilioninae og Parnassiinae. Førstnævnte omfatter kun en enkelt art, *Baronia brevicornis* Salvin (fig. 24) fra Mexico, og er formentlig søstergruppe til de to andre tilsammen. *Baronia* udviser en række påfaldende primitive træk, maxillarpalpen er toleddet (enestående blandt egentlige dagsommerfugle), i bagvingen er to vannalribber bevaret (det er karakteristisk for alle andre svalehaler, at der kun er en), den mesosternale lamel er nedløbende mod furcas basis (som den dog ikke når), og metafurcas arme har ingen sekundære udvækster. Prospinas omgivelser er ikke sklerotiserede (autapomorfi?).

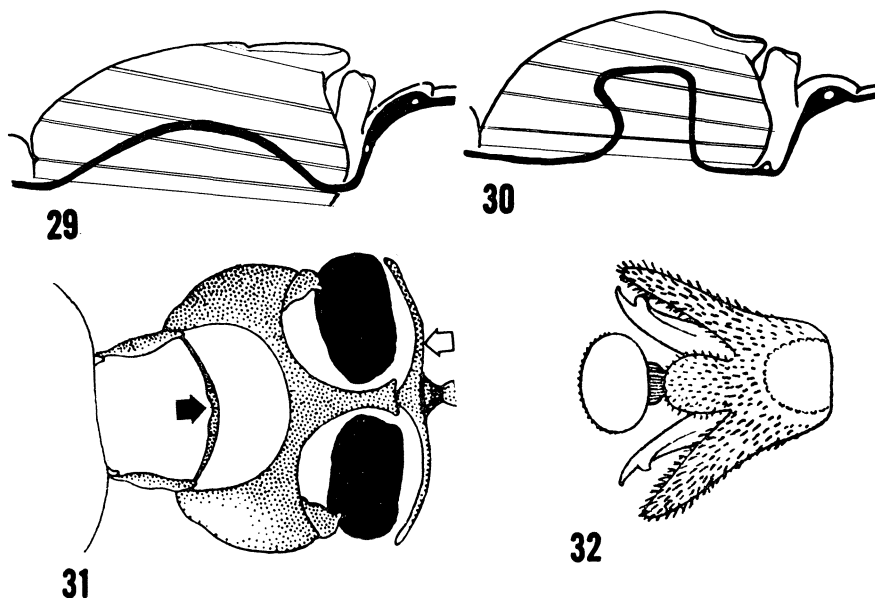


Fig. 29–30. Rygkarret af hhv. *Parnassius* og en papilionin (*Battus*) (efter Hessel). Fig. 31. Forbryst af *Papilio nedefra*, sort pil ved halsens skleritbro, åben ved sklerotiseringen lateralt for spina (efter Weber). Fig. 32. Kloled af pieride, nedefra (efter Börner).

4.2. *Pieridae*

Også denne middelstore familie er særdeles veldefineret. Vigtige autapomorfier er:

- 1) Kløerne er tydeligt tvegrenede (fig. 32).
- 2) Der findes en membranøs kile bagtil i pronotums midte.
- 3) Det »præspirakulære apodem« (se s. 206 og fig. 8) er bortfaldet.
- 4) Musklen mellem profurca og cervicalscleritets forreste arm er bortfaldet (fig. 12 nr. 25).
- 5) Vingskællene indeholder pigmenter af pterin-gruppen (jfr. s. 211).

Endvidere kan som en detalje nævnes, at udspringet af den mesothoracale tergo-coxale muskel 60 (fig. 13) ligger delvis *bag* udspringet af den store ydre (tergo-trochanterale) ben-bøjemuskel, mens det hos alle andre dagsommerfugle ligger helt lateralt for sidstnævnte.

Pieridernes forben er ligesom papilionidernes kraftige gangben hos begge køn, men de mangler som nævnt epifysen; en ny antenne-pudsningstype synes ikke udviklet inden for familien.

Ehrlich deler pieriderne i 4 underfamilier: Pseudopontiinae, Dismorphiinae, Pierinae og Coliadiinae. Førstnævnte indeholder kun en art, *Pseudopontia paradoxa* Felder fra tropisk Afrika (fig. 25), mens Dismorphiinae er næsten rent neotropisk, dog med en enkelt palæarktisk slægt, *Leptidea*. Disse to underfamilier danner måske tilsammen en monofyletisk enhed, da de stemmer overens i avancerede træk i de hanlige genitalia (tegumen stærkt reduceret; unculus tvegrenet; valverne sammenvokset ventralt), detaljer i bagkropsmuskulaturen og mangel af sporer på bagskinnebenene. *Pseudopontia* er iøvrigt en besynderlig sommerfugl med udtalte autapomorfier i ribbenettet; antennerne er meget korte og praktisk talt ikke fortykkede i spidsen. Det store flertal af pieriderne hører til Pierinae og Coliadiinae, som meget groft udtrykt omfatter hhv. de »hvide« og de »gule« slægter. I hvert fald Coliadiinae er imidlertid højst sandsynligt ingen monofyletisk enhed, da dens vigtigste diagnostiske karakter er tilstedeværelsen af sklerotiserede patagia, hvilket (jfr. s. 205) nok er en primitiv karakter.

4.3. *Nymphalidae*

Familien Nymphalidae sensu Ehrlich er efter vor nuværende viden den artsrigeste blandt dagsommerfuglene. Dens vigtigste autapomorfe karakterer er:

- 1) Forbenene hos ♂ altid reducerede, med kloløse tarser.
- 2) Puppen ikke fæstet til underlaget ved et silkebælte, normalt ophængt alene ved hjælp af cremastertornene (fig. 33).
- 3) Antenneleddene (i hvert fald flertallet af disse) har på undersiden typisk to aflange gruber, som kan være parallelsidede eller afsmalnende mod leddets ender (evt. ikke på forkanten); deres kanter danner fremstående køle. I den formentlig primitiveste tilstand (*Calinaga*, *Acraeinae*) er gruberne smalt, men tydeligt adskilt, og der findes en midtstillet længdekøl på det umodificerede parti mellem dem. Hos det store flertal mødes gruberne i midtlinien, inderkanterne er altså sammenfaldende med midterkølen (fig. 34–35). Hos enkelte satyriner er disse overflademodifikationer sekundært udviskede (Jordan, 1898).

