

DIE SOMATISCHE HETEROPYKNOSE
BEI *DROSOPHILA MELANOGASTER* UND IHRE
GENETISCHE BEDEUTUNG.
(CYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DIPTEREN. III.)

Von

E. HEITZ, Hamburg.

Mit 26 Textabbildungen und Tafel I und II.

(Eingegangen am 6. September 1933.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Analyse der Chromosomen von <i>Drosophila melanogaster</i>	237
A. Die Kernstruktur	237
B. Die Gestalt der Chromosomen in der Metaphase und Anaphase	240
1. Das X-Chromosom	242
2. Die V-förmigen Autosomen	243
3. Das Y-Chromosom	245
C. Die Struktur der Chromosomen in der Prophase	247
1. Das X-Chromosom	248
2. Die V-förmigen Autosomen	251
3. Die kugeligen Autosomen	253
4. Das Y-Chromosom	253
II. Die Beziehungen zwischen struktureller und genischer Längsdifferenzierung	255
1. Das X-Chromosom	256
2. Die Chromosomen II und III	262
3. Besprechung der Ergebnisse	266
III. Voraussage über die Genverteilung in den Chromosomen anderer <i>Drosophila</i> - Arten auf Grund des Vorhandenseins von Euchromatin und Hetero- chromatin	267
1. <i>Drosophila simulans</i>	267
2. <i>Drosophila virilis</i>	269
3. <i>Drosophila Hydei</i>	274
IV. Partielle somatische Heteropyknose bei anderen Dipteren	276
Zusammenfassung	280
A. Hauptergebnisse	280
B. Nebenergebnisse	281
Literatur zu Mitteilung II und III	282

I. Analyse der Chromosomen von *Drosophila melanogaster*.

A. Die Kernstruktur.

Nach Vororientierung an der verhältnismäßig leicht zu untersuchenden *Drosophila funebris* wende ich mich mit *Drosophila melanogaster* dem in der Einleitung der vorhergehenden Mitteilung (Bd. 19, S. 723) gesteckten Ziele zu¹. Der Stand meiner Untersuchungen, wie er sich aus der vorläufigen Mitteilung (1930) ergibt, sei durch Abb. 1 und 2 veranschaulicht.

¹ Auch bezüglich Herkunft, Kultur und Technik vergleiche man die vorhergehende Mitteilung.

Da die Ergebnisse im wesentlichen dieselben sind wie bei *Drosophila funebris*, kann ich mich kurz fassen.

Wie bei dieser Art enthalten die Kerne der verschiedensten Zellarten sowohl der weiblichen wie der männlichen Larven und Imagines jeden Alters außer dem Nukleolus einen, manchmal zwei mit Carminessigsäure sich intensiv färbende Körper (Abb. 1 a), die von den bisherigen

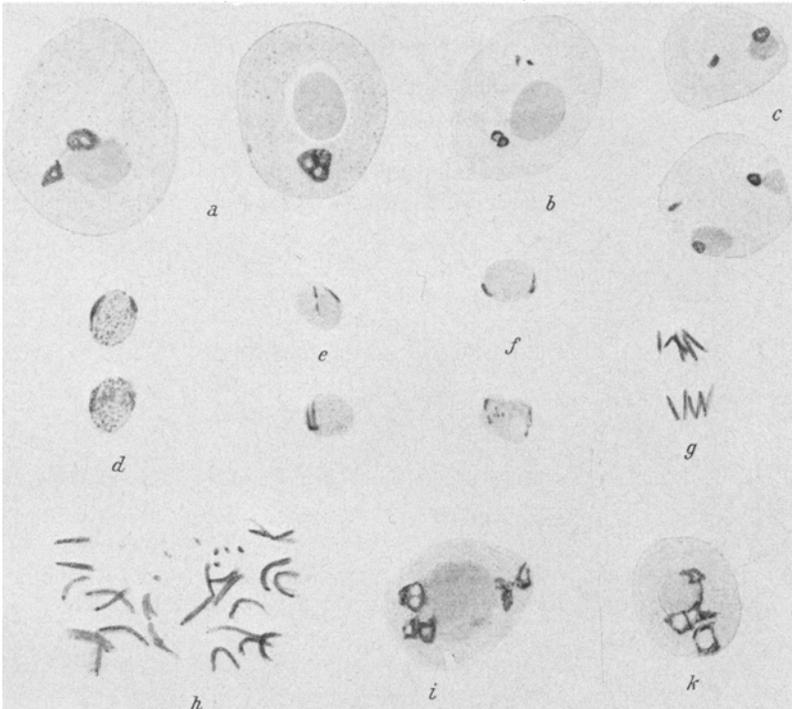


Abb. 1 a--k. *Drosophila melanogaster*. a Kerne aus dem Darmepithel ganz junger Larven mit dem Nukleolus und dem in der Ein- oder Zweifzahl vorhandenen Chromozentrum. b und c Kerne aus Neuroblasten des larvalen Oberschlundganglions; b aus einem Weibchen, c aus einem Männchen. Außer den größeren sind noch kleinere Chromozentren vorhanden. d, e, f junge, eben aus Telophasen hervorgegangene und sehr wahrscheinlich jeweils zusammengehörige Schwesterkerne; die Chromozentren zeigen noch den Chromosomen gleiche Gestalt, Lage und Größe. Vgl. dazu g, Anaphase aus einem Neuroblasten. h polypleide Metaphase aus der Rektaldrüse einer weiblichen Puppe (etwa 30 Chromosomen). i und k Kerne aus derselben Rektaldrüse mit je 4-6 Chromozentren. Alles Apochromat 120fach, Komp. Okular 15fach.

Untersuchern offenbar übersehen worden sind. Später stellte sich heraus, daß außer diesen verhältnismäßig großen Chromozentren noch sehr viel kleinere in der Einzahl, seltener in der Zweifzahl vorhanden sein können (Abb. 1 b und c). Das ist im Zusammenhang mit dem Ergebnis der Chromosomenanalyse von Bedeutung. Die Nuklealreaktion fiel, wie auf Grund der starken Anfärbbarkeit mit Carminessigsäure nicht anders zu erwarten war (vgl. HEITZ 1932, S. 575 unten) positiv aus. Es handelt sich also

um Chromatin im chemischen Sinn, nicht etwa um Nukleolen oder sonstige Körper, die mit Chromatin nichts zu tun haben, was hier nochmals zu betonen angebracht ist, angesichts der bekannten und mehrfach kritisierten (METZ, GUYÉNOT et NAVILLE, HUETTNER) verfehlten Angaben von JEFFREY und HICKS. In jungen Kernen — bezüglich deren Zusammengehörigkeit als Schwesterkernen dieselbe Vorsicht am Platze ist wie bei



Abb. 2 a-e. *Drosophila melanogaster*. Chromosomen, bzw. Chromosomenstücke aus den Schleifenkernen der Speicheldrüse älterer Larven. a-c zusammenstoßende Chromosomenenden mit dem eingeschalteten, großen Chromozentrum (vgl. Abb. 1a-c); a und c in Aufsicht, b in Seitenansicht. d und e Stücke zweier in einem Teil (in e nur oben) nicht so eng wie in a-c gepaarten Chromosomen; die chromomerenartigen Gebilde sind jeweils auf den Partnerstücken entsprechend qualitativ verschieden und liegen jeweils bei beiden Partnern in entsprechender Höhe. Alles Apochromat 120fach; a, b, e; Okular 4, b und c Komp. Okular 7fach.

Drosophila funebris — entspricht die Gestalt dieser Chromatinkörper und Größe derjenigen eines Chromosoms (Abb. 1d-g), was mit der triftigste Grund war, sie von einem solchen herzuleiten. Dazu kam die aber ebenfalls nicht als beweisend geltende Beobachtung, daß in Zellen polyploider Organe, wie der Rektaldrüse (FROLOWA 1925) der chromatische Körper anstatt in der Ein- bis Zweizahl hier in der Mehrzahl vorhanden ist (Abb. 1h-k). Schließlich hatte ich gezeigt, daß in die auch bei *Drosophila melanogaster* vorhandenen Kernschleifen der Knäuelkerne [besonders klare Bilder dieser Knäuelkerne findet man nicht so sehr in den MALPIGHISCHEN Gefäßen, wie BĚLAŘ (1928, S. 682) angibt, sondern in den Mitteldarmdrüsen erwachsener Larven] ein im Gegensatz zu den Schleifen

nicht in chromomerenartige Gebilde strukturierter Körper eingeschaltet ist (Abb. 2a—c), der also ebenfalls chromosomaler Herkunft und mit dem Chromozentrum gewöhnlicher Kerne identisch sein muß.

Mit einigen Worten sei noch auf die hier direkt nicht interessierenden Schleifen eingegangen. Nachdem an *Bibio hortulanus* der Nachweis geführt worden ist, daß dieselben mit den Chromosomen identisch sind (HEITZ und BAUER 1933), wäre zu erwarten, daß die Zahl der am Chromozentrum ansitzenden eine konstante ist und der Zahl der nichtheterochromatischen Chromosomen (s. unten) entspricht. Außerdem müßte aller Wahrscheinlichkeit nach jede der Schleifen frei enden. Die diesbezüglichen Beobachtungen sind aber recht schwierig. Dagegen konnte ich, wie bei *Bibio*, wo durch den Vergleich mit der somatischen Chromosomenzahl die Zusammensetzung jeder Schleife aus zwei Chromosomen gesichert ist, auch bei *Drosophila melanogaster* streckenweise deutlich gepaarte Schleifen finden und wie dort auf beiden Schleifen die entsprechende Lage und jeweils entsprechende Verschiedenheit der chromomerenartigen Gebilde feststellen (Abb. 2d, e). Dieser Befund ist im Hinblick auf die weiter unten mitzuteilende chromomerenartige Struktur eines Teiles des X-Chromosoms von Interesse (S. 250).

Der endgültige Beweis sowie die genaue Analyse im einzelnen, welche zur Erreichung des eingangs gesteckten Zieles notwendig war, kann, wie bei Moosen und Phanerogamen nur an Telophasen und Prophasen geführt werden. Telophasen kommen, wie bei *Drosophila funebris*, wegen der außerordentlichen Kleinheit nicht in Betracht und auch Prophasen schienen zunächst der Untersuchung unzugänglich. Auf die Ungunst von *Drosophila melanogaster* in cytologischer Hinsicht ist es ja zurückzuführen, daß wir noch keine genaue und eingehende Analyse der Chromosomen besitzen. [Über die Untersuchungen von GUYÉNOT und NAVILLE (1929) vgl. S. 247/49.]

Erst als die Bearbeitung von *Drosophila funebris* ein klares Ergebnis zeitigt hatte, wurde *Drosophila melanogaster* erneut mit der größtmöglichen Sorgfalt in Angriff genommen.

Die mitzuteilenden Befunde sind vollkommen gesichert. Dies zu betonen erscheint im Hinblick auf die Schwierigkeit der Untersuchung, genauer gesagt, die Seltenheit wirklich klarer und einwandfreier Stadien, notwendig. Das möge man bei einer eventuellen Nachuntersuchung berücksichtigen.

B. Die Gestalt der Chromosomen in der Meta- und Anaphase.

Während die allgemeine Gestalt der Chromosomen von *Drosophila melanogaster* seit langem untersucht ist — das Vorhandensein zweier Paare V-förmiger Autosomen (von welchen die Partner des einen etwas kürzer sind, DOBZANSKY 1929, 1930b), eines Paares sehr kleiner kugelförmiger, zweier stäbchenförmiger X-Chromosomen von etwa der Länge des einen Astes der V-förmigen Autosomen und (im Männchen) anstatt des einen X-Chromosoms eines Y-Chromosoms von der Gestalt eines Hakens, dürfte dank der verbreiteten Schemata wohl jedem Biologen geläufig sein —, wissen wir über den genaueren Aufbau sehr wenig. Es liegen lediglich Angaben über bestimmte Einschnürungen vor. Diese sind von BRIDGES (1927) gefunden und später dann auch von DOBZANSKY

(1932a und b) beschrieben worden, während neuerdings PAINTER (MULLER und PAINTER 1932) ihr Vorhandensein wenigstens beim X-Chromosom, welches er allein daraufhin untersuchte, bestreitet, wie wir sehen werden, zum Teil sicher mit Unrecht.

Diese Einschnürungen, die zunächst nur eine äußere Struktur der Chromosomen darstellen, stehen mit der zu beschreibenden inneren Struktur derselben zum Teil in engstem Zusammenhang, zum Teil werden sie uns in verschiedener Hinsicht als wichtige Markierungspunkte dienen. Bei einem Teil der von BRIDGES und DOBZANSKY beschriebenen Einschnürungen scheint es sich mir allerdings um Zufälligkeiten zu handeln, nämlich bei denjenigen, welche die Forscher als wenig ausgesprochen angeben. Sie liegen nach BRIDGES' wie DOBZANSKYs Beobachtungen in $\frac{1}{3}$ Astlänge von den distalen Enden entfernt und sollen sowohl bei den Chromosomen II und III (den beiden V-förmigen) als auch dem X-Chromosom vorhanden sein. Ich habe sie außer einem einzigen Fall (Tafel I, Fig. 21), den ich außerdem als fraglich bezeichnen möchte, da hier möglicherweise Trennung durch Druck vorliegt, nie feststellen können. Für sie hat wohl die Auffassung PAINTERs (l. c.) Gültigkeit. Nach ihm sollen die Einschnürungen — er beschäftigt sich nur mit dem X-Chromosom; seine Auffassung muß aber notwendigerweise auch auf die an den anderen Chromosomen beschriebenen Einschnürungen angewandt werden — nicht in Wirklichkeit vorhanden sein, sondern nur vorgetäuscht werden durch die Überkreuzung der Hälften eines gespaltenen Chromosoms. Dafür, daß PAINTERs Auffassung hier wenigstens zu Recht besteht, spricht auch die Lage dieser distalen Einschnürungen (am unteren Ende eines Längsspalt) in manchen Abbildungen bei DOBZANSKY (1932a).

Sicher dagegen vorhanden und nicht vorgetäuscht, wie PAINTER will, sind, wie sich aus den Arbeiten von BRIDGES und DOBZANSKY ergibt, folgende Einschnürungen:

1. Bei dem X-Chromosom, nach BRIDGES etwa $\frac{1}{3}$ der Astlänge vom proximalen Ende entfernt, nach den Angaben und Abbildungen von DOBZANSKY (1932a) noch etwas näher an dieses herangerückt. Diese Einschnürung kann unmöglich vorgetäuscht sein, wie schon die eine bei BRIDGES (l. c.) abgebildete *Anaphase* zeigt — es liegen ja gar keine gespaltene Chromosomen vor —, und ferner diejenigen Figuren bei DOBZANSKY, in welchen die Einschnürung bis zu einer fadenartigen Absetzung gesteigert ist, z. B. 1932a Fig. 21, 1932b Fig. 17.

2. Bei *beiden* V-förmigen Autosomen links und rechts des „Ansatzes“ der „Spindelfasser“, der allbekanntesten medianen Einschnürung¹, also

¹ Diese (auch Drehpunkt, achromatische Spalte von S. NAVASCHIN, kinetische Einschnürung von DELAUNAY genannt) ist in den letzteren Jahren so oft beschrieben worden, daß darüber keine Worte mehr zu verlieren sind. Es ist deshalb sehr überflüssig, wenn DOUTRELIGUE in einer soeben erschienenen Arbeit (Cellule 1933, in einer besonderen Nummer der Zusammenfassung) die *Permanenz* dieser Einschnürung bei den von ihr untersuchten Pflanzen feststellt.

jeweils auf beiden Ästen in etwa $\frac{1}{5}$ Astlänge vom proximalen Ende entfernt, je eine Einschnürung [belegt durch zahlreiche Figuren bei DOBZANSKY (1932a und b)].

An Carminessigsäure-Präparaten kann man in *Metaphasen* wie *Anaphasen* eindeutig und mit Sicherheit (selbstverständlich aber durchaus nicht immer, vgl. Anmerkung 1) „Einschnürungen“ feststellen: Am

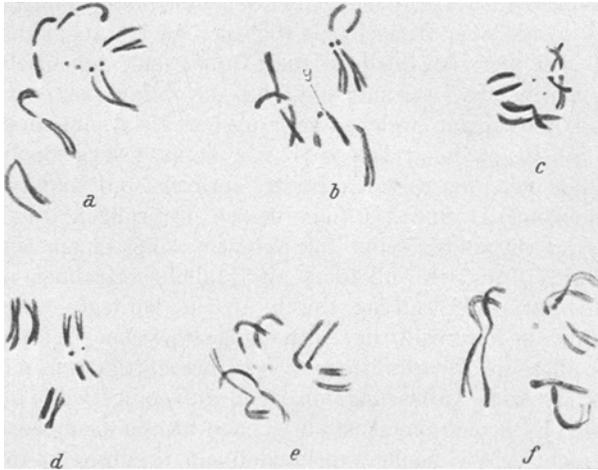


Abb. 3 a–f. *Drosophila melanogaster*. Metaphasen aus Neuroblasten des larvalen Oberschlundganglions¹. a, c, d–f aus Weibchen, b aus Männchen. Alle Figuren sind so gestellt, daß das Autosomenpaar mit den einseitig abgesetzten Aststücken rechts oder rechts oben liegt; in den Figuren der oberen Reihe liegen die abgesetzten Äste nach oben, in denen der unteren Reihe nach unten. Die achromatische Stelle (secondary constriction), welche das X-Chromosom im Verhältnis 1 (proximal) : 2 (distal) teilt, ist in a in beiden, in e in dem linksgelegenen, in f in dem unteren Chromosom zu erkennen. In b in der Mitte das Y-Chromosom mit abgesetztem kleinen Aststück, Faden und Trabant. Alles Apochromat 120fach, Komp. Okular 15fach.

X-Chromosom, an den Partnern des *einen* V-förmigen Autosomenpaares und am Y-Chromosom.

1. Das X-Chromosom.

Die Einschnürung im X-Chromosom² liegt, wie alle Figuren zeigen (Abb. 3a, e, f; Abb. 4a und b; Abb. 6a; Tafel I, Fig. 6), in Übereinstimmung mit den Angaben von BRIDGES, ziemlich genau in $\frac{1}{3}$ Astlänge vom proximalen Ende entfernt. Nie fand ich sie näher, wie DOBZANSKY angibt.

¹ Alle folgenden Abbildungen, auch die aus DOBZANSKY wiedergegebenen, beziehen sich auf Neuroblastenmitosen und -kerne, was in den Legenden nicht mehr im einzelnen aufgeführt wird.

² Wenn in den zahlreichen Figuren STERNS (1931) diese Einschnürung ebenso wenig zu sehen ist wie diejenigen in den großen Autosomen, so liegt das einmal daran, daß Oogonienteilungen untersucht wurden, in welchen diese Einschnürungen infolge der Gedrungenheit der Chromosomen fast nie zu erkennen sind [vgl. Mitteilung II und auch DOBZANSKY (1931)], ferner daran, daß STERN sich mit ihnen nicht befaßt hat.

Die Feststellung der Lage ist wichtig in Zusammenhang mit der weiter unten zu besprechenden inneren Struktur des X-Chromosoms und den daran sich anschließenden Erörterungen in Abschnitt II. Da diese Einschnürung in Übereinstimmung mit BRIDGES auch in Anaphasen beobachtet werden kann (Abb. 4), liegt also sicher keine Vortäuschung durch Überkreuzung gespaltener Äste vor. Außerdem können die beiden Teile deutlich voneinander „getrennt“ sein (Abb. 3a), also gleiche Verhältnisse vorliegen, wie sie DOBZANSKY (l. c.) gefunden hat. Denn es besteht wohl keine Frage, daß die sicher vorhandene fädige Verbindung nur infolge der schwachen Carminessigsäure-Färbung nicht sichtbar ist. Das metaphasische X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* ist also demjenigen von *Drosophila funebris* (vorhergehende Mitteilung) sehr ähnlich, nur liegt bei dieser Art die Einschnürung in der Mitte (Schema Abb. 9). Die Ähnlichkeit zwischen den X-Chromosomen der beiden Arten wird sich durch die Untersuchung von Prophasen als noch größer erweisen.

2. Die V-förmigen Autosomen.

Eine ganz analoge, bis zur Absetzung gesteigerte Einschnürung findet man in dem *einen Ast* der Partner des *einen* der V-förmigen Autosomenpaare (Abb. 3 jeweils das rechtsliegende Paar, Abb. 4a — mit Pfeil bezeichnet — und b oben, Abb. 11c

links oben). In sämtlichen wiedergegebenen Metaphasen sieht man in dem *einen* Autosomenpaar die — jeweils homologen! — Äste der *einen* Seite stark abgesetzt, so stark, daß man zunächst den Eindruck eines in der Überzahl vorhandenen Chromosomenpaares erhält¹. Ein Verbindungsfaden ist, was — wie beim X-Chromosom — bei der wenig intensiven Carminessigsäure-Färbung nicht zu verwundern braucht, nicht zu

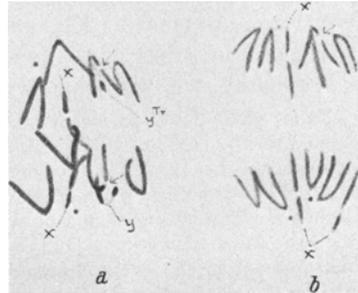


Abb. 4 a-b. *Drosophila melanogaster*. Anaphasen, a aus einem Männchen, b aus einem Weibchen. In beiden Figuren ist die Teilung des X-Chromosoms im Verhältnis 1:2 durch die achromatische Stelle zu erkennen; diese ist nur im rechten X der oberen Hälfte von b nicht sichtbar. In a unten das aus großem Ast, Faden und Trabant zusammengesetzte Y-Chromosom; oben ist nur der Trabant und Faden zu sehen, der große Ast wird durch denjenigen eines der V-förmigen Autosomen verdeckt. In a und b ist die Absetzung des einen Aststückes in den Autosomen des einen V-förmigen Paares, wo sichtbar, durch Pfeilspitzen bezeichnet. Apochromat 120fach, a Komp. Okular 30fach, b Komp. Okular 15fach.

