

Aus dem Institut für Allgemeine Biologie der Universität Wien

WEITERE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE CHROMOSOMALE
STRUKTUR UND DIE NATÜRLICHEN STRUKTURTYPEN VON
DROSOPHILA SUBOBSCURA COLL.

Von

E. KUNZE-MÜHL und E. MÜLLER

Mit 1 Falttafel

(Eingegangen am 4. August 1958)

Seit der Mitteilung von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) ist die Untersuchung des chromosomalen Polymorphismus von *Drosophila subobscura* durch die Arbeit von GOLDSCHMIDT (1956) und eigene Befunde fortgeführt worden. Außerdem wurde die Verteilung der Bruchstellen von röntgeninduzierten Dislokationen an einem größeren Material geprüft, worüber gleichzeitig von KUNZE-MÜHL und MÜLLER (1958) berichtet wird. Von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) wurde bereits das interessante Phänomen diskutiert, daß unter den Bruchstellen der natürlichen Inversionen auffallend viele Koinzidenzen vorkommen und daß diese Häufung nicht zufällig sein kann. Die Prüfung der strahleninduzierten Dislokationen sollte die Frage klären, inwieweit hier die Verteilung der Bruchstellen rein zufällig ist. Für alle diese Untersuchungen war es notwendig, die Grenzstellen der Dislokationen möglichst genau zu lokalisieren. Die von MAINX, KOSKE und SMITAL (1953) entworfene Chromosomenkarte, nach der bisher alle Lokalisationen der natürlichen Inversionen durchgeführt worden sind, erwies sich dafür als nicht genügend. Da sie damals nur der ersten Orientierung bei der Bestimmung der Inversionen dienen sollte, sind in ihr hauptsächlich jene Querscheiben dargestellt und betont, die durch ihre konstante Ausprägung als Orientierungsmarken dienen können, viele zartere Strukturen sind jedoch weggelassen. Diese Karte wird daher hier durch eine bessere (Falttafel 1) ersetzt, in der so weit als möglich auch die feineren Querscheiben zur Darstellung kommen und die Wiedergabe der Details weniger stark schematisiert ist.

Alle grundlegenden Skizzen zu der neuen Karte wurden nach Frischpräparaten angefertigt und später nach Dauerpräparaten wiederholt revidiert. Dies war notwendig, da die Bestimmung der strahleninduzierten Bruchstellen und mancher natürlicher Inversionen nur nach Dauerpräparaten vorgenommen werden konnte, in denen sich manche Einzelheiten der Strukturen anders darstellen als in Frischpräparaten. Auf diese Weise ist die hier vorgelegte Karte für die Bestimmung sowohl an Hand von Dauer- wie von Frischpräparaten geeignet. Zur Präparation gelangten verpuppungsreife Larven des strukturell homozygoten Standardstammes Künsnacht, die nach Mästung mit Frischhefe bei einer Temperatur von +12° C gehalten wurden. Die Speicheldrüsen wurden in einem Alkohol-Eisessig-Gemisch (3:1) herauspräpariert, in Karminessigsäure vorgefärbt und in einem Gemisch von Milchsäure, Essigsäure und Orcein nachgefärbt und gequetscht. Diese Methode

verdanken wir einer persönlichen Mitteilung von W. BEERMANN. Diese Art der Herstellung von Frischpräparaten hat den Vorteil, daß die Chromosomen möglichst wenig schrumpfen, die Ausprägung der Querscheiben sehr klar ist und die Präparate ohne Einschlußmittel wochenlang haltbar sind. Für die endgültige Kartierung wurden Skizzen nach voll ausgereiften und jüngeren Chromosomen kombiniert. Die voll ausgeprägte Aufblähung eines Chromosomenabschnittes, die mit einer Auflösung der darin liegenden Scheiben verbunden ist, wurde wegen der starken Variabilität der Struktur in der Darstellung vermieden. Diese Bereiche wurden wohl leicht „aufgepufft“, aber mit den bei jüngeren Chromosomen gut unterscheidbaren Details wiedergegeben.

Auf der von MAINX, KOSKE und SMITAL (1953) veröffentlichten Karte beträgt die Zahl der Querscheiben für den ganzen Chromosomensatz 1085. Davon entfallen auf das A-Chromosom 198, auf das I-Chromosom 205, auf das U-Chromosom 199, auf das E-Chromosom 200, auf das O-Chromosom 272 und auf das dot-Chromosom 11. In der neuen Karte konnte die Gesamtzahl der Querscheiben auf 1474 erhöht werden, von denen 265 im A-, 304 im I-, 285 im U-, 256 im E-, 350 im O-Chromosom und 14 im dot-Chromosom liegen.