En tydelig adskillelse af halsmusklerne 21 og 22 (jfr. s. 208 og fig. 12) hører sandsynligvis også til familiens grundplan og er vel at betragte som autapomorfi.

Klassifikationen inden for familien er meget vanskelig. Ehrlich opregner 8 underfamilier: *Danainae*, *Ithomiinae*, *Satyrinae*, *Morphinae*, *Calinaginae*, *Charaxinae*, *Nymphalinae* og *Acraeinae*. Som bekendt bliver alle disse grupper mange steder behandlet som selvstændige familier, og det samme gælder f. eks. *Amathusia*- og *Brassolis*-gruppen i *Morphinae* samt *Apatura*-, *Argynnis*- og *Heliconius*-gruppen i *Nymphalinae*. Imidlertid er forskellene mellem alle disse grupper kun små, og forholdene kompliceres ved flere karakterers variation på tværs af hinanden; utvetydige konvergensfænomener er f. eks. den »åbne« bagvingemidtcelle, som er opstået uafhængigt inden for *Morphinae*, *Charaxinae* og *Nymphalinae*. Nymphalidelarverne er meget forskelligartede. Gruppekarakteristiske specialiseringer er f. eks. den mere eller mindre udpræget kløftede bagkropsspids hos *Satyrinae*, *Morphinae*, *Calinaginae* (Ehrlich, 1958c), nogle *Charaxinae* og enkelte *Nymphalinae* (f. eks. *Apatura*, det er altså forkert, når Ehrlich anfører, at dette træk generelt mangler hos underfamilien i hans afgrænsning) og grenede torne hos mange *Nymphalinae* og *Acraeinae*. Begge dele er omtalt af Clark (1946–47) i hans summariske forsøg på at klassificere nymphalide-gruppen, men en mere udførlig og kritisk sammenstilling af den store mængde spredte larvebeskrivelser er i høj grad påkrævet, før sikre resultater kan nås ad denne vej.

Hvad der i øjeblikket med rimelig sikkerhed kan siges er, at *Calinaginae* (med den ene art *Calinaga buddha* Moore fra Himalaya, fig. 26) og de overvejende neotropiske *Ithomiinae* synes at stå nymphalidernes grundform

nærmest; det er f. eks. kun i disse grupper, man finder ♀♀, som har fuldt udviklede forben med normale kløer. Danainer og Ithomiiner repræsenterer måske én udviklingslinie. Som synapomorfier for dem kan anføres en ud-buling bag på *meron* (det bageste lårparti på de pterothoracale ben) og bortfald af den korte nederste længdemuskel mellem bagkroppens tergum II og III. Også i adfærd, f. eks. i de voksne dyrs reaktion på visse duftstoffer, er der påvist ligheder mellem i hvert fald nogle repræsentanter for de to grupper (nærmere i Gilbert & Ehrlich, 1970). Ligeledes anses morphinerne og satyrinerne for at være nærbeslægtede, bl. a. fordi begge grupper normalt har simplificerede, tandede valver og enkimbladede larve-foderplanter (undtagelser findes); flere andre ligheder opregnes af Ehrlich, men det drejer sig om primitive karakterer. De øvrige underfamiliers indbyrdes forhold er i øjeblikket ganske uklare. De af Ehrlich (1958b 8c) påpegede ligheder mellem Calinaginae og Satyrinae-Morphinae er vist alle symplesiomorfier. Nymphalinae er den mest heterogene og dårligst definerede af grupperne, og det er nærliggende at tro, at den er parafyletisk. Muligvis tilhører alle nymphalidegrupperne med undtagelse af danaine-ithimiine-linien en monofyletisk gruppe. Som nævnt s. 209 viser de undersøgte Nymphalinae og Satyrinae specifikke overensstemmelser i midttarm og peritrofisk membran. Undersøgelser af disse organer hos morphiner, acraeiner og navnlig *Calinaga* vil være af stor interesse.

Yagi & Koyama anfører (1963) forekomsten af en såkaldt »subproces« på facetøjets cornealproces som en systematisk vigtig lighed mellem Satyrinae og Danainae; i sidstnævnte gruppe findes subprocessen dog kun undertiden, og beskrivelsen af den er meget uklar.

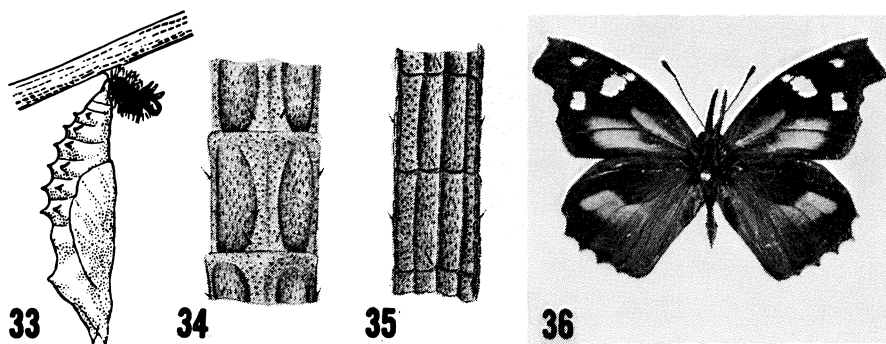


Fig. 33. Puppe af nymphalide (efter Bourgogne). Fig. 34-35. Antenneled fra undersiden af hhv. *Calinaga* og højere nymphalide (efter Jordan). Fig. 36. *Libythea* (orig.).

Som nedenfor omtalt bør Ehrlich's familie Libytheidae formentlig betragtes som en stærkt specialiseret underfamilie af Nymphalidae.

4.4. *Libytheidae*

Til denne familie regnes kun slægten *Libythea* med en halv snes arter udbredt i alle verdensdele. De voksne sommerfugle er ensartede i habitus og meget karakteristiske (fig. 36). Labialpalperne er påfaldende lange, hannerens prothoracale ben stærkt reducerede, forkanten af mellembrystets rygside står næsten vertikal, metatergum er dækket af mesotergum etc. etc.