¹ Bei *Tephritis arnicæ* hat KEUNEKE [Z. Zellforsch. 1 (1924)] ähnliche Absetzungen in den Chromosomen beschrieben, die er als „Neigung zur Zerlegung“ auffaßt. Es wird sich aber jedenfalls auch hier um ein konstantes Merkmal des jeweiligen Chromosoms handeln, was man in den Chromosomen der Oberschlundganglien leicht wird feststellen können. KEUNEKE hat nur Teilungen aus der Oo- und Spermatogenese untersucht, wo die Chromosomen bekanntlich viel gedrungener und zur Feststellung von Einschnürungen ungeeignet sind.

erkennen. Dagegen fehlt diese Absetzung des einen Astes in dem anderen Autosomenpaar in jeder der abgebildeten Metaphasen¹.

Die genaue Lage der Absetzung ergibt sich bei Betrachtung der Abb. 3a, b, d und f (hier im rechten Chromosom) und vor allen Dingen aus den Anaphasen in Abb. 4 ohne weiteres: Sie liegt etwas über dem Drehpunkt, also an derselben Stelle, wo nach DOBZANSKY und BRIDGES auf *beiden* großen Autosomenpaaren in *beiden* Ästen jeweils gleichstarke Einschnürungen sich befinden. Von diesen im ganzen also 4 Einschnürungen auf zwei nichthomologe Chromosomen sind an Carminessigsäure-Präparaten nur eine auf dem einen Ast des einen V-förmigen Chromosoms zu sehen. Die anderen drei, genauer gesagt ihre Korrelate treten dagegen in Prophasen, wie wir sehen werden, sehr ausgesprochen hervor.

Es ist nicht daran zu zweifeln, daß DOBZANSKY [wenigstens in seinen letzten beiden Arbeiten (1932a und b)] die besonders starke Ausprägung dieser einen Einschnürung in den Partnern des einen großen Autosomenpaares gesehen, wenn auch nicht als gesetzmäßig erkannt hat (was festzustellen selbstverständlich nicht im Rahmen der Untersuchungen DOBZANSKYs lag). Im Text findet man in der einen Arbeit die kurze Bemerkung (1932b, S. 249/250): „In some instances the constrictions are so strong that a chromosome appears to be broken into fragments connected by a thin chromatin thread.“ Dazu wird, was die Autosomen (the second and the third) betrifft, auf die Fig. 12, Tafel I verwiesen, wo bei einem derselben (in der Figur links) die Absetzung des einen Astes sehr deutlich ist, in einem anderen (nicht homologen großen, rechts in der Figur) die kinetische Spalte. DOBZANSKY hält die starke Absetzung für zufällig, da sie, wie aus der Abbildung hervorgeht, sowohl an der achromatischen Spalte als an der etwas oberhalb davon befindlichen Einschnürung auftreten kann. Daß aber kein Zufall vorliegt, vielmehr diese Absetzung nur in dem Aste bei dem *einen* großen Autosomenpaar stark ausgeprägt ist, wenn natürlich auch nicht immer sichtbar, wie an den hier abgebildeten Metaphasen von mir gezeigt wurde (Abb. 3), läßt sich schon aus den Abbildungen der anderen Arbeit desselben Forschers (1932a) erkennen (in welcher die Einschnürungen an den Autosomen im Text keine Erwähnung finden.) Von den 30 abgebildeten Metaphasen zeigen 9 (nämlich Fig. 3, 6, 9, 13, 15, 21, 22, 25, 28) deutliche Absetzungen in den großen

¹ Es ist nicht möglich, diese Absetzung als durch (bei der Herstellung des Präparates erfolgten) Druck sich entstanden zu denken. Ein solcher ist bei den Metaphasen in den Figuren c, d, e und f, in welche die Chromosomen nahezu schematisch regelmäßig angeordnet sind, sicher nicht ausgeübt worden und erst recht nicht in den Anaphasen in Abb. 4. Und wenn man trotzdem einen Druck für das Zustandekommen der Absetzung verantwortlich machen will, dann müßte zum mindesten an der Basis des einen Astes des einen Autosomenpaares eine besonders empfindliche Stelle vorhanden sein. Denn nie habe ich Präparate zu Gesicht bekommen, in welchen etwa an *beiden* Ästen oder zugleich auch an dem zweiten großen Autosomenpaar an der entsprechenden oder einer anderen Stelle eine ebenso starke Absetzung zu sehen gewesen wäre.

Damit ist nicht gesagt, daß in den Quetschpräparaten überhaupt keine Chromosomenzerreißen vorkommen. Solche liegen sicher vor in Abb. 7b rechts; Abb. 8c unteres Paar; Abb. 11a links unten; Abb. 18c links (hier erst bei der Herstellung des Dauerpräparates entstanden); Abb. 19e, Autosom links oberhalb des X, Y, b linkes oberes Chromosom; Tafel I, Abb. 17 links. Bei sorgfältiger und zahlreicher, vergleichender Beobachtung läßt sich eine solche zufällige Absetzung fast immer von einer gesetzmäßig vorhandenen unterscheiden.

Autosomen. Dreierlei ist nun bemerkenswert: 1. Nur in einem einzigen Falle (Fig. 9 rechts) ist es (möglicherweise!) die achromatische Spalte, welche die starke Vergrößerung erfährt. In allen übrigen Figuren handelt es sich immer um die von mir oben beschriebene Absetzung. 2. Nirgends sind asymmetrisch *beide* Äste des betreffenden Chromosoms abgesetzt und nirgends findet man die Absetzung in derselben Metaphase zugleich noch in einem nichthomologen Chromosom. Die Absetzung ist also charakteristisch nur für den *einen* Ast nur in *einem* der beiden Autosomenpaare II und III. 3. Wo die Absetzung in ein und derselben Metaphase gleichzeitig an zwei Autosomen vorkommt (den Figuren 6, 13, 21, 28, vgl. dazu Abb. 5), handelt es sich um die *Partner* eines Paares. In zwei Figuren (21, 28) sind es außerdem, und das verdient besonders hervorgehoben zu werden, die *homologen*

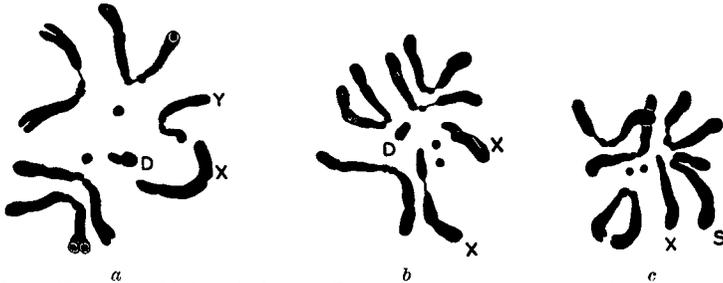


Abb. 5 a-c. Fig. 13 (a), 21 (b) und 28 (c) aus DOBZANSKY 1932 a, auf $\frac{1}{3}$ verkleinert. *Drosophila melanogaster* (a aus Männchen, b und c aus Weibchen; die Buchstaben in den Figuren beziehen sich auf hier nicht zur Erörterung stehende, in der Überzahl vorhandene, freie oder angeheftete Stücke des X-Chromosoms). In allen drei Metaphasen sind bei einem V-förmigen Autosomenpaar jeweils auf der *einen* Seite große Aststücke stark abgesetzt und mit dem Stumpf durch einen Faden verbunden; in b sind es die homologen Äste bei den zwei Partnern. Vgl. Abb. 3.

Äste, welche bei beiden Partnern die Absetzung zeigen. Die Abbildungen DOBZANSKYs bestätigen die Richtigkeit der hier vertretenen Auffassung über die besondere Gestalt des *einen* V-förmigen Autosomenpaares in der Metaphase.

Aus dieser bisher unbekanntem gestaltlichen Verschiedenheit zwischen den Autosomen II und III ergibt sich die Möglichkeit, die Koppelungsgruppen II und III sicherer als das bisher geschehen konnte, in die zugehörigen Chromosomen und die eine derselben in beiden Hälften in die richtigen Äste einzulagern. Letzteres war bisher noch nicht möglich. DOBZANSKY hat (1929, S. 414 und 1930 b, S. 368) festgestellt, daß die Partner des einen der beiden V-förmigen Autosomenpaare etwas länger sind. Er konnte in genetisch wie cytologisch durchgeführten Translokationsversuchen ermitteln, daß die Koppelungsgruppe III in dem längeren Autosomenpaar liegen muß. Die Größenunterschiede sind sicher vorhanden, aber oft doch wohl recht schwer zu erkennen (vgl. die Auseinandersetzung bei DOBZANSKY 1930b). Dagegen wird sich jetzt leicht feststellen lassen, ob die verlagerten Stücke einem Chromosom mit dem abgesetzten Ast und ferner, ob sie diesem oder dem anderen Ast angehören. (Besonders geeignet erscheint z. B. die a-Translokation der Koppelungsgruppe III, DOBZANSKY 1930 b.) Dadurch ergibt sich unabhängig von den Größenunterschieden die Zugehörigkeit der Koppelungsgruppen II und III in das richtige Autosom und außerdem die richtige Einlagerung in die beiden Äste für diejenige Koppelungsgruppe, welche in das Autosom mit dem abgesetzten Ast zu liegen kommt.

3. Das Y-Chromosom.

Die bekannte und oft beschriebene Gestalt des Y-Chromosoms von *Drosophila melanogaster* ist die eines Hakens (in der von mir eingeführten

Ausdrucksweise liegt ein typisch asymmetrisches Chromosom von der Formel 1k vor). Der kurze Arm ist auf Grund der Angaben verschiedener Forscher am Ende keulig angeschwollen und auch BRIDGES sagt (l. c.): „The shorter arm is composed of two segments, a proximal thin section which constitutes about half of the arm, and a slightly thicker terminal segment“. In meinem Carminessigsäurepräparaten, wo ja das Differenzieren wegfällt und feinere Strukturen mit besonderer Klarheit, wenn auch oft nicht sehr kontrastreich hervortreten, zeigt sich das Y-Chromosom in Metaphasen (Abb. 3b, Mitte; Abb. 4a; Abb. 6b) und wie wir sehen werden, in noch ausgesprochenerem Maße in Prophase als typisches Trabantenchromosom. D. h. das von BRIDGES und anderen Forschern als „dünn“

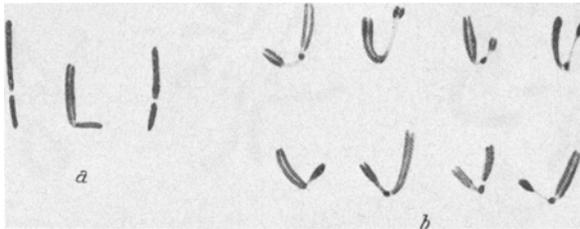


Abb. 6a—b. *Drosophila melanogaster*. a drei metaphasische X-Chromosomen, alle aus demselben Weibchen; durch die achromatische Stelle im Verhältnis 1 (proximal) : 2 (distal) geteilt. b metaphasische Y-Chromosomen aus z. T. verschiedenen Tieren; zeigen — verschieden stark ausgeprägt — die Zusammensetzung aus Hauptast, kleinem abgesetzten Aststück, Faden und trabantenartigem Ast. Apochromat 120fach, Komp. 30fach.

bezeichnete Stück des kurzen Astes ist ein Faden, an welchem das „keulig angeschwollene Stück“, der Trabant, sitzt. Natürlich findet man auch Y-Chromosomen wie das erste und zweite der in Abb. 6 Fig. b, untere Reihe, abgebildete, in welchen der Trabant durch starke Verkürzung des Fadens nahe an das proximale Ende des langen Astes herangezogen ist. Wenn bisher dieser Aufbau des Y-Chromosoms nicht erkannt wurde, so trägt daran sicher die bei Schnittpreparaten häufig viel zu „dicke“ Färbung die Schuld. Bei starker Differenzierung wird man fraglos auch in ihnen die Sonderung des kurzen Astes in Faden und Trabant feststellen können.

Fast immer ist im Y-Chromosom eine deutliche Einschnürung zu sehen, deren genaue Lage mit Sicherheit zu ermitteln mir nicht gelungen ist. Es ist dieselbe, welche BRIDGES als an der Grenze zwischen langem und kurzem Arm gelegen („Anheftungsstelle“ der „Spindelfaser“) angibt. Daß es sich bei dieser Einschnürung tatsächlich um die achromatische Spalte handelt, dafür scheinen meine Figuren in Abb. 3b und Abb. 6b (drittes Chromosom in der oberen Reihe) zu sprechen. Betrachtet man aber in der letztgenannten Abbildung das erste und vierte in der oberen und das zweite bis vierte in der unteren Reihe, so wird man sofort an den Aufbau des Y-Chromosoms bei *Drosophila funebris* (Mitteilung II) erinnert: Die Einschnürung liegt hier wie bei dieser Art nahe (und noch

in geringerer Entfernung) am proximalen Ende des langen Astes. Das kleine, durch die Einschnürung abgesetzte Stück gehört (auf Grund dieser Figuren) zum *langen* Ast und bildet, wie bei *Drosophila funebris*, die „Ansatzstelle“ der „Spindelfaser“. Andere Einschnürungen, die BRIDGES auf dem langen Ast beobachtet hat (sie werden aber nur durch zwei Figuren — die eine, Genetics 1916, Tafel 4, konnte ich nicht einsehen — belegt, von welchen die erste nicht gerade überzeugend ist) habe ich nie auch nicht in Prophasen zu Gesicht bekommen. Diese Einzelheiten im Bau des Y-Chromosoms habe ich lediglich der Vollständigkeit halber und weil sie in den Figuren so klar hervortreten, angeführt. Für unsere Fragestellung sind sie nicht von Bedeutung.

Die gewonnenen Ergebnisse über den Aufbau der Chromosomen II, III sowie von X und Y findet man in dem Schema Abb. 9 dargestellt, das aber erst nach Betrachtung der Prophasen verständlich ist.

C. Die Struktur der Chromosomen in der Prophase.

Ein Blick auf die Prophasen sowohl der Weibchen (Tafel I, Fig. 1—4) wie der Männchen (Fig. 17—19, 22, 24—28) zeigt eine Struktur der Chromosomen wie sie auf Grund der Beschaffenheit der Kerne erwartet werden mußte. Anstatt in ihrer gesamten Längsausdehnung gleichmäßig krauswolliger Fäden, wie sie Kernen entsprechen würden, die eine gleichmäßig gekörnelte Grundstruktur zeigen, findet man bei den großen Chromosomenpaaren I—III einzelne, verschieden große Stücke viel massiger, glatt umrandet und intensiver gefärbt. Es liegt ganz genau dieselbe Erscheinung vor wie ich sie zuerst für das Lebermoos *Pellia* beschrieben und bei Tieren an dem X-Chromosom von *Drosophila funebris* aufgefunden habe: partiell heterochromatische Chromosomen¹. Wer mit der Erscheinung nicht vertraut ist, wird allzu leicht dieses eigenartige Aussehen der prophasischen Chromosomen von *Drosophila melanogaster* als eine gänzlich ungesetzmäßige und bedeutungslose Erscheinung beiseite lassen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß HUETTNER (1930) bei der Entwicklung der Spermatogonien in Spermatocyten die partielle Heterochromatie gesehen hat. Darauf deutet vielleicht seine Figur 3 (untere Hälfte) hin. GUYÉNOT und NAVILLE (1929) bilden je drei somatische Prophasen aus einem Weibchen und einem Männchen ab (Tafel I Fig. 6 bis 11), in denen die auffallende Kompaktheit und Kürze des X-Chromosoms (und auch des Y) — sie wird auch im Text erwähnt — zu sehen ist.

¹ Es sei hier nochmals mit Nachdruck hervorgehoben, daß Telophasen wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit weder bei *Drosophila funebris* noch bei *Drosophila melanogaster* analysiert werden können. Die direkte Zurückführung des Heterochromatins der Chromosomen auf die Chromozentren des Ruhekerne ist also hier nicht möglich. Daß dieser Zusammenhang aber selbstverständlich vorhanden ist, die Chromozentren auch hier gar nicht anders erklärt werden können, zeigen meine an Moosen und Phanerogamen (l. c.) durchgeführten Analysen. Vor allen Dingen vergleiche man aber die an *Drosophila virilis* erhaltenen Ergebnisse S. 269.

Die beiden Forscher haben aber die jetzt zu beschreibende Längsdifferenzierung des X-Chromosoms und der Chromosomen II und III nicht erkannt. Das ist, wenigstens zum Teil, darauf zurückzuführen, daß wohl zu schwach differenziert wurde und keine Prophasen aus dem Oberschlundganglion, die allein die nötige Größe besitzen, untersucht wurden.

Eine genaue Durchmusterung zahlreicher Prophasen¹ zeigt, daß Größe, Lage und Verteilung der kompakten, glattberandeten Stücke auf die einzelnen drei Chromosomen ebenso gesetzmäßig und unabänderlich ist wie bei dem Lebermoose *Pellia*. Wir betrachten nacheinander einzeln das X-Chromosom, die beiden V-förmigen Autosomenpaare und das Y-Chromosom. Hervorgehoben sei hier nochmals, daß das Auffinden von solchen Prophasen, in welchen gleichzeitig Gestalt und Struktur *sämtlicher* Chromosomen restlos klar ist, sehr viel Mühe und Zeit erfordert.

1. Das X-Chromosom.

Durch die charakteristische, in $\frac{1}{3}$ Chromosomenlänge von dem einen Ende entfernt gelegene Einschnürung ist das X-Chromosom in Prophasen von den Autosomen oft verhältnismäßig leicht zu unterscheiden (Tafel I, Fig. 1—3). In Prophasen des Männchens (Fig. 22, 25) ist ein so gebautes Chromosom natürlich nur in der Einzahl vorhanden. Manchmal ist die Absetzung der Teile voneinander so stark (Fig. 1, 2, 22 und 23), daß man auch hier versucht sein könnte, an einzelne Chromosomen zu denken. Nur selten konnte ein dünnes fadenartiges Verbindungsstück festgestellt werden (Tafel I, Fig. 9 und 10). In anderen Fällen wieder (Fig. 5) lag in der Lücke zwischen den beiden Teilen der Nukleolus eingeschaltet. Damit ergeben sich für das X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* dieselben Verhältnisse wie für dasjenige von *Drosophila funebris*: Das Geschlechtschromosom ist gleichzeitig ein SAT-Chromosom. Es sei betont, daß in der erwähnten Figur die Nukleolen genau in derselben Ebene wie die Aststücke liegen.

Außer dieser Einschnürung besitzt nun das prophasische X-Chromosom eine ganz auffallende Längsdifferenzierung: *Nur die eine Hälfte ist euchromatisch, die andere dagegen, in welcher die Einschnürung liegt, heterochromatisch.* Diese Verhältnisse sind eindeutig zu erkennen in Tafel I, Fig. 1—3, 5, 8—10 (Weibchen); 22, 23 und 25 (Männchen). Durch diese Strukturverschiedenheit der einzelnen Teile ist das X-Chromosom besonders leicht auch dann von den großen Autosomen und dem Y-Chromosom zu unterscheiden, wenn die Einschnürung nicht zu erkennen ist wie in Fig. 18, 19 links, 27 und 28. Die Mikrophotographien auf Tafel II, Fig. 12, 13, 15—18, 28 belegen objektiv den strukturellen Unterschied zwischen Euchromatin und Heterochromatin. Es ist nicht möglich, denselben als lediglich durch Überlagerung von Spalthälften zustande

¹ Es handelt sich, wie bei *Drosophila funebris* (Mitteilung II, Bd. 19), stets um verhältnismäßig weit vorgeschrittene Stadien.

gekommen zu erklären. Das zeigen die Fig. 1 links unten, 2 rechts oben, 3 beide X-Chromosomen im oberen Teil (bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 8 dargestellt), Fig. 10 und Fig. 22 (bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 23 oben). Überall sind hier außer euchromatischen Spalthälften zugleich auch heterochromatische vorhanden, die *nebeneinander* (in der zur Blickrichtung wagerecht orientierten Ebene) liegen. Das X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* ist also in Prophasen nicht einfach ein kompaktes Stäbchen, wie es in den oben angeführten Figuren von GUYÉNOT und NAVILLE erscheint, sondern genau wie dasjenige von *Drosophila funebris* in Euchromatin und Heterochromatin gegliedert. Es kann natürlich, wie bei dieser Art, gelegentlich vorkommen, daß das X-Chromosom total heterochromatisch ist (Tafel I, Fig. 17 rechts). Das ist aber eine ganz seltene Ausnahme. Man vergleiche dazu das in der vorhergehenden Mitteilung (Bd. 48, S. 737) hierüber Gesagte.

Aus der von BRIDGES und DOBZANSKY (l. c.) ermittelten Lage der Einschnürung an der Grenze des *proximalen* und medianen Drittels, die von mir bestätigt werden konnte (s. oben), ergibt sich, daß das etwas größere, total heterochromatische Stück auf der einen Seite der Einschnürung das *proximale* sein muß (was sich ohne die Einschnürung in Prophasen nicht ohne weiteres erkennen ließe); denn das heterochromatische Stück zusammen mit dem euchromatischen auf der anderen Seite der Absetzung ist deutlich größer als das total heterochromatische, auch wenn man die noch bis zur Metaphase erfolgende Verkürzung im Euchromatin (deren Ausmaß kaum genau feststellbar ist) mit in Betracht zieht. Das geht klar hervor aus den Fig. 3 bzw. 8, 5 rechts, 9, 10, 22 (bzw. 23 oben) und 25. Ferner zeigen die Fig. 20 und 21 auf Tafel I und Fig. 19 auf Tafel II, ebenso auch Abb. 3f unten, daß das total heterochromatische Stück des X-Chromosoms proximalwärts liegt. Diese Metaphasen müssen offenbar als sehr frühe bezeichnet werden. In ihnen besitzt das X-Chromosom nicht seine spätmetaphasische Struktur, die, wie üblich, von einer Längsdifferenzierung (bis auf die Einschnürung) nichts mehr erkennen läßt, sondern es ist noch in Euchromatin und Heterochromatin gegliedert. In allen drei Metaphasen nimmt das Euchromatin den distalen, das Heterochromatin den proximalen Teil des Chromosoms ein¹.