Die Längenverhältnisse der fünf langen Chromosomen bleiben mit Ausnahme des U-Chromosoms gegenüber der von MAINX, KOSKE und SMITAL (1953) veröffentlichten Karte annähernd unverändert. Da der proximale Teil des U-Chromosoms bei der Präparation an einer Torsionsstelle (zwischen 36 D und 37 A der neuen Karte) häufig abbricht, ist dieser Abschnitt irrtümlich von MAINX, KOSKE und SMITAL (1953) nicht kartiert worden. Die relativen Längen der Chromosomen in der vorliegenden Karte verhalten sich wie A:I:U:E:O = 1:1,20:1,20:1,12:1,43, wobei A gleich 1 gesetzt wurde. Die Art der Zonierung, die von MAINX, KOSKE und SMITAL (1953) gewählt wurde, konnte im wesentlichen beibehalten werden, d. h. der ganze Chromosomensatz wurde in 100 ungefähr gleich große Zonen unterteilt, wobei beachtet wurde, daß die Zonengrenzen nach Möglichkeit durch markante Querscheiben gekennzeichnet sind. Die Numerierung der Zonen erfolgte jeweils vom proximalen Ende aus, sie beginnt mit 1 am proximalen Ende des A(X)-Chromosoms und endet am distalen Ende des dot-Chromosoms. Die Zahl der Unterzonen mußte teilweise infolge der reicheren Differenzierung der Zonen erhöht werden. Eine Numerierung der einzelnen Querscheiben wurde der besseren Übersicht halber nicht auf der Karte eingetragen, soll aber, soweit notwendig, zur genaueren Bezeichnung von Bruchstellen Verwendung finden. Soweit es möglich war, wurde die Zonierung so vorgenommen, daß die meisten Bruchstellen natürlicher Inversionen mit der Grenze zwischen zwei Unterzonen zusammenfallen.

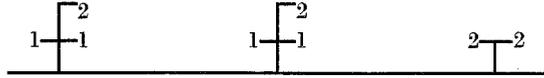
Die Art der Beschreibung von Inversionen nach KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) konnte aus folgenden Gründen nicht vollkommen beibehalten werden. Erstens war es nicht möglich, die Zonierung der alten Karte unmittelbar auf die neue zu übertragen, wodurch die Bruchstellen der meisten Inversionen in andere Zonen oder Unterzonen fallen

Zweitens erschien die von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) verwendete Art der Bezeichnung von Bruchstellen im Falle von komplexen Strukturtypen nicht korrekt. Bei der Neubestimmung der Bruchstellen der verschiedenen Strukturtypen fiel es auf, daß die bisher übliche Art der Einzeichnung in die „Standardkarte“ in manchen Fällen sogar zwangsläufig zu einer falschen Darstellung führt. Die beiden Brüche einer Inversion lassen sich nicht in allen Fällen mit nur zwei Marken auf der Standardkarte eindeutig charakterisieren. Durch jeden nach erfolgter Dislokation „verheilenden“ Bruch kommen zwei Bruchenden zur Berührung, die vorher an dieser Stelle nicht benachbart lagen. Ein Wiederbruch an einer solchen Stelle betrifft also zwei auf der Standardkarte getrennt liegende Bruchenden. Bei der Entstehung der Inversion $U_{(1)}$ z. B. fanden die Brüche an den Stellen 39D/40A und 45E/46A statt. Nach erfolgter Inversion liegt nun 45E neben 39D und 40A neben 46A. Die wahrscheinlich phylogenetisch später entstandene $U_{(2)}$ hat daher ihren proximalen Bruch an der Stelle 40A/46A, der distale Neubruch liegt zwischen 51C und 51D. Nach erfolgter Inversion von $U_{(2)}$ liegt 40A nun neben 51C und 46A neben 51D. Es ist also notwendig, alle vier Bruchenden nach der Standardkarte zu bezeichnen. Bei der Beschreibung einer Inversion ist darauf zu achten, daß sich die Angaben der einzelnen Bruchenden auf den Zustand im Augenblick des Bruchereignisses beziehen und daß die später durch Inversion verlagerten Bruchenden innen stehen, z. B.:

$$\begin{array}{l} U_{(1)} \dots 39D/40A - 45E/46A \\ U_{(2)} \dots 40A/46A - 51C/51D. \end{array}$$

Um die Beschreibung der Inversionen einheitlich durchzuführen, wurden auch bei einfachen Inversionsvorgängen, bei denen jeweils beide Bruchenden eines Bruches auf der Standardkarte nebeneinander liegen, alle vier Bruchenden der Inversion angeführt. Auch in der Art der Einzeichnung der Bruchstellen auf der Karte (Falttafel) wurden dementsprechend gewisse Änderungen eingeführt. Die Bruchstellen sind mit senkrechten Linien über dem jeweiligen Chromosom markiert und tragen die Nummern der Inversionen. Die Bezeichnung des Chromosoms selbst ist dabei der Einfachheit halber weggelassen. Im Einklang mit der oben erklärten Symbolbeschreibung werden in jedem Fall die beiden durch ein Bruchereignis entstehenden Bruchenden durch Einsetzen der Inversionsnummer rechts und links vom Bruchpunkt charakterisiert. Fällt ein Bruch an eine Stelle, an die durch eine vorhergehende Inversion Bruchenden verlagert worden sind, die auf der Standardkarte nicht benachbart liegen, dann führt dies dazu, daß nur das eine — rechts oder links vom Bruchpunkt gelegene — Bruchende in das neue Inversionsgeschehen einbezogen wird. In diesen Fällen wird dann in konsequenter Einhaltung der geschilderten Bezeichnungsweise die betreffende Inversionsnummer nur rechts oder links vom Bruchpunkt eingesetzt. Für das oben in der Symbolschreibung wiedergegebene Beispiel des

Inversionskomplexes U_{1+2} stellt sich daher die Einzeichnung über dem U-Chromosom folgendermaßen dar:



