

MORPHOLOGISCHE VARIABILITÄT DER CHROMOSOMALEN FUNKTIONSSTRUKTUREN IN DEN SPERMATOCYTENKERNEN VON DROSOPHILA-ARTEN

OSWALD HESS*

Max-Planck-Institut für Biologie, Abteilung Beermann, Tübingen

Eingegangen am 9. Februar 1967

Abstract. In the genus *Drosophila* the nuclei of primary spermatocytes contain special chromosomal functional structures which are organized as the pairs of lateral loops in lampbrush chromosomes. In each species the loops have their own species specific morphology. The morphological variability of the spermatocyte structures in 54 *Drosophila* species is described. Although the nuclei of spermatids are synthetically inactive, the cells are able to synthesize proteins which are essential for the differentiation of sperm. Therefore, special mechanisms are necessary for the preformation, stabilization, and programmed packaging of gene products during the spermatocyte stage. This may be the function of the spermatocyte loops (Zusammenfassung see p. 442).

I. Einleitung

In der Gattung *Drosophila* treten in den Zellkernen von Spermatocyten spezielle Strukturen auf, die bisher in sonst keinem anderen Zelltyp und auch in keinem anderen Stadium der männlichen Keimbahnzellen gefunden worden sind. Für die beiden Arten *D. melanogaster* und *D. hydei* konnte gezeigt werden, daß es sich dabei um reversible Differenzierungen der Chromosomenstruktur handelt, die im Zusammenhang mit lokalen Genaktivierungen entwickelt werden und im Prinzip wie die seitlichen Schleifen von Lampenbürstenchromosomen organisiert sind. In beiden Arten werden die Schleifenstrukturen in den Spermatocytenkernen von spezifischen Bildungsorten im Y-Chromosom entwickelt (MEYER, HESS und BEERMANN, 1961; MEYER, 1963; HESS und MEYER, 1963a; MEYER und HESS, 1965; HESS, 1965b, 1966a; Zusammenfassung aller bisherigen Befunde: HESS und MEYER, im Druck).

Auch bei anderen Arten der Gattung *Drosophila* werden in den Spermatocytenkernen im Prinzip ähnliche Strukturen gefunden (siehe MEYER, 1963; HESS und MEYER, 1963b). Der morphologische Aspekt dieser Strukturen wechselt stark von Art zu Art, ist aber innerhalb einer Art konstant. Die Spermatocytenkerne jeder *Drosophila*-Art haben deshalb ein artcharakteristisches Aussehen, das häufig so spezifisch ausgeprägt ist, daß es als Kriterium für die taxonomische Bestimmung

* Herrn Prof. Dr. W. E. ANKEL, meinem verehrten Lehrer, zum 70. Geburtstag gewidmet.

verwendet werden kann. Bisher sind 54 Arten überprüft worden. Bei allen sind spezielle Spermatozytenstrukturen gefunden worden. Eine vergleichende Übersicht der morphologischen Variabilität der Spermatozytenstrukturen von allen bisher überprüften Arten der Gattung *Drosophila* soll in dieser Arbeit mitgeteilt werden.

II. Material und Methode

Die Beobachtung der Spermatozytenstrukturen erfolgte wie früher beschrieben (HESS und MEYER, 1963a) an überlebendem Material in *Drosophila*-Ringer mit Phasenkontrastoptik.

Der größte Teil des Beobachtungsmaterials stammt aus der Kollektion der Genetics Foundation an der Universität von Texas in Austin und wurde während eines Besuchs am dortigen Institut untersucht. Eine kleinere Anzahl Arten stammt aus verschiedenen Instituten der USA und wird seit längerer Zeit am Max-Planck-Institut für Biologie in Tübingen gezüchtet.

Die Einteilung der geprüften Arten in Untergattungen und Artengruppen erfolgte nach PATTERSON und STONE (1952).

III. Ergebnisse

Subgenus: Hirtodrosophila

D. duncani. Vergleichsweise sehr kleine Spermatozytenkerne, einige Ansammlungen von Granula, Massen eines homogenen Materials, dessen Struktur im Lichtmikroskop nicht erkannt werden kann.