Die Feststellung, daß die heterochromatische Hälfte des X von *Drosophila melanogaster* die proximale, die euchromatische, die distale ist, war im Hinblick auf die im nächsten Abschnitt erfolgende Bezugsetzung

¹ Ob dieses Euchromatischbleiben der proximalen Hälfte des X-Chromosoms, ganz im Gegensatz zu den euchromatischen Ästen der Autosomen in den zwei Metaphasen nur ein Zufall ist, oder ob tatsächlich das Euchromatin des X-Chromosoms sich *langsamer* nach dem kompakten, metaphasischen Zustand hin entwickelt, ist eine weitere Frage, zwecks deren Entscheidung natürlich eine ausführliche Untersuchung vorgenommen werden müßte. Tatsächlich drängt sich einem hier wiederum die Vermutung von der Existenz *zweierlei* Euchromatins auf.

zwischen der gefundenen Längsdifferenzierung und der Genverteilung ebenso notwendig wie die Ermittlung der Größe des euchromatischen und des heterochromatischen Stücks. Diese ergibt sich aus dem Größenverhältnis der beiderseits der Einschnürung gelegenen heterochromatischen Stücke zueinander. Das an das euchromatische Stück angrenzende ist durchwegs kleiner als das auf der anderen Seite der Einschnürung gelegene. In den klarsten Prophasen, die erhalten wurden (Tafel I, Fig. 3 bzw. 8, 9, 10, 22 bzw. 23, und Fig. 25), ist dieses kürzere, mediane Heterochromatin ziemlich genau halb so groß wie das proximalwärts gelegene. Da dieses, wie sich aus Metaphasen ergibt, $\frac{1}{3}$ der Chromosomenlänge beträgt, müssen beide zusammen, ebenso wie das distalwärts gelegene Euchromatin, je die halbe Chromosomenlänge ausmachen ¹.

Bisher habe ich die Struktur des Euchromatins im Vergleich zu der des Heterochromatins als weniger dicht und unregelmäßig berandet oder kraus-wollig bezeichnet. Chromomerenartige Längsdifferenzierungen, wie sie in den Chromosomen der Knäuelkerne so scharf ausgebildet sind (Abb. 2 und auch Mitteilung I dieser Reihe) fanden sich auf den prophasischen Chromosomen nur selten und auch dann nur eben angedeutet. Dagegen sieht man in dem Euchromatin des X-Chromosoms in Fig. 23 sehr deutlich ausgebildete Chromomeren auf beiden Spaltheilften. Diesen einmaligen Fall würde ich hier nicht erwähnen, wenn nicht die *Größe und Anordnung dieser Chromomeren auf den beiden Spaltheilften eine genau entsprechende* wäre. Die objektive Wiedergabe wird durch die Photographie Fig. 15—16 auf Tafel II belegt. Die Reihe beginnt mit einem verhältnismäßig großen Chromomerenpaar, welches sich bei genauester Untersuchung aus einem größeren unteren und einem kleineren oberen

¹ Auf Grund dieser Befunde über die Struktur des X-Chromosoms von *Drosophila melanogaster* lassen sich jetzt alle sichtbaren, durch Röntgenstrahlen an diesem Chromosom hervorgerufenen Änderungen (translocations, duplications, deficiencies, z. B. MULLER und PAINTER 1932; DOBZANSKY 1932a; SIVERTZEV-DOBZANSKY und DOBZANSKY 1933) cytologisch genauer untersuchen als bisher. Während diese Forscher nur die genetisch erschlossene Verlängerung oder Verkürzung des X- bzw. der anderen beteiligten Chromosomen cytologisch ermitteln konnten, ist es nun auch möglich, nachzuprüfen, ob wirklich das jeweils erschlossene Stück verlagert, verdoppelt oder ganz ausgefallen und in welcher Lage es angesetzt ist. So muß beispielsweise bei der III-Translokation 102 (DOBZANSKY l. c.) an dem kleinen heterochromatischen Stumpf des X das kleine euchromatische Stück des Chromosoms III (vgl. hierzu Anm. 1, S. 253) sitzen und der eine Ast des letzteren wird nicht nur verlängert erscheinen, sondern im Gegensatz zu dem normalen anderen kurz oberhalb der Mitte ein großes Heterochromatinstück eingeschaltet zeigen mit einem etwas kürzeren euchromatischen Ende. Und in der bobbed-deficiency (SIVERTZEV und DOBZANSKY) wird sich der Ausfall des proximal gelegenen Stückes direkt nachweisen lassen. Da dieses heterochromatisch ist, muß das deficiency-Chromosom nicht nur um $\frac{1}{3}$ kürzer sein als das normale, sondern im Gegensatz zu diesem zum größeren Teil (etwa zu $\frac{3}{4}$) aus Euchromatin, zum kleineren (etwa zu $\frac{1}{4}$) aus Heterochromatin zusammengesetzt sein. Diese letzte Feststellung ist von Interesse in Zusammenhang mit der weiter unten (S. 269) mitzuteilenden Struktur des X-Chromosoms von *Drosophila simulans*.

Es leuchtet ein, daß man durch die Untersuchung gerade der Translokationen (in Prophasen) besonders eindeutig die Konstanz und Gesetzmäßigkeit der Längsdifferenzierung der Chromosomen von *Drosophila melanogaster* in Euchromatin und Heterochromatin wird belegen können (vgl. hierzu S. 260/62).

zusammengesetzt erweist (in der Photographie nicht zu erkennen). Es folgen dann in größerem Abstand auf beiden Spalthälften je ein mittelgroßes Chromomer und in einem weiteren, etwa gleich großen Abstand je zwei nahe zusammengelegene, ziemlich große Chromomeren; den Abschluß bilden beiderseits zwei winzig kleine (auch auf der Photographie noch eben sichtbare). Auf Grund dieser gleichsinnigen Anordnung und entsprechend verschiedener Größe muß man wohl den Schluß ziehen, daß hier eine auch im lebenden Zustand vorhandene Struktur und kein Fixierungsprodukt vorliegt. Ähnliches habe ich früher (1932) für die Chromosomen von *Vicia faba* nachgewiesen. Wenn es auch wünschenswert ist, daß der Nachweis dieser Chromomeren im Euchromatin bei mehreren X-Chromosomen gelänge, so schien mir doch dieser erstmalig gefundene Anhaltspunkt für eine chromomerenartige Struktur gerade im X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* mitteilenswert. Dem sei noch zweierlei hinzugefügt: 1. Von einer Spiralstruktur der Euchromatins des X-Chromosoms (wenigstens in diesem Stadium der Prophase kann keine Rede sein. 2. Wenn es einmal gelingen sollte (und das scheint durchaus nicht unmöglich) eines der Chromosomen der Knäuelkerne mit dem Euchromatin des X-Chromosoms zu identifizieren, so darf man nicht erwarten, hier ebenfalls nur 6 Chromomeren zu finden. Unsere Abb. 2 weist vielmehr eindeutig darauf hin, daß sich diese Chromomeren als aus einzelnen, dicht beieinanderliegenden zusammengesetzt herausstellen werden. Weitere, schwächer gefärbte, die in den kleinen prophasischen Chromosomen der somatischen Mitose nicht in Erscheinung treten, sind in den Zwischenräumen zu erwarten. Wieviele der tatsächlich vorhandenen Chromomeren in einem Chromosom sichtbar werden, hängt nach dieser Darlegung also von der jeweiligen Größe des Chromosoms ab.

2. Die V-förmigen Autosomen.

Den Aufbau und die Struktur der 2 Paar V-förmigen Autosomen zeigen eindeutig die auf Tafel I in den Fig. 18, 25 (hierzu Mikrophotographie Tafel II, F. 11—14), 27 und 28 (hierzu Mikrophotographie Fig. 26 und 27) wiedergegebenen Prophasen. In den anderen ist entweder jeweils nur das eine Paar restlos klar (Tafel I, Fig. 1—3, 17, 19, 26, Abb. 7) oder es sind nur einzelne Merkmale deutlich zu erkennen (Fig. 24).

Aus den erstgenannten Fig. 18, 25, 27, 28 ergibt sich zunächst: Ganz wie in Metaphasen und oft viel stärker als in diesen sind bei den Partnern des *einen* Paares die Äste auf der *einen* Seite der achromatischen Spalte (diese außer in Fig. 18 — bei beiden Paaren — und in Fig. 27 — beim unteren — auch in Fig. 2, 3 bzw. 4, 17, 19 rechts und in Abb. 7 b gut erkennbar) nahe derselben abgesetzt. Die Lücke ist sehr viel größer als beim X-Chromosom, so daß die Zusammengehörigkeit der einzelnen Stücke bei Überlagerungen (Fig. 2 links unten, 22 oben) schwer zu erkennen ist. Nie wurde wie beim X ein Verbindungsfaden noch ein eingeschalteter Nukleolus gefunden. Während sich somit das Vorhandensein der in Metaphasen festgestellten Absetzung wie beim Geschlechtschromosom bestätigt, erscheint doch durch das ständige Fehlen des Nukleolus diese Absetzung in dem einen Autosomenpaar in ihrem Wesen (das wie beim X vorderhand gänzlich unbekannt bleibt) verschieden.

Ein weiteres Merkmal dagegen findet man bei den Partnern *beider* Paare in gleicher Weise ausgebildet: *Während die Äste in ihrem Hauptverlauf*

aus schwach gefärbtem kraus-wolligen Euchromatin bestehen, sind auf beiden Seiten der achromatischen Spalte kleine, gleich große Stücke heterochromatisch¹. Die Konstanz dieser Längsdifferenzierung ist ebenso sichergestellt wie diejenige des X-Chromosoms. Dagegen sprechen natürlich nicht weniger gute Stadien wie die oben erwähnten, in den Fig. 1 rechts, 2 rechts, 22 oben und 26 links wiedergegebenen. Daß der strukturelle Gegensatz zwischen Euchromatin und Heterochromatin nicht verstärkt wiedergegeben oder gar konstruiert ist, zeigen die entsprechenden

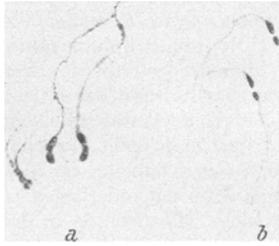


Abb. 7 a—b. *Drosophila melanogaster*. Zwei Paare der großen V-förmigen Autosomen, aus Prophasen herausgezeichnet, die Differenzierung in Euchromatin und das links und rechts der achromatischen Spalte (diese sichtbar in b) liegende Euchromatin zeigend. In a das Paar mit den abgesetzten euchromatischen Aststücken; diese erscheinen kürzer als die ansitzenden, da sie im unteren Teil in der Blickrichtung verlaufen. Zu a vgl. Mikrophot. auf Tafel II, Fig. 20. Apochromat 120fach; a Komp. Okular 30fach, b Komp. Okular 15fach.

Mikrophotographien (zu Abb. 7a Tafel II, Fig. 20; zu Tafel II Fig. 25; zu Tafel I, Fig. 11—14, 25; zu Tafel I, Fig. 28; Tafel II, Fig. 26 und 27). Vergleicht man nun die Lage der Euchromatin-Heterochromatingrenze mit der Lage der von DOBZANSKY an den metaphasischen Chromosomen beobachteten Einschnürungen (unsere Abb. 5), so ergibt sich ohne weiteres die Identität beider. Mit anderen Worten zusammengefaßt: Die Chromosomen II und III von *Drosophila melanogaster* bestehen bis auf kleine jeweils gleich große heterochromatische Stücke beiderseits der Umbiegungsstelle aus Euchromatin. Die Grenze zwischen beiden Chromatinen ist in Metaphasen (an Schnittpräparaten) als Einschnürung zu erkennen. Außerdem ist bei dem *einen* Chromosom der *eine* Ast an der Euchromatin-Heterochromatingrenze in Prophasen abgesetzt und in Metaphasen mit dem heterochromatischen Stumpf durch

einen Faden verbunden. Er kann aber in den letztgenannten Stadien dem Stumpf so dicht aufsitzen, daß die Wesensverschiedenheit der beiderseits der Umbiegungsstelle gelegenen Einschnürungen nicht mehr erkannt werden kann.

Die an den Chromosomen von *Drosophila melanogaster* beobachteten Einschnürungen sind also zum Teil durchaus nicht gleichwertig, sondern ganz verschiedener Natur. Man hat zu unterscheiden:

1. Eigentliche Absetzungen

a) mit in der Prophase eingeschaltetem Nukleolus (X-Chromosom);

b) wahrscheinlich nie mit Nukleolus in der Prophase (die Partner des *einen* V-förmigen Chromosomenpaares).

¹ Damit ist äquilocale Heterochromatie (HEITZ 1932) auch bei Tieren aufgefunden. Vgl. auch S. 272. Die auf beiden Seiten der achromatischen Spalte gleichstarke Heterochromatie erinnert sehr an die bei kurzchromosomigen Pflanzen aufgefundenen Verhältnisse (GRÉGOIRE 1932; HEITZ 1932). Vgl. auch die Chromosomen von *Scatophila unicornis* S. 279.

2. Einschnürungen, die lediglich die Euchromatin-Heterochromatengrenze darstellen.

3. Die kugeligen Autosomen.

Bevor ich zu der Beschreibung des Y-Chromosoms der Männchen übergehe, sei noch bei der Struktur der kleinen, kugeligen Autosomen (IV) verweilt. Sie sind in Carminessigsäure-Präparaten nicht oft mit vollkommener Sicherheit zu erkennen. Wo dies aber der Fall war (vgl. Weibchen Fig. 1, 2; Männchen Fig. 18 oben Mitte; Fig. 19 links, 22 rechts Mitte, 25 links Mitte, 28 rechts unten; vgl. auch Fig. 13 und 25, Tafel II), konnte ich meistens erkennen, daß sie auffallend hell (und eben deswegen schwer auffindbar), genau so wie das Euchromatin der Autosomen gefärbt waren. Sie müssen deshalb als euchromatisch bezeichnet werden. Wären sie heterochromatisch (und das war auf Grund der an Pflanzen gewonnenen Ergebnisse über die mikrochromosomischen Chromozentren eher zu erwarten; HEITZ 1932), so müßten sie viel intensiver gefärbt sein, ebenso intensiv wie die kleinen häufig fast gleich großen und kugeligen medianen Heterochromatinstücke der Chromosomen II und III. Was sie allerdings von dem Euchromatin dieser unterscheidet, ist die auffallende Tatsache, daß sie nicht im geringsten fädig ausgedehnt erscheinen im Vergleich zu ihrer metaphasischen Gestalt, was doch für das Euchromatin der beiden anderen Autosomen (und für Euchromatin überhaupt) in so ausgesprochener Weise zutrifft. Doch wäre es verfrüht, daraufhin das Vorkommen von zweierlei Euchromatin zu behaupten (vgl. auch S. 249).

4. Das Y-Chromosom.

Nach Ermittlung des X-Chromosoms ist das Y-Chromosom ohne weiteres auf Tafel I in den Fig. 18 (links), 19 (rechte Einstellung ganz oben links), 22 (unten), 24 (oben links), 25 (oben rechts), 27 (unten Mitte), 28 (oben links); Tafel II, Fig. 15, zu erkennen. *Im Gegensatz zu allen anderen Chromosomen ist es, wie man sieht, total heterochromatisch*¹. Für dieses Chromosom von *Drosophila melanogaster* bestätigen sich demnach die Angaben („kompakter“ und „kürzer“ als die Autosomen) von

¹ Durch diesen Befund über die Struktur des Y-Chromosoms im Verein mit demjenigen über die Struktur der V-förmigen Autosomen (II, III) ergibt sich, wie beim X-Chromosom (Anmerkung 1 S. 250), die Möglichkeit, die in Betracht kommenden Verlagerungen genauer als bisher zu untersuchen. So muß bei den Verlagerungen *A, B, C, I, J* vom Chromosom II an das Y-Chromosom (DOBZANSKY 1932b) dieses nicht nur verlagert sein, sondern dem heterochromatischen Y muß das euchromatische Stück des Chromosom II aufsitzen. Und vielleicht läßt sich bei der Translokation *D*, wo das verlagerte Stück so klein ist, daß DOBZANSKY keine Verlängerung des Y feststellen konnte, in Prophasen doch ein kleiner Euchromatinzipfel an dem Y erkennen. Dies sollte man mit Sicherheit erwarten auf Grund der Translokation *b* (DOBZANSKY 1930a und 1931), bei welcher dasselbe kleine Stück des Chromosom II an das Chromosom IV angeheftet und — bei der Kleinheit des letzteren — in Metaphasen cytologisch nachgewiesen werden konnte (vgl. auch S. 262).

GUYÉNOT und NAVILLE (l. c.), wenn die Forscher auch die Erscheinung offenbar nicht als Heteropyknose (= Heterochromatie) erkannt haben. In der Nähe seines einen Endes findet man sehr oft einen kleinen, deutlich heterochromatischen Körper (Fig. 19, 24, 25, 27) und in einer ganzen Reihe von Fällen konnte seine Verbindung mit dem Y-Chromosom durch einen Faden nachgewiesen werden (Fig. 22, 23 und 11—15; außerdem Photographie Fig. 15, 16, 24 oben, Tafel I). Es kann sich nur um den



Abb. 8 a—c. *Drosophila melanogaster*. Metaphasen (a, b) und Prophase (c) aus einem XYY-Männchen. Außer den Y-Chromosomen (vgl. Text) ist in a die distale Lage der euchromatischen Hälfte des X-Chromosoms zu erkennen, ferner in a und c das Autosomenpaar mit den einseitig abgesetzten Aststücken. (Zu c vgl. Mikrophot. Tafel II, Fig. 23 u. 24.) Alles Apochromat 120fach, Komp. Okular 15fach.

von den bisherigen Autoren als kurzer Ast bezeichneten Teil des Y-Chromosoms handeln, der wie auf S. 246 gezeigt wurde, auch in Metaphasen durch einen Faden mit dem proximalen Ende in Verbindung steht und dem Y-Chromosom den Charakter eines Trabantenchromosoms gibt. Wie oft in den beschriebenen Metaphasen (Abb. 3b, 6b), so zeigt auch in Prophasen das Y-Chromosom kurz vor seinem proximalen Ende eine deutliche Absetzung (Tafel I, Fig. 11, 13, 14, 15, 22—24). Aus Fig. 19, 25 und 28 ist die Lagebeziehung zum Nukleolus zu ersehen. Hierüber wurde bei Besprechung des X-Chromosoms das Nötige gesagt. Besonders verwiesen sei noch auf Tafel I, Fig. 25 (Photographie Tafel II, Fig. 11 und 12 oben). Hier liegt der Nukleolus eingeschaltet zwischen das Ende des großen heterochromatischen Astes und sein kleines proximales Ende, von welchem im Präparat ein unterhalb des Nukleolus liegendes, nach dem großen Ast hin gerichtetes fädiges Stück zu erkennen war. Rechts in einiger Entfernung von diesem kleinen proximalen Teilstück liegt der „Trabant“. Eine ganz analoge Dreiteilung des Y-Chromosoms findet man auf Tafel I, Fig. 16 (Photographie 2, 3; Tafel II). Ein Nukleolus war hier nicht zu erkennen. Der Hauptast ist durch einen dicken Faden mit dem proximalen Ende verbunden. Bis ganz in die Nähe desselben reicht ein längerer vom „Trabanten“ ausgehender Faden.

Diese Einzelheiten bezüglich der Struktur des Y-Chromosoms seien nur der Vollständigkeit halber, und weil sie bisher nicht erkannt worden sind, mitgeteilt. Das Wesentliche bleibt die totale Heterochromatie des Y-Chromosoms.

Die Ergebnisse über den Bau des Y-Chromosoms fanden durch einen seltenen Zufall in gewissem Sinne eine hübsche Bestätigung. In einer der sehr zahlreich untersuchten männlichen Larven wurden Prophasen mit *zwei* anstatt einem total heteropyknotischen, mit Faden und Trabant versehenen Chromosom gefunden (Abb. 8c, Photographie Tafel II, Fig. 23 und 24; auch Fig. 12 und 14, Tafel I, stammen miteinander aus *einer* Prophase dieses Tieres). Dieses Chromosom kann nur ein überzähliges Y sein, da weder das X noch die Autosomen total heteropyknotisch sind. Eindeutige Metaphasen (Abb. 8a, b) zeigen, daß tatsächlich ein XYY-Männchen vorliegt, wie solche als reguläre Nachkommen von (durch Nichttrennen von XX entstandenen) XXY-Weibchen auftreten.

Auch die Ergebnisse über die gestaltlich strukturelle Längsdifferenzierung der Chromosomen von *Drosophila melanogaster* seien durch ein Schema veranschaulicht (Abb. 9). Das Y-Chromosom ist demnach in vierfacher Weise vom X verschieden. Erstens fehlt beim X der Trabant mit dem Faden (die zusammen bisher als der kurze Ast bezeichnet worden sind). Zweitens ist (wie bekannt) der dem X homologe¹ Ast des Y um ein gutes Stück kürzer. Drittens ist im X eine Einschnürung vorhanden, welche auf dem Y in derselben Höhe fehlt. Viertens ist das X aus Heterochromatin und Euchromatin zusammengesetzt, während das Y total heterochromatisch ist. Es liegt ein vierfach heteromorphes Chromosomenpaar vor.

II. Die Beziehung zwischen struktureller und genischer Längsdifferenzierung.

Die früher (1929 und 1932) von mir entwickelte und hier (S. 722 in Mitteilung II) nochmals kurz auseinandergesetzte Vorstellung über die Bedeutung von Euchromatin und Heterochromatin ist: Euchromatin ist genisch aktiv, Heterochromatin genisch passiv. Heterochromatische Chromosomen oder Chromosomenstücke enthalten keine oder in irgendeiner Weise passive Gene.

Vergleicht man die Verteilung von Euchromatin und Heterochromatin in den einzelnen Chromosomen von *Drosophila melanogaster* mit der Verteilung der Gene, in den bis vor kurzem alleine vorhandenen aus dem reinen Vererbungsversuch auf Grund der MORGANSchen Theorie erhaltenen Chromosomenkarten (die jüngste ausführliche in SANSOME and PHILP 1932), so ist von einer solchen Beziehung nichts zu erkennen. Im X-Chromosom erscheinen die Gene über dasselbe in seiner ganzen Ausdehnung ziemlich gleichmäßig verteilt und in den beiden großen Autosomen erscheinen sie sogar gerade in der Gegend der medianen Heterochromatinstücke zusammengedrängt. Nur zwischen Gengehalt des Y-Chromosoms und seiner totalen Heterochromatie besteht ein auffallender Zusammenhang. Im Y-Chromosom sind bis jetzt nur das Gen kurzborstig und zwei

¹ Die wirkliche Homologie des *großen* Astes des Y mit dem X ist durch STERNs Untersuchungen (1927, 1929) erwiesen.

die Bewegungsfähigkeit der ausgebildeten Spermatozoiden bedingenden Gene bzw. Genkomplexe gefunden worden (STERN 1927, 1929; SHEN 1932). Diese Genarmut im Vergleich zu den Autosomen und zum X-Chromosom sieht ja auch WITSCHI (1929) als mit der Heteropyknose des Y-Chromosoms in Zusammenhang stehend an. Hierauf werde ich in Abschnitt II zurückkommen.