Inversionen und Strukturtypen

Es wird hier eine neue Übersicht über die Inversionen und Strukturtypen von *Drosophila subobscura* gegeben, die hauptsächlich Ergänzungen und Berichtigungen der von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) gegebenen Beschreibung sowie alle von GOLDSCHMIDT (l. c.) bzw. den Verfassern inzwischen neu gefundenen Typen beinhaltet. Die bewährte Symbolschreibung von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) wurde beibehalten. Alle bisherigen, nach der alten Karte durchgeführten Bestimmungen werden hiermit für ungültig erklärt. Auch die Angaben von GOLDSCHMIDT (l. c.) sind auf die Grundlage der neuen Karte übertragen. Wo keine volle Übereinstimmung zwischen ihr und den Verfassern erzielt werden konnte, ist dies eigens vermerkt.

A-Chromosom (= X-Chromosom)

Inversionen:

$$A_{(1)}: 2A/2B-7C/7D \quad A_{(2)}: 8C/8D-12A/12B$$

Strukturtypen:

$$A_{st}, A_1, A_2$$

I-Chromosom

Inversionen¹:

$$I_{(1)}: 22B/22C-25A^2/25A^3$$

$$I_{(3)}: 21D/22A-25A^2/25A^3$$

$$I_{(4)}: 24D/25A-29B/29C$$

Strukturtypen:

$$I_{st}, I_1, I_{3+4}$$

Der Strukturtyp I_{3+4} wurde von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) irrtümlich als I_{1+4} gedeutet. Die beiden Inversionen wurden nie einzeln gesehen, wodurch die Lokalisation ihrer Bruchstellen erschwert wurde. $I_{(1)}$ und $I_{(3)}$ sind einander sehr ähnlich. Da der Strukturtyp I_{3+4} nur im vorderen Orient gefunden wurde, erfolgte die Lokalisation der Bruchstellen an Hand der neuen Karte durch GOLDSCHMIDT.

U-Chromosom

Inversionen:

$$U_{(1)}: 39D/40A - 45E/46A$$

$$U_{(5)}: \text{ungefähr } 40D/41A - 48C/48D$$

$$U_{(2)}: 40A/46A - 51C/51D$$

$$U_{(6)}: 45A/45B - 49C/49D$$

$$U_{(3)}: 50B/50C - 52A/52B$$

$$U_{(7)}: 40A/51C - 52A^2/52A^3$$

$$U_{(4)}: 45A/45B - 50A/50B$$

$$U_{(8)}: 40A/51C - 44D/45A$$

Strukturtypen:

$$U_{st}, U_1, U_2, U_{1+2}, U_{1+2+3}, U_{1+2+4}, U_{1+5}, U_{1+2+6}, U_{1+2+7}, U_{1+2+8}$$

¹ Die hochgestellten Ziffern bezeichnen die Querscheiben innerhalb der Unterzonen.

Die Inversionen $U_{(1)}$ und $U_{(2)}$ haben nach unserer Ansicht in 46 A/40 A gemeinsame Bruchenden. Das zum Beweis der Koinzidenz beider Brüche von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) vorgebrachte Argument, daß in der Kombination U_{1+2+6}/U_{1+2} ein „shift“ auftreten müßte, wenn keine gemeinsamen Bruchenden vorhanden wären, wurde von GOLDSCHMIDT (1956) mit Recht entkräftet. Nach nochmaliger genauer Revision soll aber doch die Angabe von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) aufrechterhalten werden. GOLDSCHMIDT (1956) beschreibt eine Kombination U_{1+2+7}/U_2 . Nach brieflicher Rückfrage gab sie an, diese Figur wiederholt in natürlichen Populationen von Israel gesehen zu haben, so daß angenommen werden kann, daß es einen Strukturtyp U_2 gibt. Ob dieser direkt von der Standardanordnung abzuleiten ist oder in einem Chromosom, das die $U_{(1)}$ bereits enthielt, entstand und aus dem Strukturtyp U_{1+2} erst sekundär abgetrennt wurde, kann nicht entschieden werden. Die letztere Annahme ist angesichts der weiten Verbreitung des Strukturtyps U_{1+2} die weitaus wahrscheinlichere, um so mehr, da GOLDSCHMIDT die Trennbarkeit von $U_{(1)}$ und $U_{(2)}$ experimentell nachweisen konnte. Sie beobachtete in einer Laboratoriumskultur, in die ursprünglich die Anordnungen U_{1+2+7} und U_{st} eingeführt wurden, die Kombinationen U_1/U_{st} und U_{2+7}/U_{st} (unveröffentlichte Mitteilung). Auf welche Weise der Strukturtyp U_2 auch entstanden sein mag, auf jeden Fall sind crossing-over-Vorgänge in einem Chromosomenpaar mit zwei so langen und unmittelbar aneinandergrenzenden Inversionen schwer vorstellbar.

$U_{(3)}$, die zunächst nur in israelischen Populationen bekannt war, wurde von GOLDSCHMIDT (1946) lokalisiert und ihre Bruchstellen auf der neuen Karte eingetragen. Ihrer Meinung nach entspricht diese Inversion und nicht $U_{(7)}$ der von STUMM-ZOLLINGER (1952) beschriebenen „Undine“. Der Strukturtyp U_{1+2+3} wurde von MAINX, SPERLICH und STRÖHER (unveröffentlicht) auch in einer Population der süditalienischen Insel Lipari gefunden.