Subgenus: Pholadoris

D. victoria. Spermatozytenkerne klein und rundlich, ein Feld aus Material, das im Phasenkontrast homogen grau erscheint, sowie mit einigen Ansammlungen von Granula, die gelegentlich auch in zwei Reihen geordnet erscheinen, so daß der Eindruck einer Doppelschleife entsteht (Abb. 1).

Subgenus: Dorsilophora

D. busckii. Ein Feld aus homogenem diffusem Material; Ansammlungen von Granula; zahlreiche Kugeln aus einem Nukleolus-artigen Material, die über den ganzen Kernraum verteilt sind.

Subgenus: Sophophora

Artengruppe: willistoni

D. paulistorum. Homogenes, diffuses Material, ein großes Feld von Grana.

D. willistoni. Spermatozytenkerne enthalten ein Feld aus homogenem, diffusem Material, das aus Tubulibändern aufgebaut wird, wie die Analyse im Elektronenmikroskop ergeben hat (MEYER, 1963), außerdem einige kugelige Klumpen aus einem Nukleolus-ähnlichen Material.

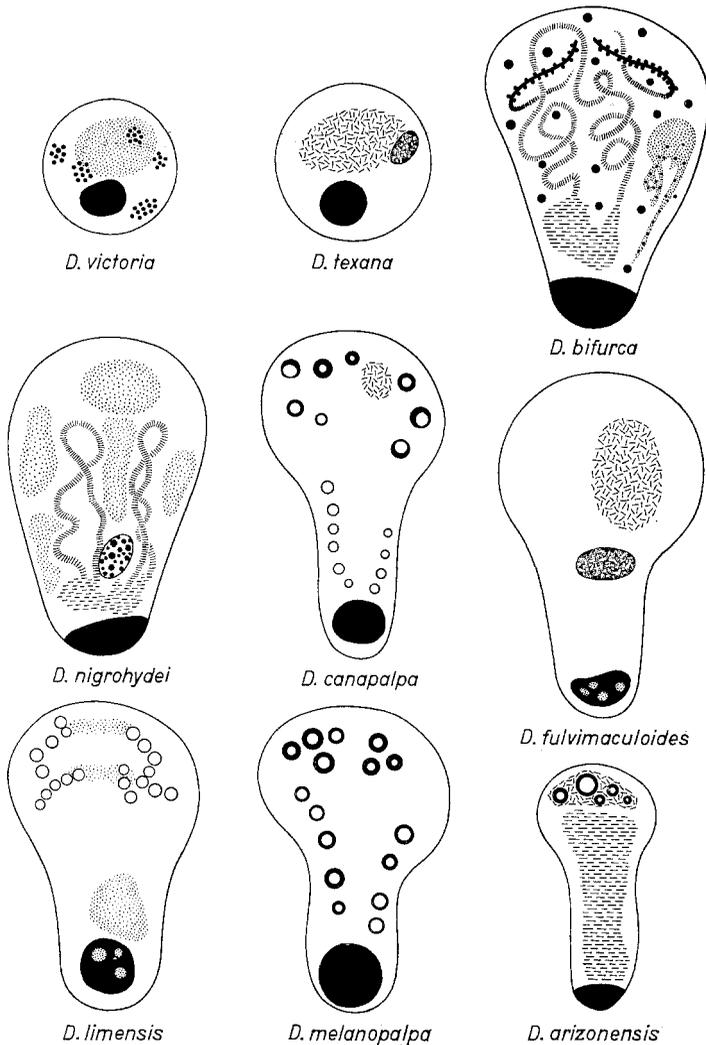


Abb. 1. Schematische Darstellung der chromosomalen Funktionsstrukturen in den Kernen primärer Spermatozyten von verschiedenen *Drosophila*-Arten. Weitere Erklärungen im Text

Artengruppe: *melanogaster*

D. ananassae. Die Spermatozytenkerne sind klein und rund. Sie enthalten einen kugeligen Nukleolus, der nicht an der Kernmembran anliegt. Auf einer Seite des Nukleolus liegt etwas fein retikuläres Material.