Eine ganz andere Sachlage ergibt sich aber auch für die Autosomen und das X-Chromosom auf Grund der neueren Untersuchungen von DOBZANSKY (1929, 1930a, 1930b, 1932a), PAINTER (1931) und MULLER und PAINTER (1932), durch welche die *wirkliche* Lage einer ganzen Anzahl von Genen in diesen Chromosomen festgestellt werden konnte.

Diese Forscher erhielten durch Behandlung mit Röntgenstrahlen (bei verschiedenen Chromosomen) Verlagerung eines Stückes eines Chromosoms an ein anderes nichthomologes Chromosom. Die stattgefundene Verlagerung kann dadurch, daß sie die Koppelung von Gengruppen, die normalerweise nicht miteinander gekoppelt erscheinen, herbeiführt, aus dem Ausfall der jeweils in der geeigneten Weise mit den bestrahlten Tieren vorgenommenen Kreuzung erschlossen werden. Zugleich ermittelt man so natürlich, zwischen welchen Genen des betreffenden Chromosoms der Bruch stattgefunden hat. Da in den einzelnen, bestrahlten Tieren verschieden große Stücke des durch Genmarkierung jeweils verfolgten Chromosoms verlagert werden, ergibt sich die Möglichkeit, die MORGANSche Theorie der linearen Anordnung der Gene zu beweisen (was erstmalig durch die Untersuchungen STERNs 1926 mit Hilfe einer spontanen Verlagerung vom Y an das X geschehen ist) und die wirkliche Lage letzterer im Chromosom direkt zu bestimmen. Wird z. B. in dem ersten von drei Versuchen der Bruch zwischen zwei in der Nähe des distalen Chromosomenendes liegenden Genen, in dem zweiten zwischen zwei in der Mitte des Astes liegenden, im dritten zwischen zwei in der Nähe des proximalen Endes liegenden festgestellt, so muß bei einer cytologischen Untersuchung das verbleibende Chromosomenstück im ersten Fall größer als im zweiten und in diesem größer als im dritten Falle sein, wenn die Gene linear angeordnet sind. Durch eine ganze Reihe von Versuchen mit den Chromosomen I, II und III konnten so DOBZANSKY und MULLER und PAINTER die lineare Anordnung der Gene beweisen und die wirkliche Lage mehrerer Gene in diesen Chromosomen bestimmen.

Bei diesen Versuchen stellte sich die nicht zu erwartende, ebenso merkwürdige wie bedeutsame Tatsache heraus, daß die wirklichen Abstände zwischen einzelnen Genen andere sein können als die lediglich aus den Austauschzahlen erschlossenen. Aus diesen kann man also nur die Reihenfolge der Gene, nicht die Abstände zwischen ihnen ermitteln. (Dies führen die betreffenden Forscher darauf zurück, daß die Wahrscheinlichkeit für das Eintreten des Austauschvorgangs für jede Stelle eines Chromosoms *nicht*, wie die MORGANSche Theorie annimmt, dieselbe ist, daß vielmehr an einzelnen Stellen, ja sogar in ganzen Stücken Austausch seltener stattfindet als in anderen oder sogar ganz unterbleibt.)

1. Das X-Chromosom.

Wir betrachten zuerst die Genverteilung im X-Chromosom, die „cytologische Karte“ oder die „cytologisch-genetische Karte“, wie sie von jetzt

ab besser genannt sei¹, soweit sie durch die bisherigen Translokationsversuche ermittelt wurde. Am bemerkenswertesten ist die von MULLER und STONE (1930) gefundene, von MULLER und PAINTER (l. c. S. 334—336), DOBZANSKY (1932a, S. 502) und STERN (1931) untersuchte „X—IV 4“-Verlagerung, bei welcher ein Bruch zwischen den Genen forked und Bar stattfand. Diese liegen in der genetischen Karte an den loci 56,7 und 57,0, also sehr nahe dem rechten Kartenende (Kartenslänge 70,0 Einheiten). Cytologisch wäre also, die Gleichmäßigkeit des Austauschvorganges über das ganze Chromosom vorausgesetzt, ein im Verhältnis 1 : 5 bis 1 : 6 durchtrenntes Chromosom zu erwarten. Tatsächlich sind aber zwei gleich große Teilstücke vorhanden. [Das belegen am ausführlichsten, entgegen zuerst anders lautenden Angaben PAINTERS (1931), die zahlreichen Abbildungen bei STERN 1931.] Alle links von forked befindlichen Gene, und das sind nicht weniger als 45 von den 56 im ganzen bis jetzt ermittelten, liegen also in der einen Hälfte des X-Chromosoms. In der anderen Hälfte dagegen befinden sich außer Bar nur noch 8 rechts von diesem (59,0—62,5) liegende Gene². Von diesen 8 liegen 6 (carnation, 62,5 und die links davon befindlichen) ebenfalls nicht am Chromosomenende, sondern dicht an Bar herangerückt, was sich aus den Chromosomenstück-Ausfällen X 1, X 2 und X 14 (MULLER und PAINTER l. c., S. 332 und Fig. 13—16) sowie — für 5 wenigstens, fused 59,5, und die links davon liegenden — aus der Chromosomenstück-Verdoppelung 100 (DOBZANSKY l. c. 1932a, S. 502) ergibt. Nahezu die ganze eine Hälfte des X-Chromosoms (Abb. 10, vgl. aber auch S. 258) enthält also höchstens 1—2 Gene, minute und bobbed (von denen ersteres 62,7, wohl in der Nähe von carnation liegen wird) und MULLER nennt deshalb dieses Stück des X-Chromosoms die „genetically inert region“, während er das andere, welches nicht viel größer ist (nach MULLERS — allerdings wohl nicht ganz korrekten Konstruktion, vgl. S. 258 — sogar gleich groß) und so gut wie alle Gene enthält als „genetically active region“ bezeichnet.

Die cytologisch-strukturelle Analyse des X-Chromosoms ergab (S. 249), daß es zur Hälfte aus Euchromatin, zur anderen Hälfte aus Heterochromatin besteht und ferner, daß die euchromatische die distal, die heterochromatische die proximal gelegene Hälfte ist. ANDERSON (1925) hat auf Grund reiner Vererbungsversuche geschlossen, daß das rechte Ende der Koppelungsgruppe I in das proximale Ende des X-Chromosoms

¹ Ich unterscheide demnach jetzt zwischen der *genetischen* Karte, in welcher die erschlossene und der *cytologisch-genetischen* (= der *cytologischen* der amerikanischen Forscher), in welcher die direkt bestimmte genetische Längsdifferenzierung zum Ausdruck kommt. Diesen gegenüber steht die *cytologische* Karte, in welcher die direkt sichtbare, gestaltlich-strukturelle Längsdifferenzierung der Chromosomen dargestellt wird.

² Diese Zahlen ergeben sich aus der Zusammenstellung bei SANSOME und PHILP (l. c.). Rechnet man noch die zahlreichen Lethalgene sowie einige andere bei MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT (1925) aufgeführte Gene hinzu, so liegen in der linken Hälfte des X-Chromosoms etwa 95, in der rechten etwa 16, also nur der 6. Teil.

gelegt werden muß und STERN hat bekanntlich den cytologisch-genetischen Nachweis für die Richtigkeit dieser Ableitung erbracht (die ja auch durch die X—IV 4-Verlagerung bestätigt wird). *Die euchromatische, distale Hälfte ist also diejenige, in welcher 46, die heterochromatische, proximale diejenige, in welcher 9 Gene liegen.* Damit hat sich die auf Grund der unterschiedlichen Morphogenese von Euchromatin und Heterochromatin gemachte Voraussage (1929), daß ersteres genisch aktiv sein müsse im Vergleich zu letzterem, das als genisch passiv bezeichnet wurde, als zutreffend erwiesen¹. Im Heterochromatin sind allerdings nicht, gemäß der Voraussage überhaupt keine oder irgendwie passive Gene vorhanden, aber doch nur der 5.—6. Teil der Gene, die in dem *gleich großen* Stück Euchromatin liegen. Ein Vergleich unserer Figuren (Tafel I, Fig. 7—10, 23 oben), welche die sichtbare, auf rein cytologischem Wege ermittelte Längsdifferenzierung des X-Chromosoms zeigen, mit den von DOBZANSKY (1932a) und MULLER und PAINTER (1932) gegebenen Karten, in welchen die unsichtbare, auf cytologisch-genetischem Wege erschlossene Längsdifferenzierung des X-Chromosoms zum Ausdruck kommt, zeigen schön die Übereinstimmung. Die eine dieser 2 Karten sei nebenstehend abgebildet (Abb. 10). Sie läßt die Übereinstimmung übrigens etwas größer erscheinen, als sie in Wirklichkeit ist, da MULLER und PAINTER bei Aufstellung dieser cytologisch-genetischen Karte die Bruchstelle der X—IV 4-Verlagerung (Linie C), wie mir scheint, unberechtigterweise² nicht in die Mitte (in Abb. 10 mit der Linie E zusammenfallend), sondern links davon legen. Liegt der Bruch, was aus den Beobachtungen STERNs (l. c.) hervorgeht, in der Mitte, dann muß im Schema MULLERS die punktierte (vgl. Anmerkung S. 259) „active region“ in der Größe

¹ Die strukturelle Längsdifferenzierung hatte ich ermittelt, bevor ich mit den Arbeiten von PAINTER, MULLER und PAINTER und DOBZANSKY bekannt wurde. Später wurde dann zur restlosen Sicherstellung der Befunde nach möglichst zahlreichen, einwandfreien Prophasen gesucht.

² Es heißt (S. 336) von den 2 abgebildeten Metaphasen (die aus Weibchen stammen, welche für die X—IV 4-Verlagerung homozygot waren): „From these figures it would appear that the XR component may be somewhat larger than the XL. IV piece, but in plotting the position of the break on the standard X we have assumed that the break separated the X into two pieces of the same volume. (This makes the break occur somewhat to the left of the midpoint of the length chromosome since the left end is the thicker).“ Zu der genauen Bestimmung der Größe der beiden Teilstücke dürften 2 Metaphasen doch kaum ausreichen, da die Unterschiede zwischen x^p und x^d (in STERNs Bezeichnung) in den beiden Figuren kaum wahrnehmbar sind (ganz abgesehen davon, daß man x^p von x^d höchstens in der einen Figur (19b) voneinander unterscheiden kann. STERN (1931), der zahlreiche Metaphasen abbildet, gibt dagegen an, daß die Stücke „zweifelsfrei fast gleich lang sind“. Er neigt sogar umgekehrt zu der Ansicht, daß x^p kürzer ist als x^d . Bei der Konstruktion der Chromosomenkarte sollte man deshalb am richtigsten von der Gleichheit der Stücke ausgehen, da ja an dem x^d noch ein Chromosom IV sitzt, welches, wenn auch sehr klein, von dem x^d abgerechnet werden müßte. Die in den beiden Hälften des X verschiedene Masse (distales Ende dick-keulenartig, proximales zugespitzt) bei der Kartenkonstruktion mit einzubeziehen, wie das MULLER tut, scheint mir nicht richtig, da es sich doch lediglich um die lineare Anordnung der Gene handelt.

des Abstandes *C—D* bis nach rechts von der Mittellinie sich ausdehnen. Wichtiger als diese Richtigstellung in der Konstruktion der cytologisch-genetischen Karte ist jedoch die Untersuchung des *prophasischen*, bei der X—IV 4-Verlagerung durchgebrochenen X-Chromosoms (vgl. unten).

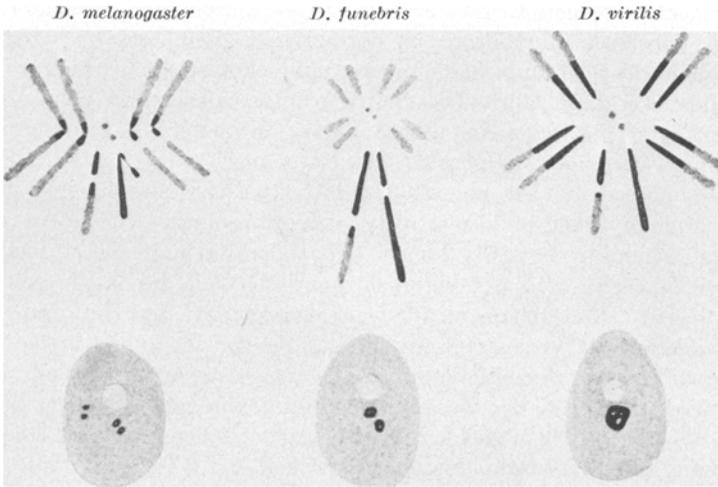


Abb. 9. Schema („cytologische Karte“) der strukturell-sichtbaren Längsdifferenzierung der Chromosomen dreier *Drosophila*-Arten auf Grund der in Mitteilung II und III gegebenen Abbildungen. Unter jedem Chromosomensatz Schema der Zellkerne bei der betreffenden Art. Dem grau-flockigen Euchromatin der Chromosomen entspricht die graupunktierte Grundsubstanz der Kerne, dem dunkeln Heterochromatin die dunkeln, vakuolisierten Chromozentren. Nukleolus hell.

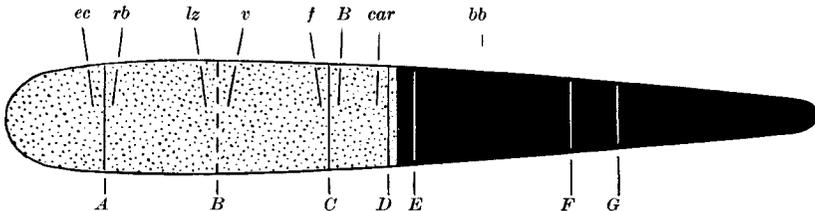


Abb. 10. Fig. 1 aus MULLER and PAINTER 1932. Auf $\frac{1}{10}$ verkleinert¹. „Cytologisch-genetische Karte“ des X-Chromosoms; schwarz die genisch „inert region“, welche nur das Gen bobbed enthält, punktiert die genisch „active region“, in welcher außer bobbed alle bisher bekannt gewordenen geschlechtsgebundenen Gene liegen. Über dem Chromosom die Gene zwischen welchen Brüche (*A—G*) genetisch und cytologisch ermittelt wurden: unter dem Chromosom die Bezeichnungen für die einzelnen Chromosomenstückverlagerungen (*A—G, F*) bzw. die Chromosomenstück-Ausfälle (*D, E, G*).

Interessant ist, was MULLER (l. c.; S. 357) über die genisch träge Region des X-Chromosoms sagt: „It seems rather curious that the relatively inert regions should have undergone as little change in size and in position as

¹ Die ursprüngliche Figur ist in der Weise abgeändert, daß die „active region“ punktiert, die „inert region“ geschwärzt wurde, während bei MULLER and PAINTER erstere schwarz, letztere punktiert ist. Durch diese Umkehrung ist im cytologisch-genetischen Schema eine direkte Angleichung an die strukturell-sichtbare Längsdifferenzierung des X-Chromosom in helles Euchromatin und dunkles Heterochromatin erreicht.

they appear to have done, in the millions of years during which the different species of *Drosophila* genus have doubtless been separated from each other . . .“ Die Strukturanalyse des X-Chromosoms gibt auf diese Frage eine Antwort: Die Beschaffenheit des Chromatins, welches der genetisch trägen Region entspricht, ist weitgehend abgeändert; es ist im Vergleich zum Chromatin der active region „erstarrt“ und besitzt vielleicht überhaupt keine innere, mikroskopisch sichtbare Struktur wie dieses (vgl. S. 239). Die Strukturunterschiede sind also andere (wenn auch nicht ganz unähnlich) als sie MULLER (l. c. in demselben Abschnitt) vermutet. Er glaubt, daß die genisch träge Region „appear swollen, physically, but contain a relatively short chromonema which runs through them in a relatively straight course, wherea in more ‚active‘ regions it is really longer, and therefore more closely coiled“.

Die Tatsache, daß der heterochromatische Teil des X-Chromosoms doch 9 (bzw. 16) durchaus aktive Gene enthält, legt den Einwand nahe, das Zutreffen der Voraussage sei zufällig, da von ihr aus ja keine (bzw. irgendwie passive) Gene in diesem Teil zu erwarten waren. Es bleibt aber, ganz abgesehen von der Zusammenhäufung von nicht weniger als 46 (bzw. 95) Genen in dem gleichgroßen euchromatischen Stück die Übereinstimmung mit dem total heterochromatischen, nur 3 Gene¹ enthaltenden Y-Chromosomen. Wir sahen in Abschnitt I C, wie schwer es ist, vollkommen genau die Größe der strukturell verschiedenen Teilstücke des X-Chromosoms zu ermitteln. Es schien nicht ausgeschlossen, daß die Untersuchung von Prophasestadien dieser X—IV 4-Verlagerung doch noch eine bessere Übereinstimmung zwischen cytologischem Befund und Voraussage zutage hätte fördern können. Träfe dieselbe in vollem Umfange zu, so müßte an dem proximalen, heterochromatischen Teil des in der Mitte durchbrochenen X-Chromosoms noch ein kleines, euchromatisches Stück feststellbar sein, in welchem außer Bar mindestens die 9 (bzw. 16) rechts davon befindlichen Gene liegen müßten, deren letztes fused ist. Denn dieses liegt nach Angaben von DOBZANSKY (1932a) auch in der cytologischen Karte ganz in der Nähe von Bar. Das eine der restlichen 3 Gene des X-Chromosoms, bobbed, liegt dagegen nach Ermittlungen desselben Forschers im unteren Drittel, also sicher im Heterchromatinbereich.

Die in den männlichen Larven² gefundenen, brauchbaren Prophasen sind in Abb. 11 zusammengestellt. Die Analyse derselben wäre, wie leicht ersichtlich, ohne die Kenntnisse der in Abschnitt I B und C ermittelten Gestalt und Struktur aller Chromosomen unmöglich. Über die Autosomen (ihre Struktur tritt besonders klar in Fig. d und g,

¹ Zwei derselben sind möglicherweise Genkomplexe; vgl. S. 256 oben.

² Zur Verfügung stand mir ein Stamm, in welchem die Weibchen zwei aneinandergehaftete X-Chromosomen sowie ein Y-Chromosom, die Männchen außer diesem das in zwei Hälften geteilte X-Chromosom besaßen (über Herkunft vgl. Mitteilung II). Dieser Stamm erhält sich konstant, indem das Y der Weibchen auf die Söhne, das Y der Männchen auf die Töchter übertragen wird, während die Kombinationen XXX und YY nicht lebensfähig sind.



Abb. 11 a-g. *Drosophila melanogaster*. Männchen mit in der Mitte durchgebrochenem X-Chromosomen; a, d, e, g Prophasen, f Stück aus einer Prophase, b und c Metaphasen. a-b und c-d jeweils aus einem Individuum. Alle in Frage stehenden Chromosomen und Chromosomenstücke bezeichnet. Näheres vgl. Text S. 262 und auch S. 251 u. 252. Aprochromat 120fach, Komp. Okular 15fach.

die abgesetzten Äste des einen Paares außerdem in Fig. a rechts, d rechts unten und g Mitte hervor) und das Y-Chromosom (dessen Gliederung in proximale Einschnürung, Faden mit Trabant sehr schön in a und g zu sehen] wurde dort alles Nötige gesagt. Wie zu erwarten ist in

sämtlichen Prophasen ein vollkommen *euchromatisches*, distales Stück des X-Chromosoms vorhanden (in allen Figuren als x^d — STERN 1931 — bezeichnet; zu Fig. *a* vgl. die Photographie 25 auf Tafel II). Außer dieser euchromatischen Hälfte ist in allen Figuren (als x^p bezeichnet und in *a*, vgl. Photographie 25 Tafel II, *f*, *g* besonders leicht feststellbar und vom Y zu unterscheiden) die andere annähernd gleich große *heterochromatische* Hälfte vorhanden¹. Ich konnte an ihrem Ende kein Euchromatinstückchen auffinden. Die Unstimmigkeit bezüglich der Voraussage bleibt also zunächst bestehen, daß nämlich im Heterochromatin des X einige wenige Gene liegen. Zunächst, denn der Nachweis eines so kleinen Euchromatinzipfels ist natürlich besonders schwierig, und es wäre möglich, daß sein Nachweis bei erneuter Untersuchung doch noch gelingt. Wenigstens ein Anhaltspunkt darüber, ob er überhaupt erkennbar ist, wird sich aus der Untersuchung des prophasischen Y mit dem kleinen angehefteten Stück von Chromosom II aus der *D*-Verlagerung (vgl. Anmerkung I S. 253) gewinnen lassen. Ist dieses Stückchen nachweisbar, so muß es auch das annähernd so viele Gene enthaltende des X sein.

2. Die Chromosomen II und III.

Laut Voraussage und auf Grund der ermittelten Struktur müssen in den beiden V-förmigen Autosomen auf jedem Ast links und rechts der Umbiegungsstelle Chromosomenstücke von etwa $\frac{1}{5}$ Astlänge frei von Genen sein. Die Translokationsversuche DOBZANSKYs (1929, 1930a und b, 1931, 1932b) haben ergeben, daß sowohl im Chromosom II als auch im Chromosom III, die in der Mitte gelegenen Gene weiter voneinander und auch weiter von der Umbiegungsstelle entfernt sind, als die Austauschzahlen anzeigen (vgl. Abb. 12 und 14).

Um zu erkennen, wie weit diese Übereinstimmung mit der Längsdifferenzierung beider Chromosomen in Heterochromatin und Euchromatin geht, müssen wir die Ergebnisse DOBZANSKYs im einzelnen betrachten und beginnen mit dem Autosom II (Abb. 12). Die uns interessierenden 2 Brüche sind die rechts der Spindelfaser zwischen purple (*pr*) und thick (*tk*) (sehr nahe bei thick)² aufgetretenen, als *A* und *B* bezeichneten.