Von GOLDSCHMIDT (1956) wurde ein neuer Strukturtyp in der israelischen Population beobachtet, den sie mit U_{1+2+4} bezeichnet und dessen Identität mit U_{1+2+6} sie als möglich ansieht. Es ließ sich jedoch an Hand der neuen Karte klären, daß die Inversionen $U_{(6)}$ und $U_{(4)}$ nicht identisch sind. Ihre proximalen Bruchstellen fallen zwar zusammen, aber ihre distalen unterscheiden sich um einige Querscheiben.

Die Kombination U_{1+2+3}/U_{1+5} wurde von GOLDSCHMIDT nur einmal gesehen. Die Grenzen der neuen Inversion $U_{(5)}$ konnten von ihr nicht mehr genau festgestellt werden und wurden nach ihrer ungefähren Angabe in die Karte eingezeichnet.

E-Chromosom

Inversionen:

 $E_{(1)}$: 58 D/59 A — 62 D/63 A oder 64 C/59 A — 62 D/63 A $E_{(2)}$: 58 D/62 D — 64 B/64 C oder 58 D/59 A — 64 B/64 C $E_{(3)}$: 58 D/68 B — 64 C/62 D $E_{(8)}$: 61 C/61 D — 68 D/68 E $E_{(12)}$: 61 C/61 D — 67 A/67 B $E_{(9)}$: 58 D/64 B — 68 B/68 C $E_{(13)}$: 69 C/70 A — 71 C/72 A

Strukturtypen:

 E_{St} , E_{1+2} , E_{1+2+9} , $E_{1+2+9+3}$, $E_{1+2+9+12}$, E_8 , E_{13} oder E_{1+2+13}

Für je eine Bruchstelle von $E_{(1)}$ und $E_{(2)}$ müssen zwei Angaben gemacht werden, da die beiden Inversionen niemals getrennt gesehen wurden und es unbekannt ist, welche der beiden Inversionen die phylogenetisch ältere ist. Da die Berücksichtigung beider Auflösungsmöglichkeiten des Komplexes E_{1+2} bei der Einzeichnung in die Karte verwirrend wäre und überdies durch beide theoretische Deutungen die beobachtete Querscheibenfolge von E_{1+2} erklärt werden kann, wurde nur eine mögliche Einzeichnung vorgenommen.

Die von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) als identisch bezeichneten distalen Bruchstellen von $E_{(8)}$ und $E_{(9)}$ differieren nach GOLDSCHMIDT (1956) um einige dünne Querscheiben in einem sehr variablen „aufgepufften“ Abschnitt. Dies konnte bei der Revision der Karte bestätigt werden.

Die Inversion $E_{(3)}$ wurde bereits von GOLDSCHMIDT (1956) in der Konfiguration $E_{1+2+9+3}/E_{1+2+9+12}$ beschrieben. Die Inversion ist in Israel sehr selten und wurde 1957 erstmalig in Europa gefunden und zwar in der erwähnten liparischen Population (unveröffentlicht). Die Lokalisation erfolgte an Hand der Kombination $E_{1+2+9}/E_{1+2+9+3}$. Nach schriftlicher Rücksprache mit GOLDSCHMIDT ließen sich Differenzen bezüglich der Einzeichnung der Brüche aufklären, so daß die Inversion $E_{(3)}$ (GOLDSCHMIDT) mit der in Lipari gefundenen Inversion als identisch zu betrachten ist.

Die von GOLDSCHMIDT (1956) in Israel sehr häufig gefundene Inversion $E_{(12)}$, die dem Strukturtyp $E_{1+2+9+12}$ angehört, wird von der Autorin mit „Eva“ bei STUMM-ZOLLINGER (1952) identifiziert. Dieselbe Inversion konnte in der liparischen Population in der Kombination $E_{1+2+9+3}/E_{1+2+9+12}$ gesehen werden. Die Deutung von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955), daß „Eva“ ($E_{(12)}$) ein Strukturtyp sei, erwies sich demnach als unrichtig.

O-Chromosom

Inversionen:

 $O_{(1)}$: 82 B/82 C — 86 D/86 E $O_{(13)}$: 93 A/93 B — 99 C $O_{(2)}$: 85 C/85 D — 89 B/89 C $O_{(13)}$: 83 C/84 A — 91 A/91 B $O_{(3)}$: 91 B/91 C — 94 E/95 A $O_{(16)}$: 96 A/96 B — 98 D/99 A $O_{(4)}$: 94 D/94 E — 98 C/98 D $O_{(17)}$: 81 B/81 C — 87 A/87 B $O_{(5)}$: 83 B/83 C — 87 D/87 E $O_{(18)}$: 85 C/85 D — 90 A/90 B $O_{(6)}$: 85 B/85 C — 90 C/90 D $O_{(19)}$: 93 B/93 C — 99 A/99 B

$O_{(7)}$: 77 B/77 C — 85 E/86 A	$O_{(20)}$: 79 B/79 C — 85 C/85 D
$O_{(8)}$: 90 D/91 A — 94 A/94 B	$O_{(21)}$: ungefähr 83 B — 85 E
$O_{(9)}$: 83 C/84 A — 91 B/91 C	$O_{(22)}$: 83 C/84 A — 87 A/87 B
$O_{(12)}$: 87 C/87 D — 90 C/90 D	