Ehrlich var i 1958 klar over, at Libytheidae står Nymphalidae meget nær, men besluttede at give gruppen familierang på grund af nogle af de thoracale specialiseringer, som ikke har sidestykke inden for nymphaliderne. For en fylogenetisk betragtning er det imidlertid afgørende, at alle *Nymphalidae's* autapomorfier (*reducerede ♂-forben, kølede antenner, puppeophæng m. v.*) *genfindes hos Libytheidae*. Konsekvensen heraf må være, at sidstnævnte »familie« må betragtes som en underordnet delgruppe af Nymphalidae, hvorefter den altså højst kan få underfamiliestatus.

Libythea har ligesom Satyrinae, men i modsætning til de øvrige af Yagi & Koyama undersøgte Nymphalidae korte iris-pigmentceller i facetøjnene; dette synes at repræsentere den plesiomorfe tilstand inden for de egentlige dagsommerfugle.

4.5. *Lycaenidae*

Denne familie er ligesom Nymphalidae overordentlig artsrig. Dens vigtigste autapomorfier er:

- 1) Antennens basis berører facetøjets rand; i flere delgrupper er øjet ligefrem indbugtet på dette sted.
- 2) Hovedets forside (mellem øjnene) er mindre hvælvet end hos andre dagsommerfugle.
- 3) Patagia er altid helt membranøse; det er de ganske vist også hos de fleste papilionider og pierider, men næppe i disse familiers grundplan.
- 4) Den korte skrå rygmuskel i mesothorax er ikke snoet som hos andre dagsommerfugle (jfr. fig. 13); det skal dog tilføjes, at kun repræsentanter for Riodininae og mere avancerede delgrupper af Lycaeninae er undersøgt m. h. hertil.

Kromosomtal-modus er som nævnt s. 212 lavt, $n = 24-25$. Desværre kendes tallene ikke for de primitiveste former (*Styx*, *Liphyra*-gruppen etc., jfr. nedenfor). De meget høje tal hos nogle arter i slægter som *Lysandra* (op til $n = 191$) og *Agrodiaetus* er utvivlsomt sekundære fænomener.

Det er et udmærket *diagnostisk* fællestræk for lycaeniderne, at overkanten af den mesothoracale sternallamel er nedadbuget til furcas basis (fig. 14); en lignende primitiv udformning er blandt egentlige dagsommerfugle iøvrigt kun bevaret hos *Baronia*, hvor dog som nævnt lamellen er fastvokset med furcastammens nederste del.

Lycaeniderne deles i Ehrlich's system i kun tre underfamilier: Styginae, Riodininae (= Nemeobiinae) og Lycaeninae. Styginae indeholder alene arten *Styx infernalis* Staudinger (fra Andesbjergene, Peru), et sjældent og ejendommeligt udseende dyr (fig. 27), der tidligere har været anset for en pieride. Riodininae er karakteriseret ved, at hannernes forben er stærkt reducerede (mindre end halvt så lange som mellem- og bagben), deres pleuro-coxalmuskel er bortfaldet, og deres coxae danner et fremspring under ledforbindelsen med trochanter (fig. 39). Gruppen, hvis medlemmer habituelt er utrolig forskelligartede, har hovedforekomst i Sydamerika. Ehrlich's tredje underfamilie, Lycaeninae, synes meget uklart afgrænset og er måske parafyletisk. Clench (1955) har fra denne gruppe udskilt to familier (han betragter Lycaenidae sensu Ehrlich som en familiegruppe), Liptenidae og Liphyridae; den førstnævnte er eksklusivt, den anden overvejende afrikansk. Fælles for de to grupper er det, at bagbenenes sporer (som hører til dagsommerfuglenes grundudstyr) er bortfaldet, iøvrigt drejer det sig om meget forskellige former. Inden for begge grupperne findes der slægter, hvor hannerne har tydeligt segmenterede fortarsler med veludviklede kløer; det samme er tilfældet hos *Styx*, men hos alle andre lycaenide-hanner er fortarslernes led sammenvokset og kløerne reduceret. Nogle liphyriner er iøvrigt ejendommelige ved at have tvegrenekløer ligesom pieriderne. Alle liptenin-larver lever af lichener, mens liphyr-

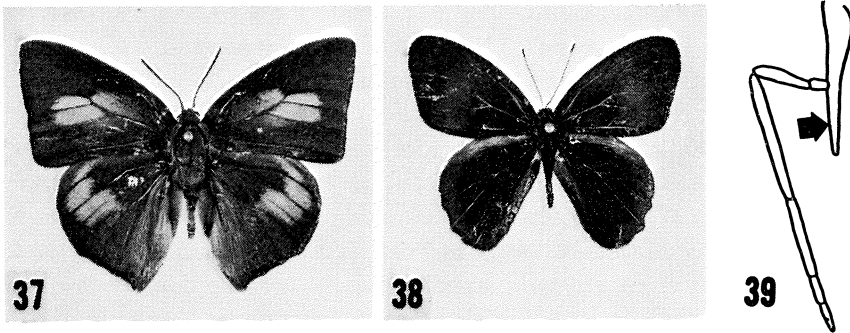


Fig. 37. *Curetis* (orig.). Fig. 38. *Euselasia* (orig.). Fig. 39. Forben af riodinin-♂, pil ved coxalfremspringet (efter Ehrlich).

Dagsommerfuglenes storsystematik

rin-larverne er rovdyr. Også den orientalske slægt *Curetis* (fig. 37) udskilles af flere forfattere som en selvstændig enhed (på familie- eller underfamilieplan); Shirôzu & Yamamoto (1957) påpeger slægtens lighed med Nymphalidae i puppemorfologi (mellembenet berører facetøjet) og med Riodininae i de hanlige genitalia (tilstedeværelsen af en transtilla-lignende dannelse). Yderligere lighed med Riodininae udviser *Curetis* ved at have svagt udtrukne ♂-coxae (Ehrlich, 1958). Yagi & Koyama finder, at slægten afviger påfaldende fra de øvrige af dem undersøgte lycaeniner ved at have orangebrunt, ikke chokolade- eller purpurbrunt irispigment. *Curetis* har iøvrigt kromosomtallet $n = 29$, det nærmeste nogen undersøgt lycaenide kommer dagsommerfuglenes modus.