¹ Außerdem ist in *a* (links am Y), in *d* (rechts zwischen Y und x^p), in *e* (links des Y) und in *f* (rechts des Y) noch ein sehr kleines Heterochromatinstück zu sehen. In *e* und *f* läßt sich dieses Stückchen auf Grund der früher ermittelten Struktur des Y und der Figuren *a* und *g* leicht als der Trabant dieses Chromosoms deuten (Faden unsichtbar oder fehlend). In *a* dagegen kann es sich sicher nicht um den Trabanten handeln, da dieser hier einwandfrei (vgl. auch Photographie 25 Tafel II) rechts am Y mittels eines Fadens ansitzt und in *d* ebenfalls wohl kaum, weil hier der Trabant wahrscheinlich nahe an das obere Ende des Y herangezogen vorhanden ist. Als einzige Deutung bliebe übrig: Dieses Stückchen ist identisch mit dem Heterochromatin in der Mitte des X, welches im normalen Chromosom rechts an das Euchromatin, links an die Einschnürung grenzt (Tafel I, Fig. 8). Dagegen spricht aber die allzu weite Entfernung vom eigentlichen x^p . Eine einwandfreie Aufklärung gelang mir bis jetzt nicht, was aber an dem Hauptergebnis über die in Frage stehenden Prophasen nichts ändert.

² 1932b heißt es sehr nahe bei *pr* (S. 248), 1930 sehr nahe bei *tk*.

pr (54,5) liegt von tk (55,3) 0,8 Einheiten entfernt. Die Umbiegungsstelle (Spindelfaseransatz) liegt auf Grund früherer Bestimmungen von BRIDGES und MORGAN sowie DOBZANSKY und STURTEVANT etwas rechts von pr und direkt unmittelbar rechts von Bristle (Bl 54,7). Wo der Bruch in Wirklichkeit stattgefunden hat, zeigt die hier wiedergegebene Abbildung DOBZANSKYs (Abb. 13). Das Gen thick liegt also mindestens $\frac{1}{4}$ Astlänge

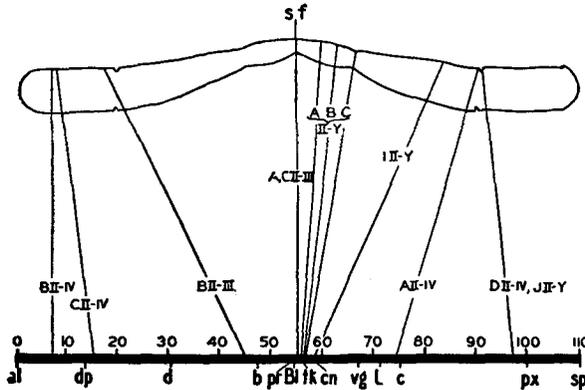


Abb. 12. Fig. 13 aus DOBZANSKY 1932b, auf $\frac{1}{10}$ verkleinert. Cytologisch-genetische Karte des Chromosoms II (oben), genetische unten. B II-IV bis J II-Y, Lage der genetisch und cytologisch festgestellten Brüche. Unter der genetischen Karte die Loci einiger Gene.

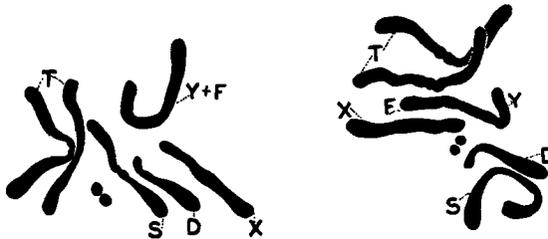


Abb. 13. Fig. 6 u. 11 aus DOBZANSKY 1932a, auf $\frac{1}{10}$ verkleinert. Die A- (links) und B-Translokation (rechts); von dem einen Partner (D) des Chromosomenpaares II ist ein großes das Gen tk noch enthaltendes Aststück (F) an das Y-Chromosom verlagert. (T = Chromosom III).

von der Umbiegungsstelle entfernt und damit *außerhalb* der Heterochromatinregion, während es auf Grund der Austauschwerte *in* diese Zone gefallen wäre. In dem von DOBZANSKY konstruierten Schema (Abb. 12) sind die Verhältnisse allerdings so dargestellt, als ob die Brüche A und B innerhalb der Heterochromatinregion stattgefunden hätten. Er zeichnet die beiden von ihm oft in Metaphasen wiedergegebenen Einschnürungen links und rechts der Spindelfaser, die, wie wir sahen, mit der Heterochromatin-Euchromatingrenze identisch sind, in ziemlich genau $\frac{1}{5}$ Astlänge von dieser entfernt entsprechend seinen cytologischen Befunden. Das ist richtig. Vergleicht man aber in seinen Abbildungen, wo sichtbar (1930a, Fig. 2, 3, 11; 1932b, Fig. 1, 2, 4, 11; letztere die in unserer Abb. 13 wiedergegebene B-Verlagerung) die Größe des proximalen, durch die Einschnürung entstehenden Stückes mit der Größe des bei den

B- und *C*-Verlagerungen verbleibenden Stumpfes, so zeigt sich, daß durchwegs letzterer deutlich größer ist. Im Schema müßten die Linien *B* und *C* und auch *A* (vgl. hierzu DOBZANSKY 1930a, Fig. 9; 1932b, Fig. 5—8) *rechts* der Einschnürung enden und nicht links davon. Soweit sich nach den Abbildungen ein sicheres Urteil fällen läßt, müßte sich in Prophasen auf den bei der *A*- und *B*-Verlagerung verbleibenden Stümpfen noch Euchromatin nachweisen lassen, erst recht natürlich bei der *C*-Verlagerung, wo der Bruch rechts von *tk* stattgefunden hat. Ob die drei links von *tk* zwischen diesem und deren Spindelfaser liegenden Gene *light*, *rolled*, *apterous*, bei den *A*- und *B*-Brüchen mit *thik* mitverlagert worden sind, geht aus den Versuchen DOBZANSKYs, soweit ich ersehe, nicht hervor. Auf Grund des cytologischen Befundes ist es nicht zu erwarten, vielmehr müssen eben diese drei Gene in dem kleinen noch festzustellenden Euchromatinstück sich befinden, da es ja nach unserer Vorstellung kein genfreies Euchromatin geben darf. Vorausgesetzt ist hierbei natürlich, daß nicht noch unbekannte Gene außer diesen drei zwischen *tk* und der Spindelfaser liegen. Für die Prüfung unserer Vorstellungen wären Brüche, die auch diese 3 Gene verlagern, also links von *light* und zwischen diesem und der Spindelfaser liegen, wichtig. Der verbleibende Stumpf müßte in diesem Fall $\frac{1}{5}$ der Astlänge betragen, d. h. mit der Größe des auf der einen Seite der Spindelfaser gelegenen Heterochromatin übereinstimmen.

Links der Umbiegungsstelle erhielt DOBZANSKY keine Brüche, die zwischen ihr und der in der Nähe befindlichen Gene liegen. Der am nächsten bei dem Spindelfaseransatz erhaltene Bruch, *BII—III* (Abb. 12), liegt links von *black*. In einer anderen Arbeit (1930a) ist in einer entsprechenden Kartenkonstruktion (l. c., Fig. 13) derselbe Bruch so eingetragen, als ob er *rechts* von *b* stattgefunden hätte. Da DOBZANSKY in den beiden genannten Arbeiten nichts Näheres über diesen Bruch im Text angibt, läßt sich nicht sagen, welche Wiedergabe die richtige ist. Läge der Bruch wirklich rechts von *b*, dann wäre dadurch erwiesen, daß dieses Gen (6,5 Einheiten von der Spindelfaser entfernt) sich sicher im Euchromatin befindet und nicht im Heterochromatin, wie man auf Grund der Austauschzahlen allein wohl hätte annehmen müssen. Wichtig wären jetzt Brüche zwischen der Spindelfaser und den links davon ihr zunächst liegenden Genen (*Bristle*, *purple*, *straw*).

Im Chromosom III ist die Sachlage genau dieselbe wie bei II. Ich kann mich deshalb kurz fassen (Abb. 14). Rechts der Umbiegungsstelle ergibt ein Bruch (*c*) dicht bei *curled* (50,0), daß dieses Gen etwa in $\frac{1}{3}$ Astlänge entfernt von der Umbiegungsstelle liegen muß. DOBZANSKY gibt von dieser Translokation in einer Arbeit (1930b) zahlreiche Figuren, von denen eine, welche sich auf die homozygote Rasse bezieht, nebstehend (Abb. 15) wiedergegeben ist¹; *cu* liegt also sicher im Euchromatin

¹ Bezüglich der Darstellung der Brüche *e* und *c* direkt an der Einschnürungsstelle des Schemas gelten dieselben Einwände wie für das Schema des Chromosoms II (S. 263 u. 264). Vgl. dazu die Größe der Stümpfe in Abb. 15 und 16.

und nicht im Heterochromatin, wie das auf Grund der rein genetischen Karte der Fall sein müßte. Ob die vier links von curled zwischen diesem und der Spindelfaser liegenden Gene sich im Stumpf oder im verlagerten Stück befinden, geht aus den Versuchen DOBZANSKYs nicht hervor (peach mit ? im Stumpf). Auch hier macht es die Größe desselben aber sehr wahrscheinlich, daß an seinem Ende noch Euchromatin sitzt,

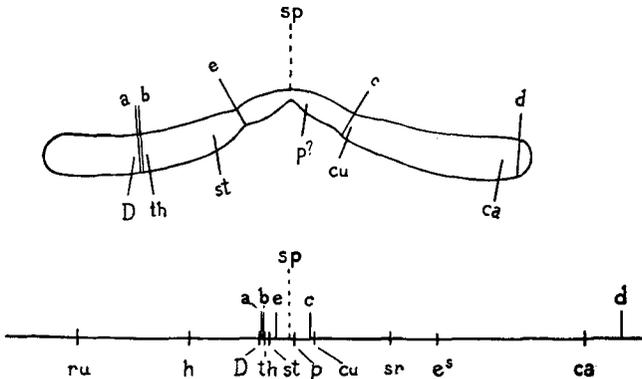


Abb. 14. Fig. 6 aus DOBZANSKY 1929, auf $\frac{1}{5}$ verkleinert. Cytologisch-genetische Karte des Chromosom III (oben), genetische unten; *a-d* die genetisch und cytologisch ermittelten Brüche; unter beiden Figuren die Bezeichnungen einiger der im Chromosom III liegenden Gene.



Abb. 15. Fig. 34 aus DOBZANSKY 1930b, auf $\frac{3}{10}$ verkleinert. Die C-Translokation (vgl. Abb. 14), homozygot; von dem Chromosom III (oben Mitte) ist ein großes, das Gen *cu* enthaltendes Aststück an das Chromosom IV (rechts) verlagert.



Abb. 16. Fig. 27 aus DOBZANSKY 1930b, auf $\frac{3}{10}$ verkleinert. Die e-Translokation (vgl. Abb. 14); von dem Chromosom III (äußerstes rechts) ist ein großes, das Gen *st* noch enthaltendes Aststück an das Chromosom IV (oben Mitte) verlagert.

der Stumpf also möglicherweise noch einen Teil oder alle 4 Gene enthält. Die Voraussagen für die Cytologie der Brüche, die eventuell zwischen diesen Genen oder zwischen dem untersten von ihnen und der Spindelfaser noch gefunden werden, sind dieselben wie für diejenigen zwischen *thick* und der Spindelfaser in Chromosom II befindlichen.

Links der Umbiegungsstelle liegt das Gen *scarlett* (*st*), wie sich aus dem Bruch *e* (links von *st*) ergibt (Abb. 14) in $\frac{1}{4}$ Astlänge Entfernung von ersterer, also im Euchromatin. Der Bruch hat offenbar, wie die 9 von DOBZANSKY abgebildeten Metaphasen (vgl. dazu unsere Abb. 16) und ein Vergleich mit unseren prophasischen Chromosomen zeigt, knapp über der Hetero-Euchromatingrenze stattgefunden¹. Auf Grund der rein genetischen Versuche (BRIDGES und MORGAN 1923 und STURTEVANT und PLUNKETT 1926, zitiert nach DOBZANSKY l. c.)

¹ Siehe Anmerkung S. 264.

hätte scarlett (44,0) — von der Spindelfaser (46,5) 2,5 Einheiten = etwa $\frac{1}{20}$ Astlänge entfernt — ganz unten im Heterochromatin liegen müssen. Zwischen st und der Umbiegungsstelle liegen noch 7 Gene. Kein Bruch, der bei weiteren Translokationsversuchen zwischen einzelnen von ihnen oder zwischen ihnen und der Umbiegungsstelle gefunden wird, dürfte laut Voraussage weniger als $\frac{1}{5}$ Astlänge von dieser entfernt sein (st wird danach wohl noch näher an thread, liegen als das auf der cytologischen genetischen Karte von DOBZANSKY (1929) der Fall ist (Abb. 14).

3. Besprechung der Ergebnisse.

Zusammenfassend läßt sich folgendes über die Beziehung zwischen Chromosomenstruktur und Genverteilung (Gendichte) bei *Drosophila melanogaster* sagen:

In dem total heterochromatischen Y befinden sich nur ganz vereinzelt Gene (bobbed und die 2 Fertilitätsgene bzw. Gengruppen). Entsprechend enthält das zur Hälfte heterochromatische X im Heterochromatin nur den 6.—7. Teil aller bisher in diesem Chromosom gefundenen Gene. Auch bei den Partnern der Chromosomen II und III deutet das bisherige Ergebnis der Translokationsversuche darauf hin, daß in den kleinen Heterochromatinstückchen jeweils links und rechts der Umbiegungsstelle wahrscheinlich keine oder nur vereinzelt Gene vorhanden sind. Für das Vorhandensein der Beziehung spricht ferner, daß die kleinen Chromosomen IV, die im Verhältnis zu ihrer Größe reichlich Gene (etwa 10) enthalten, nicht heterochromatisch sind — wie man auf Grund der an kleinchromosomigen Pflanzen gemachten Erfahrungen hätte erwarten sollen — sondern euchromatisch.

Die auf Grund des Vergleichs der Morphogenese von Euchromatin und Heterochromatin gemachte Voraussage hatte im Heterochromatin keine oder irgendwie passive Gene erwartet. Mein Vorstellung besteht also insofern nicht zu Recht, als Gene, die im Heterochromatin liegen, sehr wohl in das Entwicklungsgeschehen eines Organismus eingreifen können; wenn man nicht die Annahme machen will, daß die Heterochromatinstücke, in welchen Gene enthalten sind, zu der Zeit der entwicklungsphysiologischen Tätigkeit dieser Gene euchromatisch werden. Eine solche Annahme ist durchaus berechtigt, da ja bereits Angaben über Heterochromatin \rightleftharpoons Euchromatin Wechsel vorliegen (vgl. S. 277).

Trotzdem scheint es mir erlaubt, auf die bisherigen Ergebnisse eine Hypothese der Chromatinstruktur-Gen-Relation zu gründen¹. Sie besagt: Die Dichte der Gene in einem Chromosom steht in Zusammenhang mit seiner Längsdifferenzierung in Euchromatin und Heterochromatin. Euchromatische Stücke sind reich, heterochromatische dagegen mindestens arm an Genen.

¹ REUTER hat kürzlich (l. c.) von einer „Gen-Chromosom-Relation“ gesprochen, womit er die auf Grund der MORGANSchen Theorie selbstverständliche Vorstellung (REUTERS Hypothese der Chromosomenphylogense ist dabei überflüssig) bezeichnet, daß (bei einer jeweiligen Art) die Länge der Chromosomen proportional zu ihrem

III. Voraussage über die Genverteilung in den Chromosomen anderer *Drosophila*-Arten auf Grund des Vorhandenseins von Euchromatin und Heterochromatin.

MULLER sagt am Ende der angeführten Arbeit (MULLER und PAINTER 1932, S. 363): „The possibility of the existence of such inert chromatin in unsuspected locations must be taken into account in chromosome studies, the more so since it cannot as yet be readily detected genetically, nor distinguished from other chromatin cytologically.“ Besteht die bei *Drosophila melanogaster* aufgefundene Beziehung zwischen Euchromatin-Heterochromatin einerseits und genischer Aktivität-Passivität andererseits wirklich, so muß man jetzt sehr wohl aus dem Vorhandensein von Heterochromatin das genisch „inert chromatin“ voraussagen können. Damit soll nicht behauptet werden, daß alles, was ich bisher unter der Bezeichnung Heterochromatin zusammengefaßt habe (1932) auch genisch inaktives Chromatin sein muß. Die Morphogenese ist, wie gezeigt werden konnte (l. c. S. 628), im einzelnen sehr verschieden und es wurde bereits in Zusammenhang damit betont, daß in ihrem letzten Wesen vielleicht sehr verschiedene Erscheinungen vorliegen könnten. Aber man wird zum mindesten verlangen müssen, daß die Beziehung überall da vorhanden sein sollte, wo die Morphogenese des Heterochromatin vollkommen identisch ist. Gilt sie dagegen nicht, so müßte meine Hypothese der Chromatinstruktur — Genrelation wieder aufgegeben werden.

Im Folgenden habe ich deshalb die Chromosomenstruktur bei weiteren 3 *Drosophila*-Arten (dazu kommt noch *Drosophila funebris*, Mitteilung II) ermittelt. Die mit diesen Arten nunmehr anzustellenden Verlagerungsversuche werden, wie ich glaube, entscheidend sein.

Bei allen drei Arten findet man in den Kernen deutliche Chromozentren (Tafel II, Fig. 3; Abb. 18*h*, 19*m*; Tafel II, Fig. 4; Abb. 20*a*), die bei *Drosophila virilis* eine auffallende Größe besitzen. Bei allen drei Arten muß demnach Heterochromatin in den Chromosomen vorhanden sein¹.

1. *Drosophila simulans*.

Diese der *Drosophila melanogaster* sehr nahestehende Art und die einzige, welche mit dieser (vollkommen sterile) Bastarde gibt, ist im Gegensatz zu den beiden folgenden, vor allem zu *Drosophila virilis* äußerst mühsam zu untersuchen. Klare Prophasen sind noch seltener als bei *Drosophila melanogaster*. Die beiden großen Autosomen zeigen dieselbe Längsdifferenzierung wie bei dieser Art. Zu beiden Seiten der

Gengehalt sein muß. Die Aufdeckung der „inert region“ zeigt, daß sie keine allgemeine Gültigkeit besitzt (auch bei ein und derselben Art). Für das Euchromatin muß man allerdings bis auf weiteres annehmen, daß in ihm die Gene gleichmäßig linear verteilt sind, hier also eine derartige Proportionalität zwischen Länge des Euchromatinstücks und seinem Gengehalt besteht (selbstverständlich nur bei den Chromosomen ein und derselben Art).

¹ Bei den zu schildernden Prophasen handelt es sich, wie bei *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster*, um verhältnismäßig späte Stadien.

Umbiegungsstelle sind kleine Stücke von gleicher Größe heterochromatisch, beim Männchen ebenso wie beim Weibchen (Abb. 17*a*, Photographie 22, Tafel II und Abb. 17*g*). In Pro- wie in Metaphasen sind die euchromatischen Äste des einen Paares ebenso stark abgesetzt wie bei *Drosophila melanogaster* (Abb. 17*a* links oben, *d*, *g* links unten).



Abb. 17 *a-h*. *Drosophila simulans*. *a-f* aus Männchen, *g* und *h* aus Weibchen. *a* Prophase (vgl. Mikrophot. Taf. II, Fig. 21 u. 22). Zu oberst das große Autosomenpaar mit den einseitig abgesetzten, euchromatischen Aststücken. *b* Metaphase, das Autosomenpaar mit den abgesetzten Aststücken oben; im X-Chromosom das proximal gelegene, verhältnismäßig kleine Heterochromatin und das distalwärts gelegene Euchromatin noch zu erkennen. *c* alles wie in *b*. *d* das Y-Chromosom und das eine große Autosom mit den abgesetzten Aststücken aus einer Anaphase herausgezeichnet. *e* und *f* Metaphasen. *g* Prophase. Bei den X-Chromosomen oben links, das Autosomenpaar mit den abges. Aststücken unten links; im rechts gelegenen Autosomenpaar ist kein medianes Heterochromatin zu erkennen. *h* an den proximalen Enden beider X-Chromosomen mit Fäden befestigte Trabanten. Alles Apochromat 120fach; *a*, *f*, *g*, *h* Komp. Okular 15fach, *b-e* Komp. Okular 30fach.

(Auf Grund dieses Unterschiedes besteht also jetzt auch bei dieser Art die Möglichkeit, die Koppelungsgruppen II und III in das richtige Autosom einzulagern und bei dem einen auch in den zugehörigen Ast, vgl. S. 245.) Auch das Y-Chromosom besitzt dieselbe Struktur wie bei *Drosophila melanogaster*. Es ist total heterochromatisch (Abb. 17*a*, Photographie 21, Tafel II)¹. Etwas abweichend dagegen verhält sich das

¹ STURTEVANT (1929) gibt an, daß das Y-Chromosom von *Drosophila simulans* kürzer ist als dasjenige von *Drosophila melanogaster*, eine Angabe, welche ich bestätigen kann. Er gibt ferner an, daß es nicht hakenförmig sondern gebogen stabförmig ist. Das trifft nach meinen Beobachtungen nicht zu. Es ist vielmehr deutlich

X-Chromosom. Es ist im Männchen und Weibchen (Abb. 17a, g) in größerer Ausdehnung euchromatisch als bei *Drosophila melanogaster*. Nur knapp ein Drittel (auch hier das proximale, vgl. die früheren Metaphasen, Abb. 17b, c) ist heterochromatisch¹. Das X-Chromosom von *Drosophila simulans* zeigt also dieselbe Struktur, wie sie nach Anmerkung I S. 250, das X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* mit der bobbedeficiency besitzen muß und man könnte auf den Gedanken kommen, daß bei *Drosophila simulans* ein ursprünglich vorhandenes Heterochromatinstück im Verlauf der Phylogenese ausgefallen ist. Doch handelt es sich hierbei selbstverständlich nur um eine Vermutung.

Voraussage über die Genverteilung in den V-förmigen Autosomen und in dem X-Chromosom von Drosophila simulans: In den Partnern der beiden ersten links und rechts der Spindelfaser genarme bzw. genfreie Stücke wie bei *Drosophila melanogaster*. Im X muß die „inert region“ kürzer sein als bei dieser Art.