Strukturtypen:

O_{St} , O_{3+4} , O_{3+4+1} , O_{3+4+2} , O_{3+4+7} , O_{3+4+8} , $O_{3+4+12+13}$, O_{3+4+16} , O_{3+4+18} ,
 $O_{3+4+2+20}$, O_{3+4+22} , O_{3+4+17} oder O_{2+17} , O_{2+19} , O_5 , O_6 , O_9 , O_{15} , $O_{21}(?)$

Bei der Überprüfung der Inversionen an Hand der neuen Karte erwies sich die von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) angegebene Ableitung des Komplexes O_{3+4} als unrichtig. Bei Auflösung der Kombination O_{3+4}/O_{3+4+8} ergaben sich Differenzen bezüglich der nach KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) theoretisch zu erwartenden Querscheibenfolge. Nach der jetzigen Auffassung übergreifen einander die beiden Inversionen des Komplexes O_{3+4} nur um wenige Querscheiben, was auch GOLDSCHMIDT bestätigte (schriftliche Verständigung). Auch die Ansicht von STUMM-ZOLLINGER stimmt mit dieser Auflösung überein. Einen Beweis für die Richtigkeit der neuen Ableitung liefert die von GOLDSCHMIDT und STUMM-ZOLLINGER beobachtete Synapsis in der kurzen Region 94 E, die auch wir bei der Revision einmal sehen konnten.

Die proximale Bruchstelle der $O_{(8)}$, die dem Strukturtyp O_{3+4+8} angehört, mußte um eine Unterzone verschoben werden, so daß sie nicht mehr mit der proximalen Bruchstelle von $O_{(9)}$ und der distalen von $O_{(9)}$ identisch ist. Die distale Bruchstelle des Strukturtyps O_{15} mußte ebenfalls geändert werden. Somit ist die von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) beschriebene Koinzidenz von 5 Bruchstellen nicht mehr zutreffend.

Die Inversion $O_{(13)}$ des Strukturtyps $O_{3+4+12+13}$ wurde auf Grund der jetzigen Ableitung von O_{3+4} neu analysiert. Die von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) noch nicht angegebene proximale Bruchstelle der Inversion $O_{(16)}$, die in einer vermutlichen Kombination O_{3+4+2}/O_{3+4+16} gesehen wurde, konnte auf dieselbe Weise wie $O_{(13)}$ lokalisiert werden.

Eine neue, relativ große Inversion $I_{(17)}$ wurde von GOLDSCHMIDT (1956) in Israel zusammen mit $O_{(2)}$ gesehen. Sie bezeichnet die Inversion $O_{(17)}$ als sehr ähnlich mit der Inversion $O_{(1)}$. Nach Kontrolle der Bruchstellen an Hand der neuen Karte konnte die Identität der beiden Inversionen ausgeschlossen werden. Wie die Einzeichnung von GOLDSCHMIDT zeigt, fallen die distalen Bruchstellen der Inversionen $O_{(17)}$ und $O_{(22)}$ zusammen. Ob es sich um einen Strukturtyp O_{3+4+17} oder O_{2+17} handelt, ist aus den Angaben von GOLDSCHMIDT (1956) nicht ersichtlich.

$O_{(18)}$ wurde von GOLDSCHMIDT in Kombination mit $O_{(2)}$ gefunden und gehört nach ihrer Meinung dem Strukturtyp O_{3+4+18} an. Die Bruchstellen wurden von GOLDSCHMIDT eingetragen. Es zeigt sich, daß der proximale Bruch von $O_{(18)}$ jeweils mit einer Bruchstelle von $O_{(2)}$ und $O_{(20)}$ koinzidiert.

Aus einer Kreuzung von Männchen einer israelischen Population mit Weibchen des Stammes Küsnacht wurde von GOLDSCHMIDT (1956) der Strukturtyp O_{2+19} analysiert. Die Inversion $O_{(19)}$ ist der Inversion $O_{(13)}$ sehr ähnlich, jedoch nicht mit ihr identisch, da $O_{(13)}$ in einem Strukturtyp $O_{3+4+12+13}$ vorliegt.

Die ebenfalls von GOLDSCHMIDT (1956) beschriebene Inversion $O_{(20)}$, die vermutlich mit $O_{(3)}$, $O_{(4)}$ und $O_{(2)}$ zusammen einen Strukturtyp bildet, wurde von ihr in die neue Karte eingetragen.

$O_{(21)}$ entspricht „Orest“ von STUMM-ZOLLINGER (GOLDSCHMIDT 1956). Wegen der Unsicherheit der Angaben konnten die Bruchstellen dieser Inversion nicht in die neue Karte eingetragen werden. In der Liste der Inversionen sind die von GOLDSCHMIDT (1956) angegebenen Bruchstellen der Inversion mit den entsprechenden Unterzonen der neuen Karte bezeichnet. Welchem Strukturtyp $O_{(21)}$ angehört, ist aus den Angaben von STUMM-ZOLLINGER (1952) nicht ersichtlich.