Det skal endelig bemærkes, at visse moderne forfattere indtager en helt ekstrem »splitter«-holdning m. h. t. Lycaeninae sensu Ehrlich. Således opdeler Stempffer de afrikanske lycaeniner i ikke mindre end 14 »underfamilier«, men disses indbyrdes relationer er ganske uklare.

4.6. Familiernes indbyrdes slægtskab

Ehrlich's eneste konklusioner vedrørende familiernes indbyrdes relationer er, at Papilionidae-Pieridae og Nymphalidae-Libytheidae er nært beslægtede; han lader disse to linier have fælles udspring med Lycaenidae (fig. 22). Som ovenfor sagt er *Libythea*'s relation til nymphaliderne således, at slægten for en fylogenetisk betragtning ligefrem må være en underordnet delgruppe af disse; et nærmere *fylogenetisk* slægtskab mellem papilionider og pierider er derimod langt mindre evident. Som ligheder anføres de i begge køn kraftigt udviklede forben, manglen af et »præsternum« og tabet af præcoxal-suturen (desuden nogle ensartede »tendenser« m. h. t. udviklingen af patagia, labialsklerit, prospinasternum etc., men her er altså ikke tale om præcise ligheder mellem familiernes grundplaner). De to første karakterer er imidlertid af Ehrlich selv (s. 328) erkendt som primitive og ifølge Brock (1971) er præcoxalsuturen en for Nymphalidae-Lycaenidae speciel dannelse og altså ikke noget oprindeligt, som er gået tabt hos Papilionidae-Pieridae.

Der findes imidlertid to andre ligheder mellem papilionider og pierider, som *kunne* tale for et nærmere fylogenetisk slægtskabsforhold mellem disse: Tilstedeværelsen af den clypeale snabelmuskel og de i tværsnit korsformede sansecellebunder i facetøjet. Begge er imidlertid problematiske. Den førstnævnte karakter er en utvetydig apomorfi inden for Lepidoptera, men da den som nævnt også findes hos nogle hesperiider, er det et åbent spørgsmål, om den ikke har hørt til grundplanen for dagsommerfugle s. lat. (og i så fald er jo dens fravær hos Nymphalidae-Lycaenidae en synapomorfi for

disse). Et rosetformet tværsnit af ommatidiets sansecellebundet synes ifølge Yagi & Koyama at være reglen blandt sommerfugle; korsformen altså en apomorfi. Det ville dog være meget ønskeligt at få disse forhold klarere beskrevet ved hjælp af elektronmikroskopiske undersøgelser.

Pieridae stemmer på den anden side overens med Nymphalidae-Lycaenidae i flere avancerede træk, som det ville være nærliggende at tyde som ægte synapomorfier:

- 1) Forskinnebenenes epifyse er bortfaldet.
- 2) Forvingens bageste vannalribbe er aldrig fri til randen.
- 3) Den prospinasternale-procoxale muskel er bortfaldet.
- 4) Maxillarpalperne har maksimalt 1 led.
- 5) Der findes et sekundært udviklet dorsalt sklerit bag mellembrystets rygside.

Ifølge det, som er sagt ovenfor, vil yderligere følgende træk kunne betragtes som synapomorfier for Nymphalidae-Lycaenidae:

- 1) I hvert fald ♂-forbenene noget formindskede (antennepudsning hos begge køn overtaget af mellembenene).
- 2) Der findes en præcoxal sutur (Brock, 1971: sekundær sternopleural sutur).
- 3) Der findes et mesothoracalt »præsternum«.

Der er altså nogen evidens for, at den fylogenetiske gruppering af Papilionoidea kan angives som Papilionidae- (Pieridae- (Lycaenidae-Nymphalidae)). Dette arrangement involverer bl. a. at mesosternallamellens lige overkant og sammenvoksning med hele furcastammen er udviklet tre gange uafhængigt (hos Papilionidae »over« *Baronia*, Pieridae og Nymphalidae).

5. EHRLICH & EHRLICH'S 1967-KLASSIFIKATIONER AF DAGSOMMERFUGLENE

I 1967 publicerede Ehrlich & Ehrlich resultaterne af deres numerisk-taxonomiske behandling af dagsommerfuglene. Arbejdet havde et dobbelt sigte, dels det specielle at klarlægge mønstrene af »ligheder« mellem de højere kategorier af dagsommerfugle, dels det mere generelle at belyse nogle fundamentale problemer i numerisk-taxonomisk metodik: 1) Giver store, men forskellige karkersæt samme klassifikation? (»nonspecificity-hypothesis«). 2) Giver den numeriske taxonomis forskellige ligheds-beregningsmetoder forskellige klassifikationer?

Grundlaget for undersøgelsen var 31 arter af egentlige dagsommerfugle

og to hesperiider udvalgt blandt de af forfatterne anatomisk undersøgte former. Udvalget repræsenterede 17 af Ehrlich's 19 Papilionoidea-underfamilier; Baroniinae og Styginae mangler, da der af disse former intet fikseret materiale forelå, og den indre anatomi derfor ikke kunne studeres. 100 ydre og 96 indre karakterer var sammenlignet mellem arterne, dog kunne på grund af materialets utilstrækkelighed kun hos 9 arter alle indre karakterer vurderes. For hver af de 528 ($= 33 \times 32/2$) artssammenligninger var ligheden beregnet som både »korrelations«- og »distance«-koefficient og derefter blev arterne grupperet på grundlag af disse lighedskoefficienters størrelser. Proceduren blev gennemført dels for samtlige 196 karakterer, dels for 7 forskellige sæt af karakterer: ydre, indre, muskulatur, hoved (ydre + indre), thorax (do.), thorax med vedhæng (do.), abdomen (do.) og resultaterne sammenlignedes.