2. *Drosophila virilis*.

Die Untersuchung dieser Art gestaltete sich in verschiedener Hinsicht aufschlußreich. *Drosophila virilis* ist unter den von mir bis jetzt bearbeiteten *Drosophila*-Arten wegen der hier gefundenen cytologischen Verhältnisse in Verbindung mit dem Vorhandensein zahlreicher, lokalisierter Gene (CHINO und KIKKAWA 1933) wohl am geeignetsten, um durch Translokationsversuche die bei *Drosophila melanogaster* gefundene Beziehung zwischen genischer und struktureller Längsdifferenzierung der Chromosomen nachzuprüfen. (Cytologisch ist diese Art viel leichter zu untersuchen als die anderen vier, so daß es sich empfiehlt, bei einer Nachuntersuchung mit ihr zu beginnen und daran anschließend erst *Drosophila funebris*, dann *Drosophila melanogaster* vorzunehmen.) Die hier gefundenen Verhältnisse sind ebenso klar wie eigenartig.

Der Zellkern beider Geschlechter enthält ein riesiges Chromozentrum, welches den Nukleolus oft an Größe übertrifft (Abb. 18h, 19m und Tafel II, Fig. 3, 33, 34 unterer Rand). Es war von vornherein zu zweischenklig, asymmetrisch. Der kürzere Ast bildet, wie bei *Drosophila melanogaster*, den „Haken“, wie die Metaphase in Abb. 17b, und vor allem die Anaphase in d zeigt. Wenn das Y stabförmig wäre, müßte es unbedingt in Anaphasen als Stäbchen erscheinen. Ein Unterschied zum Y von *Drosophila melanogaster* besteht möglicherweise darin, daß der kurze Ast nicht wie dort trabantenartig abgesetzt, an ihm aber vielleicht ein winziger Trabant vorhanden ist (Abb. 17a).

¹ Das X-Chromosom von *Drosophila simulans* unterscheidet sich außerdem von demjenigen von *Drosophila melanogaster* noch durch eine sehr merkwürdige, bisher nicht erkannte Ausbildung. In mehreren Pro- und auch Metaphasen (Abb. 17h) bei Weibchen, konnte ich einwandfrei feststellen, daß den proximalen Enden mit dünnen Fäden winzig kleine Trabanten angeheftet sind. Sie werden während der Weiterentwicklung zur Metaphase dem Chromosom dann meistens so dicht aufgelagert, daß sie in diesem Stadium nur noch in den seltensten Fällen zu erkennen sind. Bei *Drosophilamelanogaster* habe ich von diesen kleinen Trabanten des X-Chromosoms nie etwas gesehen. Es ist wohl möglich, daß solche nur in der Prophase erkennbare Trabanten bei genauerem Zusehen noch mehrfach gefunden werden.

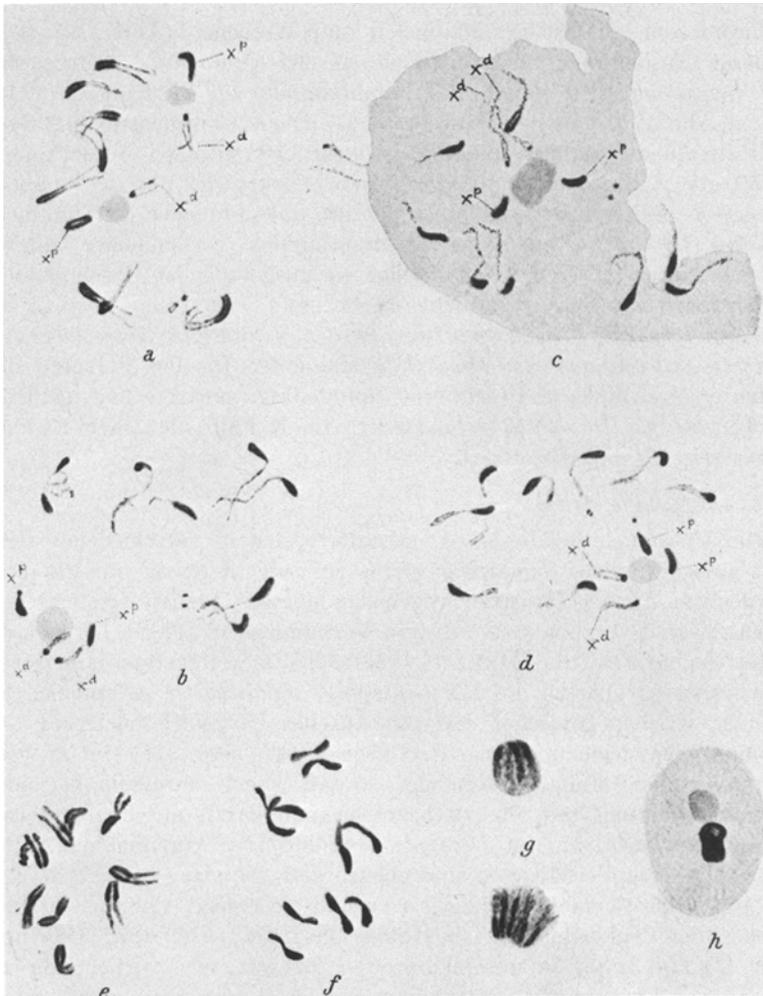


Abb. 18 a-h. *Drosophila virilis*. Weibchen. a-d Prophasen; sämtliche stäbchenförmigen Chromosomen zur Hälfte aus Euchromatin, zur Hälfte aus Heterochromatin bestehend. Bei den X-Chromosomen sind die distalen euchromatischen, am unteren Ende auf eine kurze Strecke noch heterochromatischen Asthälften (x^d) von den proximalen, heterochromatischen (x^p) stark abgesetzt; in a, c und d liegt in der Lücke der Nukleolus. e und f Metaphasen; in beiden Figuren ist die Grenze zwischen Euchromatin und Heterochromatin noch zu erkennen, bei mindestens 6 Chromosomen in e die Längsdifferenzierung in Euchromatin und Heterochromatin selbst, sowie die proximale Lage des letzteren. g eben aus einer Teilung hervorgegangene Schwesterkerne, in beiden entsprechende proximale Lage des Heterochromatins. h Ruhekern mit den aus dem heterochromatischen Chromosomenenden hervorgegangenem Sammelchromozentrum und dem Nukleolus. Alles Apochromat 120fach. Komp. Okular 15fach. Für den Druck auf $\frac{1}{20}$ verkleinert. Zu a und c vgl. Mikrophotographie Fig. 36 u. 35 auf Taf. II.

erwarten, daß hier ein „Sammelchromozentrum“ (HEITZ 1932) vorliegt, gebildet aus dem Heterochromatin mehrerer der bekanntlich in der 10-Zahl vorhandenen stäbchenförmigen Chromosomen. Diese (Abb. 18f und Abb. 19h-k) sind zwar erheblich dicker als diejenigen der anderen



Abb. 19 a-m. *Drosophila virilis*, Männchen. a-g Prophasen; sämtliche stäbchenförmigen Chromosomen bis auf eines zur Hälfte aus Euchromatin, zur Hälfte aus Heterochromatin bestehend. Das total heterochromatische ist das Y-Chromosom. Einschaltung des Nukleolus in das in der Einzahl vorhandene Chromosom mit dem abgesetzten Ast in a, b, e und f; dieses ist das X-Chromosom. h-k Metaphasen, bei einigen Chromosomen ist die zusammengesetzte Natur noch zu erkennen. l Schwesterkerne wie in g Abb. 18; m wie h Abb. 18. Alles Achromat 120fach, Komp. Okular 15fach; für den Druck auf $\frac{1}{20}$ verkleinert. Achromat 120fach, Komp. Okular 15fach. Zu a vgl. Mikrophot. Fig. 29-31, Taf. II. zu b Fig. 32, zu g Fig. 33 u. 34.

Arten, aber doch nicht so groß, daß der massive Körper sich — wie bei *Drosophila melanogaster* und *funnebris* — aus nur 2 oder 4 heterochromatischen Chromosomen, geschweige Teilen derselben zusammensetzen kann.

Diese Vermutung wurde durch die Analyse der prophasischen Chromosomen bestätigt. Diese bieten in beiden Geschlechtern ein ganz merkwürdiges, an eingeißelige Flagellaten oder Schwärmer erinnerndes Aussehen (Abb. 18*a—d* und Abb. 19*a—g*, Mikrophotographien Tafel II, Fig. 29—31, 33). Jedes Chromosom (ausgenommen eines im Männchen) besteht aus einem kompakten, kräftig gefärbten und einem lockeren, nur schwach gefärbten, fadenartigen Teil, erweist sich demnach zusammengesetzt aus etwa gleich großen Hälften Euchromatin und Heterochromatin¹; Wo eine deutliche Paarung homologer Chromosomen vorliegt, sieht man jeweils das Euchromatin und das Heterochromatin gleichsinnig angeordnet (Abb. 18*b*, vier Paare, *c* zwei Paare links unten; Abb. 19*a* drei Paare, *f* und *g* je zwei Paare; vgl. außerdem die Photographien derselben Stadien Tafel II, Fig. 35, 29—31, 33). Nach allen bisher gemachten Erfahrungen war anzunehmen, daß auch hier das Heterochromatin proximal, das Euchromatin distal liegt. Daß dem so ist, konnte einmal an jungen Schwesterkernen festgestellt werden, deren sichere Ermittlung mir bei dieser Art allein gelang (Abb. 18*g*, Abb. 19*l*). Man erkennt hier deutlich das Heterochromatin in den voneinander abgewandten Kernpolen, der proximalen Chromosomenregion. So klare Verhältnisse wie die bei dem Lebermoose *Pellia* gefundenen (HEITZ 1928) kann man natürlich nicht erwarten. Außerdem wurden, wie bei *Drosophila melanogaster*, Stadien gefunden, in welchen die Anordnung der Chromosomen schon deutlich metaphasisch ist, ihre distalen Hälften aber euchromatisch (Abb. 18*e*) oder zum Teil doch deutlich dünner erscheinen (Abb. 19*i, k*).

Auch bei *Drosophila virilis* läßt sich nicht vollkommen genau angeben, wie groß das heterochromatische Chromosomenstück ist. Soviel man aber auch den Metaphasen (Abb. 19*i* und *k*) ersehen kann, scheint es eher etwas größer als die Hälfte zu sein.

Die in den telophasischen Kernen von *Drosophila virilis* gefundenen Verhältnisse zeigen, daß die zu Beginn von mir gegebene Deutung der Chromozentren als Korrelate des Heterochromatins der Chromosomen auch für die übrigen hier besprochenen Arten (bei welchen solche Kerne nicht mit restloser Sicherheit als Schwesterkerne zusammengeordnet

¹ Dieses Ergebnis der an somatischen Chromosomen von *Drosophila virilis* durchgeführten Analyse steht im besten Einklang mit den Beobachtungen, welche MERTZ (1926) an wachsenden Spermatocyten derselben Art gemacht hat. Er stellt in diesen (außer dem Nukleolus!) einen frei im Kern liegenden Körper fest, in welchem „practically all of the chromatin appears to be condensed“. Auf Grund unserer Analyse handelt es sich hierbei zwar nicht um das ganze, aber um das mindestens die Hälfte der Chromosomenmasse ausmachende Heterochromatin. Und jetzt erscheint es auch zum Teil verständlich, daß bei *Drosophila melanogaster* mit nur geringfügigem autosomalen Heterochromatin nach HUETNER (l. c.) das Wiedererscheinen der Chromosomen in den Spermatocyten „in a entirely different manner“ als bei *Drosophila virilis* erfolgt. Eine nochmalige vergleichende Untersuchung über das Erscheinen der Chromosomen in der Spermatogenese dieser beiden Arten unter Berücksichtigung der nunmehr aufgefundenen Chromosomenstruktur wäre ganz wünschenswert.

werden konnten) Geltung besitzen muß, um so mehr, als ja dem Vorhandensein dieses großen Chromozentrums sehr viel Heterochromatin in den Chromosomen entspricht, während bei *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster* mit viel kleineren Chromozentren übereinstimmend auch in den Chromosomen viel weniger Heterochromatin vorhanden ist.

Schon bei der Lage des Heterochromatins in den *nicht* homologen Chromosomen von *Drosophila melanogaster* wurde hervorgehoben, daß dieselbe offenbar der gleichen früher bei Pflanzen gefundenen Gesetzmäßigkeit (HEITZ 1932) unterworfen sein muß. Auch bei den Chromosomen von *Drosophila virilis* tritt diese gleiche Lage des Heterochromatins, die äquilocale Heterochromatie auf, *nicht* homologen (zu der auch hier die jeweils gleiche Ausdehnung auf allen Autosomen und dem X hinzukommt) ganz auffallend zutage. Es sei nochmals dem Gedanken Ausdruck gegeben, daß diese homologe Lage einer homologen Struktur bei *nicht* homologen Chromosomen eine gemeinsame und einzige Ursache zugrunde liegen muß, die man sich kaum anders als genartig (chromosomal oder plasmatisch) vorstellen kann.

Wir betrachten die beiden Geschlechter noch etwas genauer auf die Struktur der einzelnen Chromosomen hin. *Drosophila virilis* gehört bekanntlich zu denjenigen *Drosophila*-Arten, bei welchen man keine Geschlechtschromosomen unterscheiden kann. Nach den in dieser sowie in der vorhergehenden Mitteilung gemachten Angaben besteht aber jetzt, auch wenn keine Größenunterschiede zwischen einzelnen Chromosomen im Männchen (bzw. Weibchen) zu erkennen sind, die Möglichkeit, Geschlechtschromosomen aufzufinden auf Grund struktureller Verschiedenheiten.

Diese sind bei *Drosophila virilis* vorhanden. Ich beginne mit den Weibchen. Hier sind, wie die vier abgebildeten Prophasen zeigen (Abb. 18), *sämtliche* Chromosomen aus einer Euchromatin- und einer Heterochromatinhälfte zusammengesetzt. In jeder Figur fallen aber immer zwei Chromosomen auf, deren euchromatische Hälften von den heterochromatischen deutlich abgesetzt sind, und zwar durch den Nukleolus getrennt. Die Verhältnisse sind bei dieser Art besonders klar. Daß er wirklich in derselben Ebene wie die Aststücke liegt, zeigen die Photographien von zwei derselben (*c, a*) auf Tafel II, Fig. 35 und 36. Damit liegen SAT-Chromosomen vor (vgl. S. 248). Die euchromatischen Hälften sind an ihrem dem Nukleolus zugewandten Ende noch auf ein kurzes Stück hin heterochromatisch. *Diese zwei Chromosomen zeigen also grundsätzlich denselben Aufbau und dieselbe Beziehung zum Nukleolus wie das X-Chromosom von Drosophila funebris und Drosophila melanogaster.* Die Vermutung lag nahe, sie seien auch bei *Drosophila virilis* die beiden X-Chromosomen. Im Männchen war also nur eines derselben zu erwarten und ferner war sehr wahrscheinlich, daß das Y-Chromosom auch bei dieser Art durch seine totale Heterochromatie von dem X-Chromosom und zugleich von den Autosomen, die ja alle ebenfalls gleich große Stäbchen sind, wenigstens im prophasischen Zustand unterscheidbar sein würde.

Diese Vermutung wurde durch die genaue Analyse der Prophasen in den Männchen bestätigt und damit ein zweiter Fall rein „struktureller Geschlechtschromosomen“ aufgefunden. In 5 der 7 in Abb. 19 (*a, b, e, f, g*) wiedergegebenen Prophasen findet man nur ein einziges Chromosom mit abgesetzter euchromatischer Hälfte. Bei Fig. *e* und *f* liegt der Nukleolus genau in der Mitte zwischen dieser und dem heterochromatischen Teil, in Fig. *a* und *b* (Photographie 32, Tafel II) seitlich. (In den Prophasen Fig. *c* und *d* ist die Vereinigung von heterochromatischer und euchromatischer Hälfte schon vollzogen, so daß dieses Chromosom von den Autosomen nicht mehr unterschieden werden kann.) Während ein zweites Chromosom mit abgesetztem

Heterochromatinstück in keiner der in großer Zahl untersuchten männlichen Prophasen gefunden wurde, ist überall (Fig. *a—g* und die entsprechenden Photographien auf Tafel II, Fig. 29, 30, 34) ein auffallend langes Chromosom vorhanden, *das im Gegensatz zu allen anderen total heterochromatisch ist*, keinen euchromatischen Fortsatz besitzt. Es entspricht dem zweiten Chromosom mit abgesetzter Hälfte im weiblichen Geschlecht¹. Damit sind *bei Drosophila virilis* X und Y, trotzdem ein Größenunterschied zwischen ihnen nicht besteht, sie sich also weder während der somatischen Metaphase noch derjenigen der Reduktionsteilung je werden erkennen lassen, aufgefunden, auf Grund struktureller Verschiedenheiten, die sie sowohl untereinander als von den Autosomen auszeichnen. Auch die an *Drosophila virilis* erhaltenen Ergebnisse seien in einem Schema dargestellt (Abb. 9).

Voraussage über die Genverteilung in den stäbchenförmigen Autosomen und dem X-Chromosom von Drosophila virilis: Mindestens die Hälfte eines jeden Chromosoms, und zwar die proximale, enthält keine oder, im Vergleich zu den euchromatischen Hälften, sehr wenige Gene.

3. *Drosophila Hydei.*

Die strukturelle Längsdifferenzierung der Geschlechtschromosomen läßt sich verhältnismäßig leicht, wenn auch nicht so einfach wie bei *Drosophila virilis* ermitteln. Die Art besitzt, wie bekannt ist, 8 stäbchenförmige und zwei V-förmige Chromosomen im Weibchen (Abb. 20, Fig. *d* bis *h*), 9 stäbchenförmige und 1 V-förmiges im Männchen. Die V-förmigen sind demnach die X-Chromosomen, eines der 9 asymmetrischen beim Männchen das Y-Chromosom. Erstere sind übrigens weder im Weibchen noch im Männchen vollkommen symmetrisch, sondern schwach, aber deutlich asymmetrisch (etwa L 1 in meiner Bezeichnungsweise), was fast aus allen der hier abgebildeten Metaphasen zu ersehen ist. Diese X-Chromosomen sind in beiden Geschlechtern (Abb. 20*c*, Abb. 21*b, c*) zur Hälfte euchromatisch (dicht neben der Spindelfaser auf ein kurzes Stück heterochromatisch), zur Hälfte heterochromatisch, und zwar ist sehr wahrscheinlich der längere Ast der euchromatische. Das Y-Chromosom ist, wie bei allen bisher von mir untersuchten Arten, total heterochromatisch (Abb. 21*b, c*), während der Prophase also trotz seiner ebenfalls stäbchenförmigen Gestalt auch von den Autosomen ohne weiteres zu unterscheiden. (Ob das X-Chromosom einen kleinen Trabanten trägt, habe ich nicht entscheiden können. Dafür spricht vielleicht Abb. 21*b* und *c*. Hier konnte aber nicht mit Sicherheit festgestellt werden, ob die auffallend in seiner Nähe liegende kleine Kugel ein Trabant ist oder eines der kugeligen Chromosomen.)

Soviel sich beobachten ließ, bestehen die Autosomen nur aus Euchromatin. Es ist aber möglich, daß bei genauester Untersuchung doch noch kurze heterochromatische Enden gefunden werden. Darauf deutet

¹ Zunächst ohne Erklärung bleibt die Lage des Y-Chromosoms am Nukleolus in den Fällen, in welchen dieses nicht mit dem X gepaart liegt, wie das besonders klar in Abb. 9, Fig. *f* zu sehen ist. Bei dem Y von *Drosophila virilis* fehlt, im Gegensatz zu dem von *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster*, ein substanzarmes Stück, an welchem der Nukleolus während der Telophase sich bilden könnte, wenigstens habe ich trotz genauem Suchen keines finden können.

wohl Abb. 20*b* hin. Direkt oberhalb der (hier schon metaphasischen, vgl. S. 249) X-Chromosomen liegen zwei gepaarte Autosomen, die an

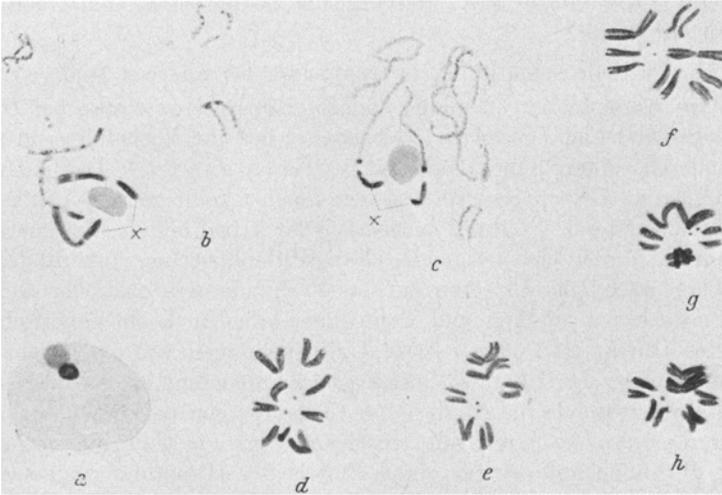


Abb. 20 *a-h*. *Drosophila Hydei*, Weibchen. *a* Kern mit Heterochromatin und Nukleolus; *b* und *c* Prophasen; in *b* ist das X-Chromosom auch im Euchromatin (vgl. *c*) metaphasisch, ebenso die rechten Enden der beiden daneben liegenden Chromosomen. *d-h* Metaphasen, in welchen fast durchwegs die schwache Asymmetrie der beiden X-Chromosomen (jeweils oben) zu erkennen ist. Alle Stadien aus derselben Larve. Apochromat 120fach, Komp. Okular 15fach.