Die Inversion $O_{(22)}$ (Strukturtyp O_{3+4+22}) wurde von KUNZE-MÜHL, MÜLLER und SPERLICH (1958) in Populationen von Randgebieten der Stadt Wien gefunden. Sie erwies sich als identisch mit einer von GOLDSCHMIDT in Israel gesehenen Inversion, die sie irrtümlich für die sehr ähnliche $O_{(5)}$ gehalten hat. Ihr proximaler Bruch koinzidiert mit dem proximalen von $O_{(15)}$ und $O_{(9)}$, ihr distaler mit dem distalen von $O_{(17)}$.

Für das Auftreten des vermutlichen Strukturtyps O_{2+17} und des in einer Kreuzung mit dem Standardstamm gefundenen Strukturtyps O_{2+19} kann folgende Erklärung gegeben werden. In einem Chromosom mit der Struktur O_{3+4+2} wurde durch ein Chiasma $O_{(2)}$ von $O_{(3+4)}$ getrennt. Hierauf hat $O_{(2)}$ mit $O_{(19)}$ und vermutlich auch mit $O_{(17)}$ neue Strukturtypen gebildet. Der Strukturtyp O_2 scheint geringe Vitalität zu besitzen und daher bald nach seiner Entstehung aus der Population verdrängt zu werden. Wenn die Annahme einer Trennbarkeit von $O_{(2)}$ und $O_{(3+4)}$ zu Recht besteht, so ist es um so erstaunlicher, daß die Trennung von $O_{(1)}$ und $O_{(3+4)}$ noch nie beobachtet wurde, obwohl zwischen dem distalen Ende von $O_{(1)}$ und dem proximalen Ende von $O_{(3)}$ eine viel größere Distanz besteht.

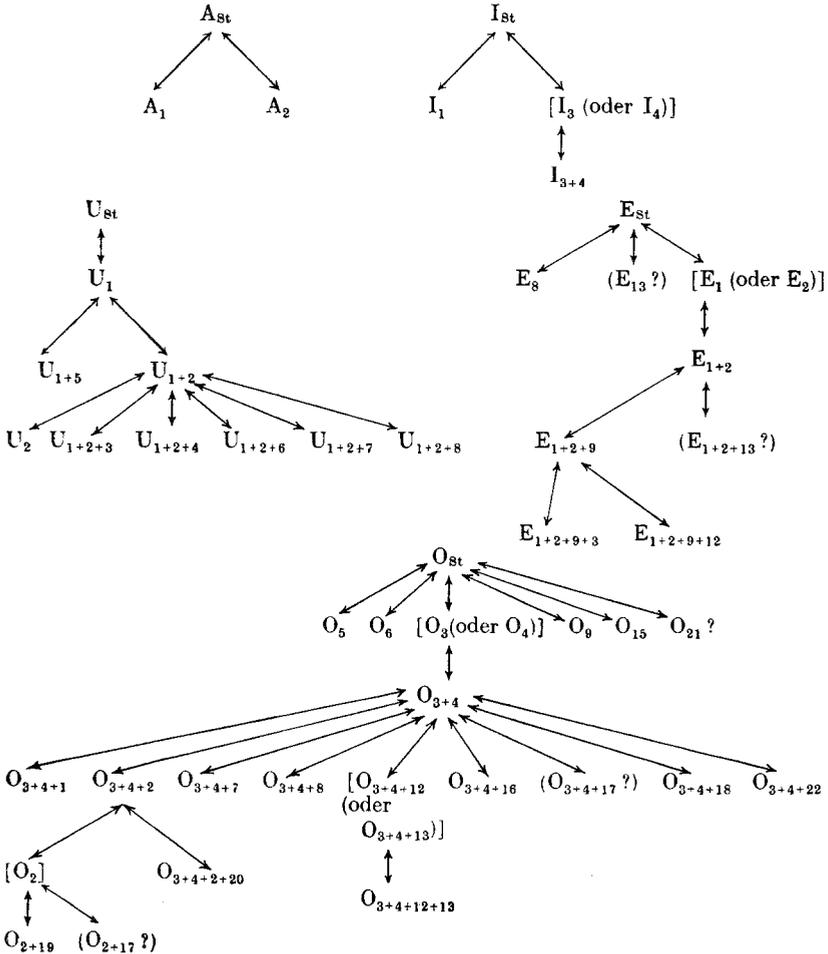
Bei einer Zusammenfassung der Ergebnisse von GOLDSCHMIDT (1956), der eigenen Befunde und der bei der Revision der Strukturtypen und Inversionen nach der neuen Karte durchgeführten Korrekturen ergibt sich nun das folgende Bild.

A-Chromosom: 2 Inversionen und 3 Strukturtypen
 I-Chromosom: 3 Inversionen und 3 Strukturtypen
 U-Chromosom: 8 Inversionen und 10 Strukturtypen
 E-Chromosom: 7 Inversionen und 7 Strukturtypen
 O-Chromosom: 19 Inversionen und 18 Strukturtypen

Die Gesamtzahl der Inversionen wurde also von 25 auf 39, die der Strukturtypen von 30 (+2) auf 41 erhöht.