En numerisk-taxonomisk undersøgelse forudsætter, at alle observationer omsættes til talværdier, som undertiden må yderligere standardiseres. Korrelations- og distancekoefficienter er to af de hyppigst anvendte typer af lighedskoefficienter i traditionel numerisk taxonomi. Korrelationskoefficienten for to taxonomiske enheder (her arter) beskriver størrelsen af deres fælles karaktervarians og kan variere mellem $\div 1$ (som dog næppe nogensinde forekommer i praksis) og $+1$ (i tilfælde af fuld overensstemmelse). Distancekoefficienter (hvoraf der findes flere) beskriver afstanden mellem de taxonomiske enheders position i et n-dimensionalt rum, idet n er tallet af undersøgte karakterer, og disses værdier tænkes afsat på et tilsvarende antal på hinanden vinkelrette koordinat-akser. Situationen kan kun forestilles visuelt, når $n \leq 3$, men tilføjelsen af flere dimensioner volder her ingen *beregningsmæssige* problemer. Distancekoefficienter er ≥ 0 ($= 0$ ved fuld overensstemmelse). For en nærmere redegørelse for disse og andre lighedskoefficienter samt for grupperingsmetoderne (Ehrlich'erne brugte »vej« og »uvejet par-gruppe« med aritmetiske gennemsnit) må henvises til Sokal & Sneath (1963).

Af størst interesse er resultaterne af beregningerne baseret på de tre største karaktersæt (alle, ydre og indre). De 6 klassifikationer (korrelations- og distance- for hvert sæt) udviser betydelige indbyrdes ligheder, men de er ikke identiske og heller ingen af dem er helt overensstemmende med Ehrlich's skønnede klassifikation fra 1958. En række punkter fortjener særlig opmærksomhed:

- 1) Nymphalide-gruppen indeholder *altid* *Libythea*.
- 2) Medlemmerne af de øvrige familier sensu Ehrlich 1958 grupperes næsten altid sammen; undtagelser er, at *Pseudopontia* i et tilfælde (distance-ydre) ikke kom med i nogen gruppe, samt at riordininen *Euselasia* (fig. 38) i et tilfælde (korrelation-indre) kommer med i nymphalidegruppen og i et andet (distance-indre) slutter sig til nymphaliderne førend til de øvrige lycaenider.

3) Papilionoidea-familiernes indbyrdes gruppering var meget variabel. Papilionidae-Pieridae dannede kun gruppe i to tilfælde (korrelation-alle og -ydre); dette betegnes af forfatterne som et af undersøgelseernes mest slående resultater, men se s. 224. Ved brug af korrelationskoefficienter danner (Papilionidae-Pieridae) – Lycaenidae resp. Papilionidae- (Pieridae-Lycaenidae) gruppe over for Nymphalidae; ved distance-alle og -ydre grupperes Papilionidae- (Pieridae-Nymphalidae) sammen over for Lycaenidae og kun ved distance-indre er grupperingen Papilionidae- (Pieridae-[Lycaenidae-Nymphalidae]) som foreslået s. 225. Det skal fremhæves, at familierne først »finder sammen« på meget lave lighedsniveauer (for korrelationskoefficienterne således ved negative værdier).

4) De to medtagne hesperiider danner i fire tilfælde gruppe sammen med lycaeniderne. Forfatterne tyder imidlertid blot dette derhen, at hesperiiderne ligner lycaenider mere end de ligner andre egentlige dagsommerfugle; lycaenidernes lighed med hesperiiderne behøver ikke at være større end lycaenidernes lighed med visse andre Papilionoidea.

5) Grupperingen under familieniveau er inden for Pieridae og Nymphalidae ret variabel. *Pseudopontia* danner i intet tilfælde gruppe med dismorfhiinen, men tre gange med *Pieris* og to gange med alle øvrige pierider. Inden for Nymphalidae danner de to medtagne danainer og ithomiinen en gruppe i fem tilfælde og morphinerne og satyrinerne i fire. I to tilfælde (-indre) er de to acraeiner vidt adskilt, og i samme klassifikationer finder de fire medtagne nymphaliner først sammen i en gruppe, som også er kommet til at indeholde satyrinen *Elymnias*, *Acraea*, charaxinen samt hhv. *Calinaga* eller *Libythea*. De to sidstnævnte slægters position er iøvrigt ganske variabel. Inden for svalehalerne danner papilioninerne konstant gruppe overfor *Parnassius*. Også lycaeniderne følger 1958-skemaet bortset fra de to ovennævnte tilfælde, hvor den ene riodinin viser større tilknytning til nymphaliderne; beklageligvis er hverken *Liphyra*-, *Liptena*- eller *Curetis*-gruppen repræsenteret.

Behandlingen af de mindre karactersæt viser stort set samme mønstre som de større. En undtagelse er abdomen-sættet, som siges kun at vise ringe overensstemmelse med gængs systematik, men som også kun er baseret på 27 karakterer, mindre end halvdelen af hvad numeriske taxonomer normalt anser for forsvarligt.

Forfatterne konkluderer, at undersøgelserne kun kan støtte en »svag« version af »nonspecificity«-hypotesen: To store karactersæt valgt i forskellige dele af dyrenes anatomi giver *forskellige, men temmelig stærkt korrelerede* klassifikationer. Det konkluderes endvidere, at det ikke er muligt

at finde en klassifikation, som angiver *den* genetiske sammenhæng mellem grupper («Of course, there is no mathematically »best« measure of similarity») og at man følgelig må vænne sig til den tanke, at der eksisterer flere lige gode, »specielle« klassifikationer af samme dyr. Endvidere mener forfatterne ikke, at den numeriske taxonomis hermed demonstrerede mangel på evne til at tilvejebringe ensartede klassifikationer skulle gøre det påkrævet at vende sig til »so-called phylogenetic« klassifikation, som de mener i praksis også blot vil være en »speciel« klassifikation. Derimod konkluderes det, at resultaterne af numerisk-taxonomiske procedurer ikke retfærdiggør deres anvendelse i almindeligt systematisk arbejde; med mindre der er tale om ganske særlige problemer, vil gængse metoder (hermed menes skøn baseret på ligheder) give tilstrækkeligt gode resultater.