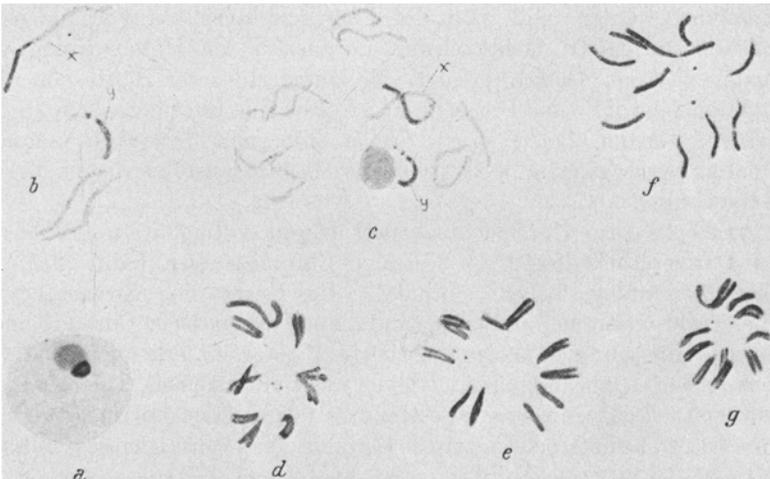


Abb. 21 *a-g*. *Drosophila Hydei*, Männchen. *a* Kern mit Heterochromatin und Nukleolus. *b* und *c* Prophasen, das Y-Chromosom durch seine totale Heterochromatie von den Autosomen unterscheidbar. *d-g* Metaphasen, das Y-Chromosom kann von den stäbchenförmigen Autosomen nicht mehr unterschieden werden. Apochromat 120fach. Komp. Okular 15fach.

ihren entsprechenden Enden auf eine kurze Strecke heterochromatisch erscheinen. Die Verhältnisse bleiben genauer zu untersuchen.

Voraussage für die Verteilung der Gene im X-Chromosom von Drosophila Hydei: Der eine Ast des V-förmigen Chromosoms (wahrscheinlich der kürzere) enthält keine oder, im Vergleich zu den euchromatischen, nur vereinzelte Gene.

IV. Partielle somatische Heteropyknose bei anderen Dipteren.

Das Vorhandensein partieller somatischer Heteropyknose bei *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster* ließ ihr Vorhandensein auch bei anderen Dipteren und überhaupt bei Tieren erwarten¹. Da die Untersuchungen an *Drosophila melanogaster* zunächst keine genaue Aufklärung brachten, entstand — aus der Zielsetzung der Arbeit heraus, die genetische Bedeutung dieser chromosomalen Längsdifferenzierung aufzufinden — der Plan, zahlreiche Dipteren auf das Vorhandensein partieller Heterochromatie hin anzusehen und womöglich dabei auch ein genetisch geeignetes Objekt zu finden. Diese Untersuchungen wurden gleichzeitig mit denjenigen an *Drosophila melanogaster* aufgenommen, besitzen aber, nachdem inzwischen die Analyse der Chromosomen bei dieser und noch anderen *Drosophila*-Arten mit positivem Ergebnis gelungen ist, nicht mehr die ihnen anfangs für einen Beweis der Hypothese zugemessene Bedeutung. Die Resultate werden hier in Kürze trotzdem mitgeteilt, weil sie einen weiteren Beleg liefern für die Identität der Chromozentren mit heterochromatischen Chromosomen.

Während die ausführliche Untersuchung somatischer Mitosen nur selten möglich ist, da sie an den meistens schwer zu beschaffenden Larven ausgeführt werden muß, fällt der Entscheid über das Vorhandensein von Chromozentren nicht schwer, da hierfür die Untersuchung von Imagines (Darm, Gehirn) genügt. Bei mindestens der Hälfte von rund 30 Arten fand ich zum Teil sehr ausgesprochene Chromozentren in den Kernen. 3 Arten, *Leptis* spec., *Tipula* spec. und *Scatophila unicornis* konnten etwas genauer untersucht werden, am ausführlichsten die zuletztgenannte Art.

a) *Leptis* spec. Untersucht wurde 1 männliche Imago. In den Kernen des Darmepithels liegen 1—2 riesige Chromozentren (Abb. 22a). In Übereinstimmung hiermit enthalten die Kerne der Spermatocyten 2 heterochromatische, und zwar total heterochromatische Chromosomen, während die übrigen als aufgelockerte Bänder zu erkennen sind (b). Somatische Teilungen konnte ich leider nicht untersuchen. Die Kerne des Darmepithels deuten aber mit Bestimmtheit darauf hin, daß im Soma ebenfalls zwei große heterochromatische Chromosomen vorhanden sein müssen.

Unentschieden bleibt das Wesen der zahlreichen kleinen Chromozentren. Sie lassen Heterochromatin auch in den anderen Chromosomen erwarten. In den Spermatocyten war nichts davon zu finden. Möglicherweise tritt es aber an den somatischen Chromosomen auf. Daß die Heteropyknose vom physiologischen Zustand der Kerne abhängt, zeigen ja die zahlreichen, früher bekanntlich falsch gedeuteten Befunde über das Fehlen der Heteropyknose im homogametischen

¹ Inzwischen von BAUER (1933) in der Oogenese bei einem Käfer gefunden; vgl. Mitteilung II, Bd. 19, S. 723 Anmerkung 1.

Geschlecht (untersucht ist allerdings immer nur die Oogenese; nach meinen an *Drosophila* erhaltenen Resultaten wäre aber die Untersuchung somatischer Teilungen dringend notwendig) und am eindeutigsten die von JUNKER (1923) bei *Perla marginata* gefundenen Verhältnisse. Während in der Spermatogenese die 2 X-Chromosomen der rudimentär-hermaphroditischen Männchen (Weibchen = 4 X) typisch heteropyknotisch sind, kann man sie in der Oogenese derselben Männchen an ihrer Struktur nicht von den Autosomen unterscheiden. Kürzlich hat dann auch BAUER (1933) einen Fall kernphysiologischer Bedingtheit der Heteropyknotose aufgefunden.



Abb. 22 a-d. *Leptis* spec.; Männchen, Imago. Alles aus demselben Tier. a Kerne aus dem Darmepithel. b und c Kerne der Spermatocyten mit den zwei heterochromatischen Chromosomen. d Metaphase der Reduktionsteilung. Alles Apochromat 120fach, a, b Komp. Okul. 15fach; d, e Komp. Okul. 7fach. Für den Druck auf $\frac{1}{10}$ verkleinert.

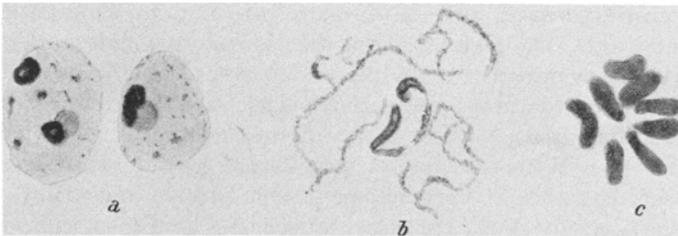


Abb. 23 a-c. *Tipula* spec. Larve. a Kerne aus dem Darmepithel; b Prophase aus dem Oberschlundganglion mit 2 partiell heterochromatischen Chromosomen; c Metaphase aus dem Oberschlundganglion. Apochromat 120fach, Komp. Okul. 15fach; für den Druck auf $\frac{1}{10}$ verkleinert.

b) *Tipula* spec. Die Kerne führen ähnlich große Chromozentren wie diejenigen von *Leptis* (Abb. 23). In den Prophasen des larvalen Oberschlundganglions sind 2 Chromosomen partiell heterochromatisch. In der Abb. 23b sind die euchromatischen Teile ohne weiteres zu erkennen.

c) *Scatophila unicornis*. Diese Art konnte ich etwas ausführlicher untersuchen, da es gelang, Paarung, Eiablage und Larven in Kultur zu erhalten (vgl. Mitteilung II, S. 724).

Die Kerne des Oberschlundganglions besitzen ein ähnliches Aussehen wie diejenigen von *Drosophila melanogaster*. Es sind mehrere Chromozentren

vorhanden, von welchen ein bis zwei immer deutlich größer sind (in Abb. 24 *b* oberhalb der Mitte, in *c* rechts unten gelegen). Es war also ein stark (oder ganz) heterochromatisches Chromosom zu erwarten, und außerdem andere mit sicher partieller Heterochromatie. Ferner mußte nach allen bisher gemachten Erfahrungen das stark oder ganz heterochromatische Chromosom das Geschlechtschromosom sein. Wie ich feststellen konnte, besitzt *Scatophila unicornis* im Weibchen 14 Chromosomen (Abb. 25 *b*). Wie bei vielen *Drosophila*-Arten sind winzig kleine vorhanden, aber nicht nur in der Zwei-, sondern Vierzahl. Zwei der übrigen (V-förmigen) sind auffallend groß (vgl. auch Abb. 25 *a*). Im Gegensatz hierzu besitzt das Männchen nur 13 Chromosomen. Hier fehlt der

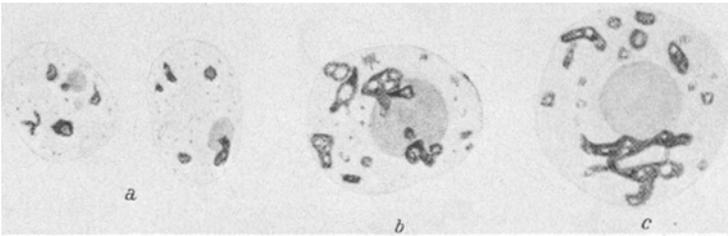


Abb. 24 *a-c*. *Scatophila unicornis*, Larve; *a*, *b* aus Männchen, *c* aus Weibchen. *a* Kerne aus dem Oberschlundganglion; *b* aus dem Darmepithel. Apochromat 120fach, Komp. Okul. 15fach. Für den Druck auf $\frac{1}{10}$ verkleinert.

eine Partner des großen V-förmigen Paares (Abb. 26 *a-c*). Dieses muß demnach das Geschlechtschromosomenpaar sein. Es liegt der XO-Typus vor, der innerhalb der Dipteren bis jetzt nur bei zwei Arten (*Dasyllis grossa* und *Tephritis arnicæ*, vgl. die Zusammenstellung bei SCHRADER 1928) bekannt wurde. Die Heterogametie der Männchen konnte in den Reifeteilungen nachgewiesen werden (Abb. 26 *e*). Am oberen Spindelpol liegen 6 Chromosomen (darunter zwei kugelförmige), am unteren dieselben 6 und außerdem das große X-Chromosom. Erwartungsgemäß zeigen die Prophasen in den Weibchen, die an ihrer Größe leicht erkennbaren stark heterochromatischen X-Chromosomen (Abb. 25 *c-e*) und diejenigen der Männchen dasselbe stark heterochromatische X-Chromosom in der Einzahl (Abb. 26 *d*). Sicher euchromatisch ist das distale Ende des einen Astes (Abb. 25 *c, d*, und Abb. 26 *d*). Ob, wie es auf Grund von Abb. 25 *e* (links) scheinen könnte, auch das distale Ende des anderen stets euchromatisch ist, müßte durch genauere Untersuchungen ermittelt werden. Von den Autosomen sind mindestens 2 Paare partiell heterochromatisch, und zwar ganz wie bei *Drosophila melanogaster* links und rechts der Umbiegungsstelle (Abb. 25 *c-e* und Abb. 26 *d*). Die genaue Analyse im Einzelnen müßte natürlich an umfangreichem Material durchgeführt werden.

Da der XO-Geschlechtschromosomen-Mechanismus vorliegt, verbunden mit starker Heterochromatie des X, müssen in den Kernen der Weibchen zwei, in denen der Männchen nur ein besonders großes Chromosomenzentrum vorhanden sein. Daß dem so ist, zeigen die aus

dem Darmepithel eines Weibchens (Abb. 24c) und eines Männchens (Abb. 24b) stammenden Kerne. Allerdings ist in dem abgebildeten männlichen Kern der Unterschied zwischen dem einen großen Chromosomenzentrum (links oben am Nukleolus) nicht so stark wie man auf Grund



Abb. 25 a-e. *Scatophila unicornis*; a, c-e weibliche Larve, Oberschlundganglion; b frisch geschlüpfte Imago-Oogonien. a Anaphase, b Metaphase; c-e Prophasen bzw. einzelne Chromosomen aus solchen. a-d Apochromat 120fach, Komp. Okul. 15fach. e Komp. Okul. 18fach.



Abb. 26 a-e. *Scatophila unicornis*; a-d männliche Larve, Oberschlundganglion, e Reduktionsteilung aus frisch geschlüpfen Männchen. a und b Metaphasen; c Anaphase; d Prophase. Apochromat 120fach, Komp. Okul. 15fach.

der Massenverschiedenheit zwischen dem X-Heterochromatin und dem der Autosomen erwarten sollte. Auch hier wären viel eingehendere Untersuchungen nötig als ich sie angestellt habe. Sie lagen, nachdem sich die hervorragende Geeignetheit der *Drosophila*-Arten für die Beweisführung

eines Zusammenhanges zwischen Heterochromatin und Euchromatin einerseits und der Verteilung der Gene andererseits herausgestellt hatte, nicht mehr im Rahmen dieser Arbeit.

Zusammenfassung.

A. Hauptergebnisse.

1. Bei den Chromosomen von *Drosophila melanogaster* wird somatische Heteropyknose festgestellt. Während das Y-Chromosom total heterochromatisch ist, zeigen die Chromosomen I, II und III die Erscheinung der partiellen Heterochromatie, d. h. eine Längsdifferenzierung in Heterochromatin und Euchromatin wie folgt. Das Chromosom I (X) ist vom proximalen Ende bis ziemlich genau in die Mitte heterochromatisch, von hier bis zum distalen Ende euchromatisch. Bei den Chromosomen II und III sind unmittelbar links und rechts der Umbiegungsstelle gelegene, $\frac{1}{5}$ der Astlänge betragende Stücke heterochromatisch. Vollkommen euchromatisch ist nur das kleine Chromosom IV.

2. Diese Tatsachen im Verein mit der von MÜLLER und PAINTER sowie DOBZANSKY ermittelten Genverteilung in den Chromosomen I, II und III ermöglichen es, die Richtigkeit der von mir aufgestellten Hypothese zu prüfen, ob zwischen der sichtbaren strukturellen Längsdifferenzierung eines Chromosoms in Euchromatin und Heterochromatin und seiner unsichtbaren, genischen Längsdifferenzierung eine Beziehung besteht derart, daß im Heterochromatin (entsprechend seiner morphogenetischen Verschiedenheit vom Euchromatin) irgendwie passive oder keine Gene enthalten sind. Es ergibt sich:

In der euchromatischen Hälfte des X-Chromosoms liegen 47 (bzw. 95) Gene, in der gleich großen heterochromatischen 9 (bzw. 16). In der heterochromatischen Hälfte befindet sich demgemäß nur der 6.—7. Teil aller bisher in diesem Chromosom bekannt gewordene Gene. Damit erweist sich die Vorstellung vom Euchromatin als genisch aktivem, vom Heterochromatin als genisch passivem Chromatin als grundsätzlich richtig, wenn auch das Heterochromatin nicht gänzlich genfrei ist, wie es die Voraussetzung verlangte. Hierdurch ist eine Beziehung zwischen der genischen, unsichtbaren und strukturellen, sichtbaren Längsdifferenzierung eines Chromosoms aufgefunden. Sie wird als *Chromatinstruktur-Genrelation* bezeichnet.

Über die Sachlage in den Autosomen II und III läßt sich noch keine entscheidende Aussage machen, weil die Genverteilung nicht genau genug bekannt ist. Doch ergibt sich auch hier schon insofern eine Übereinstimmung als bei beiden Autosomen Gene links und rechts der Umbiegungsstelle, welche auf Grund der Austauschzahlen allein innerhalb der Heterochromatinregion liegen müßten, durch die Translokationsversuche DOBZANSKYs als so weit von der Umbiegungsstelle weg gelegen sich herausstellen, daß sie sich sicher im Euchromatin befinden.

3. Man kann also jetzt das Ergebnis von Translokationsversuchen, soweit diese die wirkliche Genverteilung in den Chromosomen betreffen,

auf Grund der prophasischen Chromosomenstruktur voraussagen. Heterochromatische Regionen müssen auch genisch „inert regions“ (MULLER) sein. Solche Voraussagen werden zwecks Prüfung der Hypothese gemacht für *Drosophila simulans*, *Drosophila Hydei* und *Drosophila virilis* (vgl. außerdem *Drosophila funebris* in der vorhergehenden Mitteilung). Bei allen drei Arten kommen partiell heterochromatische Chromosomen vor. Besonders hervorzuheben ist *Drosophila virilis*. Hier besteht nicht nur das X-Chromosom, sondern auch jedes der stäbchenförmigen Autosomen mindestens zu der einen, jeweils proximalen Hälfte, aus Heterochromatin. Demnach müßten diese Hälften bei allen Chromosomen ebenso arm an Genen sein wie die proximale Hälfte des X-Chromosoms von *Drosophila melanogaster*. Translokationsversuche an *Drosophila virilis* werden deshalb als entscheidend angesehen.

B. Nebenergebnisse.

1. Die Längsdifferenzierung der Autosomen von *Drosophila melanogaster* und *Drosophila virilis* (sowie *Scatophila unicornis*) ergibt für Tiere die früher an Pflanzen gefundene Regel der „äquiloakalen Heterochromatie“: Auch bei nicht homologen Autosomen sind entsprechend große und entsprechend gelegene Stücke heterochromatisch.

2. Bei *Drosophila virilis* wird ein zweiter Fall „struktureller Geschlechtschromosomen“ festgestellt (vgl. Mitteilung II, Bd. 19). — Die an den Geschlechtschromosomen von *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans* erhaltenen Ergebnisse zeigen, daß X und Y zugleich quantitativ und (doppelt) strukturell, also in dreifacher Hinsicht in ihrem Aufbau verschieden sein können.

3. Bei *Drosophila melanogaster* und *Drosophila virilis* ist während der Prophase der Nukleolus in die Einschnürung des X-Chromosoms eingeschaltet. Es liegen demnach SAT-Chromosomen vor. Auch das Y-Chromosom ist ein SAT-Chromosom. Es ist nicht, wie bisher allgemein angegeben wurde, J-förmig, vielmehr besteht der kurze Ast dieses J im oberen Teil aus einem Trabanten, der durch den unteren, fadenartig ausgebildeten Teil an das proximale Ende des langen Astes befestigt ist.

4. Im Euchromatin des X-Chromosoms von *Drosophila melanogaster* werden in einer Prophase auf den Spalhhälften je 6 entsprechend verschieden große und entsprechend verschieden voneinander entfernte und damit als Chromosomeren anzusprechende Gebilde festgestellt. Auch auf den Chromosomen der Knäuelkerne werden, wie bei *Biblio hortulanus* (vgl. Mitteilung I), gesetzmäßig angeordnete, qualitativ verschiedene Chromomeren gefunden.

5. Bei dem einen der V-förmigen Autosomen von *Drosophila melanogaster* (II bzw. III) ist in dem einen Ast das Euchromatin vom Heterochromatin in Metaphasen und besonders stark in Prophasen abgesetzt. Dadurch ist jetzt die Möglichkeit gegeben, die Koppelungsgruppen II und III mit größerer Sicherheit als bisher in die zugehörigen Chromosomen einzulagern und die beiden Hälften der einen, was bisher nicht möglich

war, jeweils richtig in den zugehörigen Ast. — Es wird gezeigt, daß die bisher an den Chromosomen I, II und III von *Drosophila melanogaster* beschriebenen Einschnürungen dreierlei wesensverschiedener Art sind (S. 252).

Zum Schluß danke ich Herrn Professor WINKLER herzlich dafür, daß er mir die Mittel des Botanischen Instituts in großzügiger Weise auch für diese Arbeiten zur Verfügung stellte, ferner für manchen wertvollen Literaturhinweis.

Literaturverzeichnis zu Mitteilung II und III.