Ableitungsschema der Strukturtypen

Da sich aus den schon von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) erörterten Überlegungen keinerlei Argumente für die wahre phylogenetische Ableitung der Strukturtypen ergeben, soll im folgenden ein Ableitungsschema aufgestellt werden, in dem sich alle vorhandenen Strukturtypen von der als „Standard“ gewählten Anordnung des strukturell homozygoten Stammes Küsnacht auf dem kürzesten Weg ableiten lassen. Von den bei der Besprechung der Strukturtypen für U_2 und O_{2+19} angeführten Entstehungsmöglichkeiten wurde bei der Darstellung im Schema nur eine Deutungsmöglichkeit berücksichtigt, nämlich die Annahme einer durch crossing-over bedingten Trennung von $U_{(1)}$ und $U_{(2)}$ aus dem Strukturtyp U_{1+2} bzw. von $O_{(3+4)}$ und $O_{(2)}$ aus dem Strukturtyp O_{3+4+2} . Alle theoretisch angenommenen Strukturtypen wurden im Schema in eckige Klammern gesetzt.



Verteilung der Brüche

Zunächst sollen einige Begriffe bezüglich der Koinzidenz von Brüchen klargestellt werden. KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) betrachten Brüche dann als identisch, wenn sie in dieselbe Unterzone der Chromosomenkarte fallen. Im folgenden hingegen sollen nur alle jene Brüche als identisch bezeichnet werden, die zwischen zwei benachbarten Querscheiben liegen, da es nicht möglich ist, innerhalb eines Querscheibenzwischenraumes verschiedene Bruchstellen mit Sicherheit zu unterscheiden.

Es läßt sich aber nach den bereits oben erörterten Überlegungen nicht ohne weiteres aussagen, wie viele von den 78 Brüchen an verschiedenen Stellen liegen und wie viele davon koinzidieren. Von „identischen Bruchstellen“ kann nur dann die Rede sein, wenn die gleichen benachbarten Enden eines Bruches durch einen oder mehrere weitere Brüche betroffen wurden. In Fällen, wo eines dieser beiden Enden öfter als das andere von weiteren Brüchen betroffen wurde, kann man korrekterweise nicht von einer „Bruchstellenkoinzidenz“, sondern nur von „identischen Bruchenden“ sprechen.

Die Analyse der Inversionen an Hand der detailreicheren Karte sowie die Notwendigkeit, jeden Bruch durch zwei Bruchenden zu charakterisieren, führten dazu, daß einige der Angaben von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) über Lage und Koinzidenz von Brüchen geändert werden mußten. Es ergab sich z. B., daß an der von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) angegebenen Stelle des O-Chromosoms (91B der alten Karte, 91B² der neuen Karte) die beschriebene Koinzidenz von 5 Brüchen nicht vorhanden ist. Andererseits aber ergaben sich an 2 anderen Stellen des O-Chromosoms Koinzidenzen von je 3 Brüchen und auch einige neue Zweifachbrüche. Es ist auch ohne statistische Berechnungen aus der Karte ohne weiteres ersichtlich, daß das Phänomen dieser Koinzidenzen kein rein zufälliges Ereignis darstellen kann. Von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) wurden zur Deutung dieses Phänomens einige Hypothesen aufgestellt, die auf Grund der Korrekturen nochmals durchdacht werden mußten.

1. Die Annahme, daß eine einmal gebrochene Stelle leichter von einem weiteren Bruch betroffen wird als eine andere, kann nicht ausgeschlossen werden. Daß es sich im Fall von Inversionskomplexen, die einem Strukturtyp angehören, um mechanisch bedingte Wiederbrüche handeln kann, ist einleuchtend. Allerdings muß hier eine Zusatzhypothese aufgestellt werden, die annimmt, daß ein bestimmtes Bruchende die Tendenz hat, mit irgendeinem anderen Bruchende nur mangelhaft zu verheilen, so daß es sich leichter als andere von seinem Partner trennt. So wurde das Bruchende 58D im E-Chromosom dreimal von einem Wiederbruch betroffen, wobei ihm jedesmal ein anderes Bruchende im Augenblick des Bruches benachbart lag. Im Falle von Bruch-

koinzidenzen von Inversionen, die verschiedenen Strukturtypen angehören, kann man nicht ohne weiteres von Wiederbrüchen sprechen, vor allem dann nicht, wenn alle Strukturtypen von der als Standardanordnung gewählten homozygoten Struktur des Stammes Küsnacht abgeleitet werden. Es lassen sich jedoch für alle Chromosomen phylogenetische Ableitungsschemata so aufstellen, daß die Mehrzahl der in einem Chromosom wiederholt vorkommenden Brüche Wiederbrüche sein können.

2. Die von NOVITSKI (1946) für die Häufung von Inversionen im distalen Teil des 3. Chromosoms von *Drosophila pseudoobscura* aufgestellte Hypothese, daß das Vorhandensein einer Inversion die Entstehung weiterer Inversionen erleichtere, kann in dieser Form für *Drosophila subobscura* nicht angewendet werden (KUNZE-MÜHL und SPERLICH 1955).