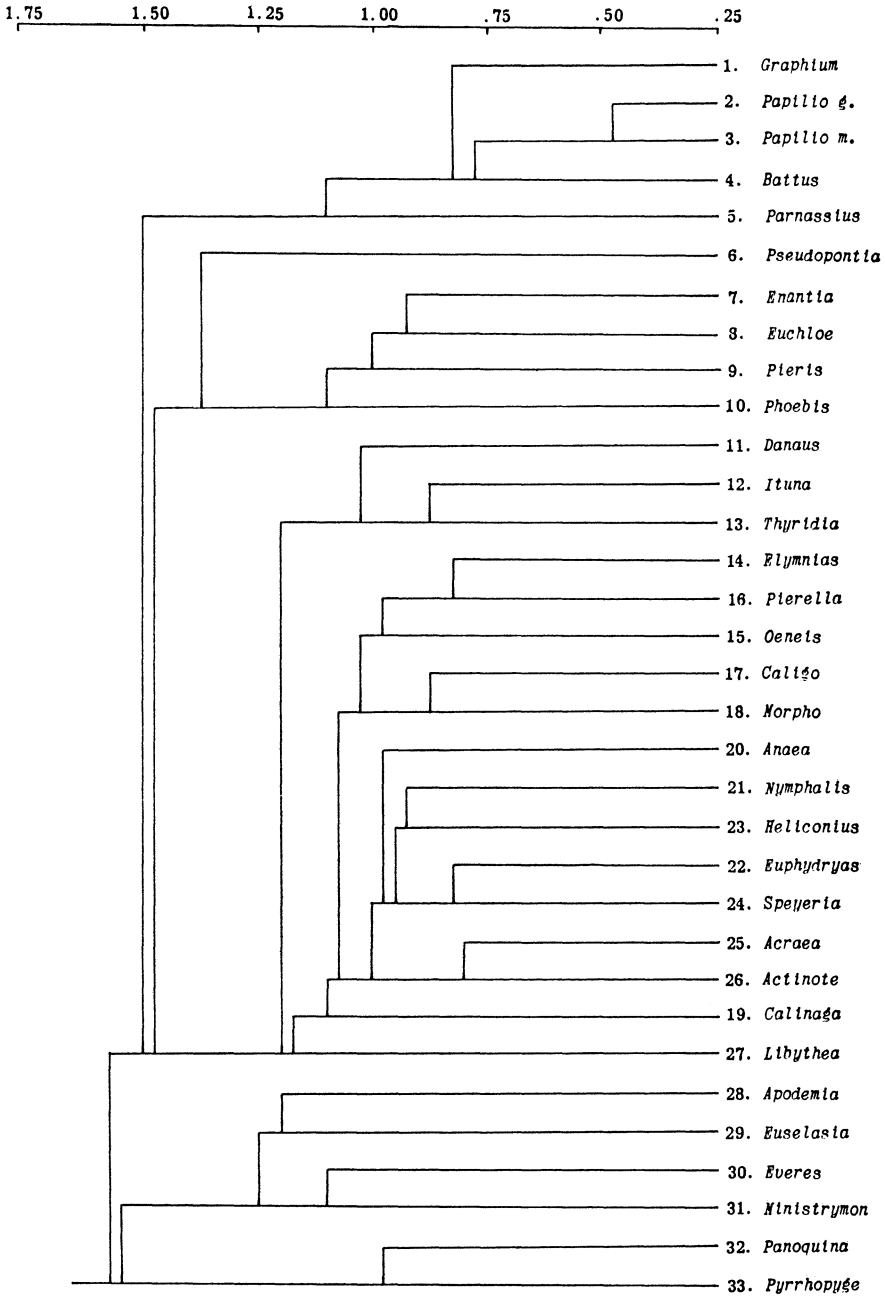
6. AKTUELLE PERSPEKTIVER OG PROBLEMER I DAGSOMMERFUGLENE STORSYSTEMATIK

Et par af Ehrlich'ernes ovennævnte konklusioner kan nok virke forbausende. Således synes det postulat, at man ikke kan finde grundlag for at vælge mellem forskellige systemer baseret på forskellige beregningsmetoder, at være udtryk for en overraskende defaitisme. Adskillige numeriske taxonomer har dog netop opfordret til kritisk analyse af de forskellige metoders implikationer og værdi. Allerede på et tidligt tidspunkt blev f. eks. korrelationskoefficientens taxonomiske anvendelighed anfægtet af flere forfattere (Eades, 1965; Minkoff, 1965), som til gengæld fremhævede distancekoefficienternes egenskaber. Ud fra selve den numeriske taxonomis grundlæggende tankegang ville det vel også være nærliggende at mene, at klassifikationerne baseret på 196 karakterer skulle give »bedre« udtryk for lighedsmønstre end de, som er baseret på 96 eller færre.

Det er den fylogenetiske systematik's erklærede mål at etablere *det* system, som gengiver formernes fylogenetiske (cladistiske) slægtskab, og det er dens tilhængeres opfattelse, at den ved sit krav om enhedernes strenge monofyli giver det for de fleste biologiske problemstillinger nyttigste referencesystem. Ehrlich'erne har for så vidt ret i at betegne den som en speciel klassifikation, eftersom den til ethvert tidspunkt kun vil være en approxi-

→

Fig. 40. »Fænogram« illustrerende Ehrlich & Ehrlich's 1967-klassifikation af 32 dagsommerfugle-slægter på grundlag af 196 karakterer og distancekoefficienter, hvis størrelse angives på målestokken. 1-4 er papilioniner, 7 en dismorphiin, 8-9 pieriner, 10 en coliadin, 11-12 danainer, 13 en ithomiin, 14-16 satyriner, 17-18 morphiner, 20 en charaxin, 21-24 nymphaliner, 25-26 acraeiner, 28-29 riordiner, 30-31 lycæiner og 32-33 hesperiider.



mation til sit mål, men usikkerhedsmomenterne søges til stadighed elimineret gennem nye iagttagelser. Det kendes i alle videnskabsgrene, at et sæt foreliggende data kan tydes som evidens for flere forskellige løsninger af et problem; men det er mere sædvanligt at søge usikkerheden afklaret ved yderligere undersøgelser, end at affinde sig med, at alle løsninger er lige gode.