- Bauer, H.:** Die *Feulgen*sche Nuklealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen. Z. Zellforsch. 15 (1932). — Die wachsenden Oocytenkerne einiger Insekten in ihrem Verhalten zur Nuklealfärbung. Z. Zellforsch. 18 (1933). — **Bělař, K.:** Die Technik der deskriptiven Cytologie. Methodik der wissenschaftlichen Biologie I. Berlin 1928. — **Belling, S.:** The ultimate chromomeres of *Lilium* and *Aloë* with regard to the numbers of genes. Univ. California Publ. Bot. 14 (1928). — **Bridges, C. B.:** Constrictions in the chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Biol. Zbl. 47 (1927). — **Chino, M. and H. Kikkawa:** Mutants and crossing over in the dot-like chromosome of *Drosophila virilis*. Genetics 18 (1933). — **Dobzansky, Th.:** Genetical and cytological proof of translocations involving the third and the fourth chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Biol. Zbl. 49 (1929). — Cytological map of the second chromosome of *Drosophila melanogaster*. Biol. Zbl. 50 (1930a). — Translocations involving the third and the fourth chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Genetics 15 (1930b). — Translocations involving the second and the fourth chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Genetics 16 (1931). — Cytological map of the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. Biol. Zbl. 52 (1932a). — Studies on chromosome conjugation I. Translocations involving the second and the Y-chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Z. Abstammungslehre 60 (1932b). — **Dobzansky, Th. and R. D. Boche:** Intersterile races of *Drosophila pseudoobscura* Frol. Biol. Zbl. 53 (1933). — **Frolowa, S.:** Normale und polyploide Chromosomengarnituren bei einigen *Drosophila*-Arten. Z. Zellforsch. 1925, 3. — **Grégoire, V.:** Euchromocentres et chromosomes dans les végétaux. Acad. roy. Belg. Cl. Sci., V. s. Tome 17. No 12. 1932. — **Guyénot, E. et A. Naville:** Les chromosomes et la réduction chromatique chez *Drosophila melanogaster*. Cellule 39 (1929). — **Haupt, G.:** Beiträge zur Cytologie der Gattung *Marchantia* (L.) I und II. Z. Abstammungslehre 62 (1932—33). — **Heitz, E.:** Das Heterochromatin der Moose. Jb. Bot. 69 (1928). — Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. Ber. dtsh. Bot. Ges. 47 (1929). — Die Ursache der gesetzmäßigen Zahl, Lage, Form und Größe pflanzlicher Nukleolen. Planta 12 (1931). — Die Herkunft der Chromocentren, Planta 28 (1932). — Der Bau der somatischen Kerne von *Drosophila melanogaster*. Z. Abstammungslehre 54 (1930). — **Heitz, E. and H. Bauer:** Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortulanus*. (Cytologische Untersuchungen an Dipteren I.) Z. Zellforsch. 17 (1933). — **Huettnner, A. F.:** The spermatogenesis of *Drosophila melanogaster*. Z. Zellforsch. 11 (1930). — **Junker, H.:** Cytologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der halbzwittrigen Steinfliege *Perla marginata*. Arch. Zellforsch. 17 (1923). — **Kostoff, D.:** Discoid structure of the spireme ... in *Drosophila melanogaster*. J. Hered. 21 (1930). — **Kuhn, E.:** Die Beziehung der Chromocentren zur Chromosomenbildung. Ber. dtsh. bot. Ges. 47 (1929). — **Lancefield, D. E.:** A genetic study of crosses of two races or physiological species of *Drosophila obscura*. Z. Abstammungslehre 52 (1929). — **Lancefield, D. E. and C. W. Metz:** 1921. Zit. nach Stern 1928. — **McClung, C. E.:**

The chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 9 (1905). — Differential chromosomes of *Mecostethus gracilis*. Z. Zellforsch. 7 (1928). — Metz, C. W.: Chromosome studies on Diptera. II. The paired association of chromosomes in the Diptera and its significance. J. of exper. Zool. 21 (1916). — Observations on spermatogenesis in *Drosophila*. Z. Zellforsch. 4, (1926). — Morgan, T. H., C. B. Bridges and A. H. Sturtevant: The Genetics of *Drosophila*. Bibl. Genetica 2 (1925). — Muller, H. J. and T. S. Painter: The differentiation of the sex chromosomes of *Drosophila* into genetically active and inert regions. Abstammungslehre 62 (1932). — Muller, H. J. and W. S. Stone: Analysis of several induced gene rearrangements involving the X-Chromosome of *Drosophila* (Abstr.). Anat. Rec. 47 (1930). — Painter, T. S.: A cytological map of the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. Science (N. Y.) 73 (1931). — Reinig, W. F.: Über das Manifestieren zweier Genovariationen bei *Drosophila funebris*. Biol. Zbl. 48 (1928). — Reuter, E.: Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen Acta zool. fenn. 1930. — Sansome, F. W. and J. Philp: Recent advances in plant genetics. London 1932. — Schleip, W.: Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Erg. Zool. 3 (1912). — Schrader, Fr.: The chromosomes of *Pseudococcus nipae*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole. 40 (1921). — A study of the chromosomes in three species of *Pseudococcus*. Arch. Zellforsch. 17 (1923). — Die Geschlechtschromosomen in Zellen und Befruchtungslehre in Einzeldarstellungen. Berlin 1928. — Shapiro, H.: The rate of oviposition in the fruit fly *Drosophila*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 63 (1932). — Shen, Tun Hui: Cytologische Untersuchungen über Sterilität bei Männchen von *Drosophila melanogaster*. und bei F₁ Männchen der Kreuzung zwischen *Drosophila-simulans*-Weibchen und *Drosophila-melanogaster*-Männchen. Z. Zellforsch. 15 (1932). — Showalter, A. M.: The chromosomes of *Pellia Neesiana*. Proc. Acad. natur. Sci. Philad. 14 (1928). — Sinety, R. de: Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Cellule 19 (1901). — Sivertzev-Dobzansky, N. P. and Th. Dobzansky: Deficiency and duplications for the gene bobbed in *Drosophila melanogaster*. Genetics 18 (1933). — Stern, C.: Eine neue Chromosomenaberration von *Drosophila melanogaster* und ihre Bedeutung für die Theorie der linearen Anordnung der Gene. Biol. Zbl. 46 (1926). — Ein genetischer und cytologischer Beweis für Vererbung im Y-Chromosom von *Drosophila melanogaster*. Z. Abstammungslehre 44 (1927). — Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung. Erg. Biol. 4 (1928). — Untersuchungen über Aberrationen des Y-Chromosoms von *Drosophila melanogaster*. Z. Abstammungslehre 51 (1929). — Cytologisch-genetische Untersuchungen als Beweise für die Morgansche Theorie des Faktorenaustausches. Biol. Zbl. 51 (1931). — Stevens, N. M.: A study of the germ cells of certain Diptera. J. of exper. Zool. 5 (1908). — Sturtevant, A. H.: The North American species of *Drosophila*. Carnegie Inst. Wash. publ. 301 (1921). — The claret mutant type of *Drosophila simulans*: A study of chromosome elimination and of cell-lineage. Z. Zool. 135 (1929). — Timofeef-Ressovsky, N. W.: Studies on the phenotypic manifestation of hereditary factors. I. On the phenotypic manifestation of the genovariation *radius incompletus* in *Drosophila funebris*. Genetics 12 (1927). — Witschi, E.: Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren. Handbuch der Vererbungsw., Bd. 2. Berlin 1929.

Erklärung der Figuren auf Tafel I.

Drosophila melanogaster MEIG. Alle Figuren außer Fig. 6, 11, 20 und 21 stellen Prophasen dar (bzw. einzelne aus solchen herausgezeichnete Chromosomen) aus den Neuroblasten des Oberschlundganglions älterer Larven.

Fixierung und Färbung: Carminessigsäure kalt oder heiß (näheres vgl. Mitteilung II, Technik).

Vergrößerung Zeiß Apochr. num. Apert. 1,3, Kompensationsokular 12, außer den Fig. 4, 6—16, 20 und 23; diese mit Kompensationsokular 18. Abwärtiger Zeichenapparat, Zeichnung in Objekttischhöhe.

Zu folgenden Figuren bzw. Teilen derselben findet man Mikrophotographien auf Tafel II, Fig. 13, 16, 20, 22, 25, 27 und 28. In den nachstehenden Legenden ist hinter jeder dieser Figurennummern in Klammern die Nummer der Mikrophotographie angegeben.

Fig. 1—10: Weibchen.

Fig. 1—3. Alle drei Prophasen so orientiert, daß die beiden X-Chromosomen oben liegen. Die distalen, euchromatischen Enden zeigen nach oben, die medianproximalen, heterochromatischen nach unten. Die mediane Heterochromatie und Durchtrennung in allen drei Figuren jeweils in dem links liegenden Autosomenpaar gut zu erkennen.

Fig. 4. Autosomenpaar aus Fig. 3 bei stärkerer Vergrößerung herausgezeichnet.

Fig. 5. Zwei X-Chromosomenpaare aus Prophasen herausgezeichnet. Zwischen den beiden heterochromatischen Teilen liegt der Nukleolus (vgl. Fig. 1—3). Die X-Chromosomen ebenso orientiert wie in Fig. 1—3 und in den folgenden Fig. 6—10.

Fig. 6. X-Chromosomen aus Metaphase (vgl. Textabb. 3a, e, f; 4a und 6a S. 242) zeigen die Teilung im Verhältnis 1 : 2 durch die substanzarme Stelle zwischen dem proximalen und medianen Heterochromatin.

Fig. 7—10. Einzelne X-Chromosomen aus Prophasen bei stärkerer Vergrößerung herausgezeichnet (7 aus Fig. 21, 8 aus Fig. 3). In 7 und 10 im euchromatischen Teil Chromomeren sichtbar (vgl. Fig. 23).

Fig. 11—28: Männchen.

Fig. 11. Y-Chromosom aus Metaphase herausgezeichnet (vgl. auch Textabb. 6b).

Fig. 12—16 (zu 13 und 16 Mikrophotographie 24 — um 90° — und 23 — um 180° gedreht). Einzelne Y-Chromosomen bei stärkerer Vergrößerung aus Prophasen herausgezeichnet und entsprechend den X-Chromosomen in der darüberstehenden Reihe orientiert. Der kurze, trabantenartige Ast ist durch einen mehr oder weniger langen Faden am proximalen Ende des langen Astes befestigt. Dicht über diesem Ende eine achromatische Stelle. Die Dreiteilung des Y-Chromosoms ist besonders in Fig. 16 zu erkennen (vgl. Text S. 246).

Fig. 17. X- und Y-Chromosom total heterochromatisch (rechts wahrscheinlich das X-Chromosom). Zwischen X und Y das Autosomenpaar mit den einseitig an der Hetero-Euchromatingrenze abgesetzten Aststücken ({}).

Fig. 18. Das Y total, das X nur zur Hälfte heterochromatisch, rechts das Autosomenpaar mit den abgesetzten Aststücken.

Fig. 19. (2 Einstellungen.) Das total heterochromatische Y mit Trabant und das zur Hälfte heterochromatische X am Nukleolus.

Fig. 20. (Mikrophotographie 19.) Metaphase, das X ist noch in *proximales* Heterochromatin und *distales* Euchromatin gegliedert.

Fig. 21. Gliederung des X wie in Fig. 20, links das Autosomenpaar mit den abgesetzten Aststücken.

Fig. 22. X und Y besonders klar (vgl. Mikrophotographie 15 und 16), weniger klar die V-förmigen Autosomen, von welchen oben die 4 Stücke des Paares mit den einseitig abgesetzten Astteilen liegen; das mediane Heterochromatin ist zum Teil zu erkennen.

Fig. 23. X und Y aus Fig. 22 einzeln bei stärkerer Vergrößerung herausgezeichnet (X um 90°, Y um 180° gedreht), gleichsinnig orientiert (vgl. Fig. 7—10 und 12—16). In der euchromatischen Hälfte des X sind auf beiden Spaltheften entsprechend verschieden große und je auf derselben Höhe liegende Chromomeren vorhanden (Mikrophotographie 15, 16).

Fig. 24. Links Y mit weit entferntem Trabant, rechts X.

Fig. 25. (Bei 4 Einstellungen in Mikrophotographie 11—14.) X und Y oben am Nukleolus; das Euchromatin des X ist verhältnismäßig lang. Das proximale Ende des Y sitzt dem Nukleolus auf, ein fadenartiges Stück reicht in denselben hinein; oberhalb des Nukleolus das proximale abgesetzte Y-Ende (Deutung?) und der Trabant. In der Mitte der Figur das Autosomenpaar mit den abgesetzten Aststücken.

Fig. 26. In der Mitte das X, in dessen Heterochromatin keine Einschnürung zu erkennen ist, links neben dem Euchromatin des X der Trabant des Y. Verhältnisse in dem einen großen Autosomenpaar (links unten) nicht klar; rechts das Autosomenpaar mit den abgesetzten Aststücken (Klammern).

Fig. 27. (Bei 2 Einstellungen in Mikrophotographie 17 und 18.) Der Trabant des Y liegt links unten an demselben. In den Autosomen mit den abgesetzten Aststücken in den euchromatischen Teilen Vortäuschung von Heterochromatin durch Überlagerung und Verkürzungen.

Fig. 28. (Mikrophotographie des in der Mitte liegenden Autosomenpaares bei 2 Einstellungen in Fig. 26 und 27.) X und Y oben am Nukleolus. Das Euchromatin des X ist verhältnismäßig lang ausgezogen.

Erklärung der Figuren auf Tafel II.

(Fig. 1 und 5—10 gehören zu Mitteilung II, Bd. 19.)

Unretuschierte Mikrophotographien, aufgenommen mit Leitz-Makam. Apoch. num. Apert. 1,3, 120fach; Periplan, Okular 8fach. Leitzsche Mikroskopierlampe, Einschaltung der mit Immersionsöl bestrichenen Mattstelle der Kugelflasche und Einlage der Blaumattscheibe in das Diaphragma des Kondensors. Alle Aufnahmen nach meistens frischen Carminessigsäurepräparaten des larvalen Oberschlundganglions.

Die in den Fig. 6, 10—27 und 29—36 photographierten Präparate sind zeichnerisch im Text oder auf Tafel I dargestellt. Hinweis hinter jeder Figurennummer in der Klammer mit Te (Text) bzw. Ta (Tafel).

Fig. 1—4. Kerne mit Nukleolus (hell) und Heterochromatin (dunkel.)

- Fig. 1. *Drosophila funebris*.
- Fig. 2. *Drosophila melanogaster*.
- Fig. 3. *Drosophila virilis*.
- Fig. 4. *Drosophila simulans*.

Fig. 5—10. *Drosophila funebris* (Mitteilung II, Bd. 19).

Fig. 5. Metaphase aus Weibchen. Das links liegende X-Chromosom mit Einschnürung in der Mitte des Astes.

Fig. 6. (Te 6*i*.) Prophase aus Weibchen. Alle 8 kurzen Autosomen heller als das eine in derselben Ebene liegende X-Chromosom. Nicht scharf eingestellt und deshalb heller erscheinend, das linke Ende des oberen und das ganze untere X-Chromosom. Die beiden Hälften des oberen X-Chromosoms stark voneinander abgesetzt, der sie verbindende Faden eben zu erkennen. Am unteren X-Chromosom links das knopfartige, proximale Ende, rechts davon die mittlere Einschnürung. Eben noch zu erkennen die zwei kleinen kugeligen Autosomen (oberhalb der vier zusammenliegenden, kleinen stäbchenförmigen) und die kleinen trabantenartigen Gebilde in der Fortsetzung des am weitesten nach rechts liegenden Autosomenpaares (vgl. dazu Te 6*i*).

Fig. 7—8. Prophase aus Weibchen bei zwei verschiedenen Einstellungen. In Fig. 7 scharf eingestellt auf das obere X-Chromosom (linker Bildrand) und die auf dem Deckblatt bezeichneten Autosomen. Die wagerechte Asthälfte des X ist total heterochromatisch, die senkrecht liegende nur im oberen Teil, im übrigen euchromatisch (vgl. Deckblatt). Fig. 8 scharfe Einstellung auf das proximale Heterochromatin des unteren X-Chromosoms.

Fig. 9. Prophase aus Weibchen; scharfe Einstellung auf das zu oberst im Bilde gelegene X-Chromosom, an welchem die Einschnürung und die Längsdifferenzierung in Heterochromatin und Euchromatin (letzteres im linken Teil der wagerechtliegenden Asthälfte) zu erkennen ist, außerdem einige Autosomen. Weniger scharfe Einstellung auf das unten links gelegene X mit stark voneinander abgesetzten Asthälften.

Fig. 10. (Te 8h.) Prophase aus Männchen. Scharfe Einstellung auf die distale, aus Heterochromatin und Euchromatin zusammengesetzte Hälfte des einen X-Chromosoms (links Mitte) und drei Autosomenpaare. Wenig scharfe Einstellung auf das oben gelegene Y-Chromosom. In diesem ist die Einschnürung zu erkennen, welche das Chromosom im Verhältnis 2 : 1 teilt.

Fig. 11—20: Drosophila melanogaster.

Fig. 11, 12, 13 und 14. (Ta I 25.) Prophase aus Männchen bei vier verschiedenen Einstellungen. Die jeweils am schärfsten eingestellten Chromosomen bzw. Chromosomenteile sind auf dem Deckblatt eingezeichnet. In Fig. 11, 13 und 14 liegt oben das X- und Y-Chromosom bzw. einzelne Teile desselben, in der Mitte das große Autosomenpaar mit den auf der einen Seite abgesetzten, euchromatischen Astteilen, dicht links daneben das Chromosomenpaar IV. In Fig. 13 erkennt man außerdem in der linken unteren Ecke den einen Partner des zweiten großen Autosomenpaares mit nicht abgesetzten Ästen; der andere Partner befindet sich unten in Fig. 14. Vom X-Chromosom ist das Heterochromatin sowie die in diesem (rechts liegende) „Einschnürung“ in Fig. 11—13 zu erkennen, das Euchromatin in Fig. 12 und 13. Das Y-Chromosom berührt mit seinem proximalen Ende den Nukleolus; dicht oberhalb des letzteren liegt das kleine abgesetzte Aststück (S. 246) und der trabantenartige Ast.

Fig. 15 und 16. Stück mit X- und Y-Chromosom aus der Prophase Ta I 22. In Fig. 15 scharfe Einstellung auf das Y-Chromosom, dessen heterochromatischer „Trabant“ durch einen verhältnismäßig breiten Faden mit dem total heterochromatischen Ast verbunden ist sowie die distale Hälfte des X-Chromosoms einschließlich der Einschnürung. Die distale Hälfte besteht aus Euchromatin (senkrecht liegend); in diesem sind die 5—6 Chromomeren zu erkennen. Die proximale Hälfte aus Heterochromatin (nahezu wagerecht liegend). Fig. 16. Schärfere Einstellung auf das proximale Ende der total heterochromatischen Hälfte des x-Chromosoms.

Fig. 17 und 18. Prophase aus Männchen (Ta I 27). Fig. 17: Scharfe Einstellung auf das total heterochromatische Y-Chromosom und (etwas weniger scharf) auf die proximale heterochromatische Hälfte des X-Chromosoms, links neben dem y; oben: der eine euchromatische Ast des einen Partners des V-förmigen Autosomenpaares mit abgesetzten Ästen, rechts davon das mediane Heterochromatin von einem Chromosom dieses Paares; rechts des Geschlechtschromosomenpaares das andere V-förmige Autosomenpaar, von dem innen gelegenen Partner ist der obere Ast unsichtbar. Die Differenzierung in Heterochromatin und Euchromatin bei dem außen liegenden Autosom zu erkennen. Fig. 18: Scharfe Einstellung auf den euchromatischen, wagerecht liegenden Teil des X-Chromosoms und ein kleines Stück des rechts daran grenzenden Heterochromatins.

Fig. 19 (Ta I 20). „Frühe“ Metaphase aus Männchen. Scharfe Einstellung auf das ganze X-Chromosom, dessen linke Hälfte als noch euchromatisch zu erkennen ist.

Fig. 20. (Das linksgelegene Autosomenpaar mit den abgesetzten, euchromatischen Ästen auch in Te 7a.) Prophase aus Männchen. In beiden der V-förmigen Autosomenpaare ist das mediane Heterochromatin von den langen euchromatischen Aststücken besonders gut zu unterscheiden, bei dem unteren Paar im Heterochromatin des linksgelegenen Partners außerdem die achromatische Spalte. Oben in der Mitte das Heterochromatin des X-Chromosoms.

Fig. 21 und 22. (Te 17a.) Drosophila simulans. Prophase aus Männchen bei zwei Einstellungen.

Fig. 21. Einstellung auf das total heterochromatische Y-Chromosom (in Fortsetzung des rechten Endes eventuell ein Trabant, vgl. S. 268/69, Anm. 1).

Fig. 22. Einstellung auf das mediane Heterochromatin einschließlich des (oben) ansitzenden euchromatischen Aststückes des einen V-förmigen Autosoms. Im Hetero-

chromatin ist die achromatische Spalte sichtbar. Rechts daneben zwei weitere Aststücke (vgl. Te 17a).

Fig. 23—28. Drosophila melanogaster.

Fig. 23 und 24. (Te 8c.) Prophase aus dem XYY-Männchen bei zwei verschiedenen Einstellungen. In 23 das eine, in 24 das zweite y-Chromosom eingestellt, in 23 scharf nur der große heterochromatische Ast, der Faden, nicht dagegen der daran befestigte „Trabant“ (vgl. Te 8c). Außerdem sind zu erkennen Heterochromatin und Euchromatin des einen V-förmigen Autosomenpaares. (In 24 sind die beiden Astenden nach oben gebogen, so daß die Photographie „Heterochromatie“ vortäuscht.)

Fig. 25. (Te 11a.) Prophase aus Männchen mit in der Mitte durchgebrochenem X-Chromosom. Scharfe Einstellung auf das proximale Ende des X-Chromosoms mit dem Faden und dem daran befestigten „Trabant“, einen Teil des heterochromatischen x^p (rechts darunter), des euchromatischen x^d und das in der Einzahl frei vorhandene Chromosom IV.

Fig. 26 und 27: (Ta I, 28.) Prophase aus Männchen bei zwei Einstellungen auf das V-förmige Autosomenpaar mit einseitig abgesetzten Ästen. Fig. 26. Medianes Heterochromatin mit euchromatischem Aststück des einen Autosoms. Fig. 27 Medianes Heterochromatin des anderen und die abgesetzten, euchromatischen Äste beider. In Fig. 26 außerdem der Nukleolus, in Fig. 27 das Y-Chromosom.

Fig. 28. Prophase aus Männchen. Oben Y-Chromosom mit „Trabant“ und Nukleolus, daneben rechts das X-Chromosom, an welchem die Gliederung in Euchromatin und Heterochromatin, sowie die Einschnürung in letzterem zu erkennen ist. Unten das Autosomenpaar mit den einseitig abgesetzten Ästen; nur diese sind in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar, ferner das mediane Heterochromatin bei beiden, im linksgelegenen auch die achromatische Spalte.

Fig. 29—36. Drosophila virilis.

Fig. 29, 30 und 31. (Te 19a.) Prophase aus Männchen bei drei verschiedenen Einstellungen. In jeder Figur sind sämtliche 10 stäbchenförmigen (fast alle gepaarten) Chromosomen bzw. Teile derselben vorhanden, in Fig. 31 auch die beiden kleinen kugeligen. Auf dem Deckblatt sind nur diejenigen Chromosomen eingezeichnet, bei welchen gleichzeitig Euchromatin und Heterochromatin scharf eingestellt ist, in Fig. 29 und 30 außerdem die jeweils eingestellten Stücke des Y-Chromosoms, das keine euchromatischen Fortsätze besitzt.

Fig. 32. (Te 19b.) Prophase aus Männchen. Unten rechts Nukleolus mit seiner rechten Peripherie zwischen dem großen und dem kleinen Heterochromatinstück des X-Chromosoms (das Euchromatin desselben nicht sichtbar), ferner einige Autosomen mit gleichzeitiger Einstellung auf ihr Euchromatin und Heterochromatin.

Fig. 33 und 34. (Te 19g.) Prophase aus Männchen bei zwei Einstellungen. Fig. 33. Heterochromatin und Euchromatin einiger Autosomen. Am schärfsten eingestellt ist das rechts liegende Paar und der obere Partner des links davon liegenden. Fig. 34. In der Mitte das große, total heterochromatische Y-Chromosom. (In beiden Figuren am unteren Rand die großen Chromozentren von drei bzw. zwei Kernen, vgl. Fig. 3.)

Fig. 35. (Te 18c.) Prophase aus Weibchen. Links zwei gepaarte Autosomen, deren Euchromatin durch Bruch (Dauerpräparat) vom Heterochromatin getrennt ist. In der Mitte die zwei X-Chromosomen mit zwischen Heterochromatin und Euchromatin eingeschaltetem Nukleolus.

Fig. 36. (Te 18a.) Prophase aus Weibchen, alle 10 stäbchenförmigen Chromosomen sichtbar, nur zum Teil scharf eingestellt. Rechts oben und in der Mitte je ein X-Chromosom. In der Mitte eines jeden derselben ist ein Nukleolus eingelagert (besonders gut zu erkennen im oberen X-Chromosom).