3. Man kann annehmen, daß die in natürlichen Populationen vorkommenden Inversionen nur jene sind, die im Laufe der Phylogenie durch ein besonderes Selektionsmoment erhalten blieben. Wenn diese Inversionen Genblöcke umfassen, die vor Austauschvorgängen geschützt werden sollen, wäre kein zwingender Grund für strenge Bruchkoinzidenz vorhanden. Solche wirklich identische Bruchenden oder Bruchstellen wären aber notwendig für die Annahme eines von bestimmten Genloci ausgehenden günstigen Positionseffekts. Daß der Locus an dem Bruchende 58 D des E-Chromosoms wiederholt von Brüchen betroffen wurde, ließe sich z. B. damit erklären, daß dieser Genlocus imstande ist, in Kombination mit verschiedenen anderen Loci eine günstige Wirkung im Sinne eines Positionseffektes hervorzurufen. Dasselbe gilt in besonderem Maß auch für die wiederholt an einem Bruchereignis beteiligten Bruchenden 40 A, 51 D und 62 D. Diese Angaben haben allerdings nur dann uneingeschränkte Gültigkeit, wenn man das oben angeführte Ableitungsschema als Grundlage wählt. Würde man einen anderen Strukturtyp an Stelle der Standardanordnung zum Ausgangspunkt der schematischen Ableitung machen, so wären teilweise andere als die angegebenen Bruchenden von Wiederbrüchen betroffen, wobei aber die jeweilige Anzahl der Koinzidenzen unverändert bliebe. Im Fall von echten Bruchstellenkoinzidenzen liegt kein Grund zur Annahme vor, daß eines der beiden Bruchenden für eine günstige Positionswirkung hauptverantwortlich wäre.

4. Ebenfalls nicht abzulehnen ist die Annahme, daß oft von Brüchen betroffene Stellen Prädilektionsstellen für das Bruchereignis sein könnten. Entsprechend der geänderten Auffassung muß auch bei dieser Hypothese ergänzt werden, daß es sich in einigen Fällen nicht immer um dieselbe Stelle handelt, die wiederholt von Brüchen betroffen wird, sondern nur um ein bestimmtes Bruchende. Wenn es solche „schwache Stellen“ im Chromosomensatz von *Drosophila subobscura* gäbe, so müßten diese auch bei Einwirkung von Röntgenstrahlen leichter brechen

als andere. Um diese Hypothese zu prüfen, wurden strahleninduzierte Brüche analysiert, die Bruchstellen genau lokalisiert und mit den Spontanbrüchen verglichen. Die Ergebnisse wurden statistisch geprüft und sollen in einer anderen Mitteilung (KUNZE-MÜHL und MÜLLER 1958) bekanntgegeben werden.

Zusammenfassung

1. Es wird eine neue, möglichst detailreiche Chromosomenkarte von *Drosophila subobscura* vorgelegt.

2. Die Angaben von KUNZE-MÜHL und SPERLICH (1955) über Inversionen und Strukturtypen mußten auf Grund der neuen Zonierung und einer geänderten Art der Einzeichnung von Brüchen auf der Standardkarte revidiert werden.

3. Es wird ein berichtigtes und vervollständigtes Verzeichnis aller bisher in Europa und Israel festgestellten natürlichen Inversionen und Strukturtypen gegeben. Die Gesamtzahl der Inversionen erhöhte sich auf 39, die der Strukturtypen auf 41.

4. Ein phylogenetisches Ableitungsschema wird vorgelegt, in dem alle Strukturtypen von der strukturell homozygoten Anordnung des Stammes Küsnacht abgeleitet werden.

5. Das Phänomen der Bruchkoinzidenzen wird auf Grund neuer Überlegungen erörtert und seine hypothetischen Deutungsmöglichkeiten diskutiert.

Wir danken Herrn Prof. F. MAINX für die Anregung zu dieser Arbeit und seine Unterstützung bei deren Durchführung. Besonderen Dank wollen wir Frau Prof. E. GOLDSCHMIDT für ihre wertvolle Hilfe bei der Lokalisation von Inversionen aussprechen.

Literatur

- GOLDSCHMIDT, E.: Chromosomal polymorphism in a population of *Drosophila subobscura* from Israel. *J. Genet.* **54**, 474—496 (1956).
- KUNZE-MÜHL, E., u. E. MÜLLER: Untersuchungen über die Verteilung spontaner und strahleninduzierter Chromosomenbrüche bei *Drosophila subobscura* COLL. (In Vorbereitung zum Druck.)
- u. D. SPERLICH: Qualitative, quantitative und jahreszeitliche Untersuchungen über den chromosomalen Polymorphismus natürlicher Populationen von *Drosophila subobscura* COLL. in der Umgebung von Wien. *Z. Vererb.-Lehre* **89**, 636—646. (1958).
- , u. D. SPERLICH: Inversionen und chromosomale Strukturtypen bei *Drosophila subobscura* COLL. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **87**, 65—84 (1955).
- MAINX, F., TH. KOSKE u. E. SMITAL: Untersuchungen über die chromosomale Struktur europäischer Vertreter der *Drosophila obscura*-Gruppe. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **85**, 354—372 (1953).
- NOVITSKI, E.: Chromosome variation in *Drosophila athabasca*. *Genetics* **31**, 508 bis 524 (1946).
- STUMM-ZOLLINGER, E.: Vergleichende Untersuchung über die Inversionshäufigkeit bei *Drosophila subobscura* in Populationen der Schweiz und Südwesteuropas. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **85**, 382—407 (1952).

Dr. ELFRIEDE KUNZE-MÜHL, Institut für Allgemeine Biologie
Wien IX, Schwarzspanierstraße 17



E. KUNZ-MATH. u. E. M. LARL, Chromosomale Struktur und mittlere Strukturtypen von *Drosophila subobscura*

Chromosomenkarten
 VON
Drosophila subobscura COLL.