Vil fylogenetiske og fænetiske klassifikationer efter tilstrækkelige undersøgelser blive kongruente? Colless (1970) har fremsat en formodning om, at symplesiomorfier og konvergenser er »støj« i fænetiske klassifikationer, der som oftest vil overlejres af synapomorfierne ved tilstrækkeligt store karaktermaterialer. F. eks. indordningen af *Libythea* i nymphaliderne som resultat af såvel fylogenetiske betragtninger som numerisk-taxonomiske procedurer kan siges at pege i samme retning. Som det vil være fremgået af denne oversigt frembyder den fylogenetiske klassifikation af dagsommerfuglenes højere enheder endnu mange tvivlsspørgsmål, men det er nærliggende at tro, at den vil få stor lighed med Ehrlich'ernes distance-alle system (fig. 40), der af førnævnte grunde nok i øjeblikket må betragtes som det »bedste« blandt de af forfatterne forelagte. Uoverensstemmelser vil formentlig gøre sig gældende f. eks. med hensyn til placeringen af lycæide-gruppen, men da familie-»stammerne« i den numeriske klassifikation »finder sammen« i et ret snævert bælte ved ringe ligheder, kan man let forestille sig, at yderligere data kan bringe forskydninger. Måske den mest påfaldende forskel er, at *Pseudopontia* i den fænetiske klassifikation danner gruppe med alle øvrige pierider på en gang (og på et betydeligt lavere lighedsniveau end disse indbyrdes), mens den for en fylogenetisk betragtning (og forøvrigt også i Ehrlich's skønnede fænetiske 1958-klassifikation) skulle danne gruppe med dismorphiinen; det synes nærliggende at antage, at det er *Pseudopontia*'s udtalte autapomorfier, som har været udslagsgivende for den numeriske klassifikations resultat, ikke synapomorfier mellem de øvrige pierider.

På grundlag af det foreliggende numerisk-fænetiske arbejde vedrørende de egentlige dagsommerfugle bliver det således af stor teoretisk interesse at undersøge, hvor langt man med fylogenetiske principper kan nå i denne gruppe. Hertil kræves både en bedre forståelse af gruppens placering inden for de ditryse sommerfugle, en fuldstændig sammenstilling (som vil være meget tidsrøvende) og delvis verifikation af de beskrevne systematiske karakterer samt en omfattende eftersøgning af nye. Det fremgår klart af Ehrlich's deskriptive arbejder, at der ved tilvejebringelse af selv store nye sæt af karakterer kun findes få, som forekommer umiddelbart anvendelige

på storsystematisk niveau. Mulighederne er dog langt fra udtømte; oplysningerne om indre anatomi var som nævnt selv hos flertallet af de af Ehrlich klassificerede arter fragmentariske, men heller ikke skeletkaraktererne er færdigbehandlede; f. eks. må de ydre genitalia, specielt hos hunnerne, kunne give mange supplerende oplysninger. Nye data vedrørende »nøglegrupper« som *Baronia* og *Styx* er naturligvis af særlig interesse. Måske vil det vigtigste nye sæt oplysninger kunne fås fra indgående sammenlignende studier over larverne, et endnu kun ringe opdyrket forskningsfelt. Endelig fortjener det at nævnes, at udnyttelsen af elektroniske datamaskiner naturligvis ikke behøver at være forbeholdt fænetisk orienterede taxonomer. Således har Throckmorton (1968) søgt at klarlægge cladistiske relationer udfra computer-behandling af karactersæt, som var vurderet for apomorfier og plesiomorfier, og der er endog udviklet specielle numeriske metoder, som skulle muliggøre en cladistisk klassifikation *uden* en sådan forudgående karaktervurdering (nærmere diskussion i Farris et al. 1970).

LITTERATUR

- Brock, J. P., 1971: A contribution towards and understanding of the morphology and phylogeny of the Ditrysian Lepidoptera. *Jnl. nat. Hist.*, 5: 29–102.
- Burt, E. T., 1967: Some Problems of Insect Vision. In Beament, J. W. L. & Treherne, J. (eds.): *Insects and Physiology*, pp. 219–232. Edinburgh & London.
- & Catton, W. T., 1966: Image formation and sensory transmission in the compound eye. *Adv. Insect Physiol.*, 3: 2–46.
- Clark, A. H., 1947: The interrelationships of the several groups within the butterfly superfamily Nymphaloidea. *Proc. ent. Soc. Wash.*, 49: 148–149.
- 1948: Classification of the butterflies with the allocation of the genera occurring in North America north of Mexico. *Proc. biol. Soc. Wash.*, 61: 77–84.
- Clench, H. K., 1955: Revised classification of the butterfly family Lycaenidae and its allies. *Ann. Carneg. Mus.*, 33: 261–274.
- Colless, D. H., 1970: The Phenogram as an Estimate of Phylogeny. *Syst. Zool.*, 19: 352–362.
- Crossley, A. C. & Waterhouse, D. F., 1969: The ultrastructure of the osmeterium and the nature of its secretion in *Papilio*-larvae (Lepidoptera). *Tissue & Cell*, 1: 525–554.
- Dauberschmidt, K., 1933: Vergleichende Morphologie des Lepidopterendarmes und seiner Anhänge. *Z. angew. Ent.*, 20: 204–267.
- Eades, D. C., 1965: The inappropriateness of the correlation coefficient as a measure of taxonomic resemblance. *Syst. Zool.*, 14: 98–100.
- Ehnbom, K., 1948: Studies on the central and sympathetic nervous system and some sense organs in the head of neuropteoid insects. *Opusc. ent.*, Suppl. 8, 162 pp.
- Ehrlich, P. R., 1958a: The integumental anatomy of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. (Lepidoptera: Danaidae). *Kans. Univ. Sci. Bull.*, 38: 1315–1349.

Dagsommerfuglens storsystematik

- 1958b: The comparative morphology, phylogeny, and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *Ibid.*, 39: 305–370.
- 1958c: A note on the systematic position of the butterfly genus *Calinaga* (Nymphalidae). *Lepid. News*, 12: 173.
- 1960: The integumental anatomy of the silver-spotted skipper. *Epargyreus clarus* Cramer (Lepidoptera: HesperIIDae). *Microentomology*, 24: 1–23.
- 1961: Comparative morphology of the male reproductive system of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). I. Some nearctic species. *Ibid.*, 24: 135–166.
- & Davidson, S. E., 1961: The internal anatomy of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. (Lepidoptera: Papilionoidea). *Ibid.*, 24: 85–133.
- & Ehrlich, A. H., 1962: The head musculature of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *Ibid.*, 25: 1–89.
- 1963: The thoracic and basal abdominal musculature of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *Ibid.*, 25: 91–126.
- 1967: The phenetic relationships of the butterflies I. Adult taxonomy and the non-specificity hypothesis. *Syst. Zool.*, 16: 301–317.
- & Raven, P. H., 1965: Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586–608.
- Farris, J. S., Kluge, A. G. & Eckardt, M. J., 1970: A Numerical Approach to Phylogenetic Systematics. *Syst. Zool.*, 19: 172–191.
- Ford, E. B., 1945: Butterflies. London, 368 pp.
- 1946: Studies on the chemistry of pigments in the Lepidoptera with reference to their bearing on systematics. 5. *Pseudopontia paradoxa* Felder. *Proc. R. ent. Soc. Lond. A.*, 22: 77–78.
- Forster, W. & Wohlfahrt, T., 1954: Die Schmetterlinge Mitteleuropas I. Biologie der Schmetterlinge. Stuttgart, 202 pp.
- Gilbert, L. E. & Ehrlich, P. R., 1970: The affinities of the Ithomiinae and the Satyrinae (Nymphalidae). *J. Lepid. Soc.*, 24: 297–300.
- Heie, O., 1969: Evolutionslære. København, 173 pp.
- Hessel, J. H., 1966: A preliminary comparative anatomical study of the mesothoracic aorta of the Lepidoptera. *Ann. ent. Soc. Am.*, 59: 1217–1227.
- 1969: The comparative morphology of the dorsal vessel and accessory structures of the Lepidoptera and its phylogenetic implications. *Ibid.*, 62: 353–370.
- Hinton, H. E., 1952: The structure of the larval prolegs of the Lepidoptera and their value in the classification of the major groups. *Lepid. News*, 6: 1–6.
- 1955: On the Structure, Function and Distribution of the Prolegs of the Panorpoidea, with a criticism of the Berlese-Imms Theory. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 106: 455–545.
- Homma, T., 1954: A comparative study of the alimentary canal in butterflies with special reference to their systematic relationships. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, (Series 6, Zoology), 12: 40–60.
- Jander, U., 1966: Untersuchungen zur Stammesgeschichte von Putzbewegungen von Tracheaten. *Z. Tierpsychol.*, 23: 799–844.
- Jordan, K., 1898: Contributions to the morphology of Lepidoptera. I. The antennae of butterflies. *Novit. Zool.*, 5: 374–415.
- Kiriakoff, S. G., 1946: On the systematical position of the lepidopterous family *HesperIIDae*. *Biol. Jaarb.*, 13: 288–292.

- 1948: A classification of the Lepidoptera and related groups with some remarks on taxonomy. *Ibid.*, 15: 118-143.
- Kristensen, N. P., 1968: The Anatomy of the Head and the Alimentary canal of Adult Eriocraniidae (Lep., Dacnonypha). *Ent. Meddr*, 36: 239-315.
- 1970: Systematisk Entomologi. København, 173 pp.
- Langer, T. W., 1958: Nordens Dagsommerfugle. København, 344 pp.
- deLesse, H., 1968: Formules chromosomiques de Lépidoptères Rhopalocères d'Uganda et du Kenya. *Annls Soc. ent. Fr.* (N. S.), 4: 581-599.
- Michener, C. D. & Sokal, R. R., 1957: A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution*, 11: 130-162.
- Minkoff, E. C., 1965: The effects on Classification of Slight Alterations in Numerical Technique. *Syst. Zool.*, 14: 196-213.
- Niculescu, E. V., 1968: L'importance de l'exosquelette pour la systématique des Lépidoptères. *Boll. Ass. romana Ent.*, 23: 32-40.
- 1970: Aperçu critique sur la systématique et la phylogénie des Lépidoptères. *Bull. Soc. ent. Mulhouse*, 1970: 1-16.
- Reuter, E., 1896: Über die Palpen der Rhopaloceren. *Acta Soc. Sci. fenn.*, 22, 557 pp.
- Robinson, R., 1971: Lepidoptera Genetics. Oxford etc., 687 pp.
- Schatz, E. & Röber, J., 1892: Die Familien und Gattungen der Tagfalter. Fürth, 284 pp.
- Schultz, H., 1914: Das Pronotum und die Patagia der Lepidopteren. *Dt. ent. Z.*, 1914: 17-42.
- Shirôzu, T. & Yamamoto, H., 1957: Systematic position of the genus *Curetis* (Lepidoptera; Rhopalocera). *Sieboldia*, 2: 43-51.
- Stempffer, H., 1967: The genera of the African Lycaenidae (Lepidoptera: Rhopalocera). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*, Suppl. 10, 323 pp.
- Suomalainen, E., 1969: Chromosome Evolution in the Lepidoptera. In Darlington, C. D. & Lewis, K. R. (eds.) *Chromosomes Today*, 2: 132-138. Edinburgh.
- Throckmorton, L. H., 1968: Concordance and discordance of taxonomic characters in *Drosophila* classification. *Syst. Zool.*, 17: 355-387.
- Waterhouse, D. F., 1953: The occurrence and significance of the peritrophic membrane, with special reference to adult Lepidoptera and Diptera. *Aust. J. Zool.*, 1: 299-318.
- Yagi, M. & Koyama, N., 1963: The compound eye of the Lepidoptera. Tokyo, 319 pp.

Forfatterens adresse/Author's address:
 Zoologisk Museum, Universitetsparken 15,
 2100 København Ø, Danmark.