D. melanogaster. Der Raum des Spermatozytenkerns ist von Bändern erfüllt, die aus Tubuli aufgebaut werden, außerdem findet man Klumpen

von retikulärem Material und einige Granula-Ansammlungen (s. MEYER, HESS und BEERMANN, 1961).

D. simulans. Die Spermatozytenkerne enthalten ein Feld aus Tubulibändern, ein Paar dünner, kurzer und kompakter Fäden, sowie einige Anhäufungen von Granula. Der Nukleolus wird von einer Hohlkugel umgeben, die aus einem dichten Netzwerk von stark osmiophilem Material aufgebaut ist (MEYER, 1963; Abb. 2).



Abb. 2. Spermatozytenkerne von *D. simulans*. *F* Fäden, *G* Ansammlung von Granula, *N + R* Nukleolus, von einer Hohlkugel umgeben, *T* Tubulibänder. Phasenkontrastaufnahme von lebenden Kernen, ca. 1200 ×

Artengruppe: *obscura*

D. azteca. Die Spermatozytenkerne sind recht klein, sie enthalten ein kleines Feld aus homogenem diffusem Material und kleine Granula, die häufig zu zwei Gruppen vereinigt sind.

D. athabasca. Die kleinen Spermatozytenkerne enthalten ein sehr kleines Feld aus homogenem Material und zahlreiche sehr kleine Granula, deren Durchmesser an der Grenze der lichtoptischen Auflösung liegt.

D. miranda. Kerne enthalten ein kleines homogenes Feld und einige Granula-Häufchen.

D. persimilis. Kerne enthalten ein Feld aus diffusem Material, das, wie man im Elektronenmikroskop erkennt, aus granuliertem Material

aufgebaut wird; außerdem Gruppen von Granula, die aus Nukleolus-ähnlichem Material aufgebaut werden.

D. pseudoobscura. Die Spermatocytenkerne enthalten zahlreiche Kugeln aus einem Nukleolus-artigen Material und viel diffus erscheinendes Material, das teils aus Tubuli, teils aus sehr kleinen Granula aufgebaut wird.

D. affinis. Die Spermatocytenkerne enthalten einen relativ großen Nukleolus und ein Feld aus granuliertem Material.

Subgenus: Drosophila

Artengruppe: virilis

D. montana. Die Spermatocytenkerne sind mittelgroß, kugelförmig, ihr Nukleolus berührt nur in einem kleinen Bereich die Kernmembran. Im Kernraum findet man ein großes Feld aus einem im Phasenkontrast hellgrau erscheinenden Material. Es läßt keine Untergliederung erkennen und füllt fast den gesamten freien Kernraum aus.

D. borealis. Die Spermatocytenkerne sind relativ groß und kugelförmig. Der Nukleolus ist ebenfalls kugelförmig, berührt die Kernmembran nicht und enthält exzentrisch einige Vakuolen. Im Kernraum erkennt man stark lichtbrechende Grana, die in eine Grundmatrix aus feingranuliertem Material eingebettet sind. Gelegentlich entsteht der Eindruck, daß die Matrix die Form einer Schleife hat.

D. americana. Die großen, kugelförmigen Spermatocytenkerne enthalten einen blasig-hohlen Nukleolus und ein großes Feld aus homogenem Material, das im Phasenkontrast hellgrau erscheint.

D. virilis. Die Spermatocytenkerne enthalten ausgedehnte Granafelder und viel diffuses Material, das anscheinend aus Tubuli-Bändern gebildet wird.

D. novamexicana. Die großen runden Spermatocytenkerne enthalten ein etwa die Hälfte des Kernraumes erfüllendes Feld aus einem grob retikulären Material.

D. texana. Die Spermatocytenkerne sind groß und kugelförmig. Der Nukleolus ist rund und liegt exzentrisch im Kernraum, berührt aber die Kernmembran nicht. Über dem Nukleolus liegt ein Feld aus retikulärem Material, das im Phasenkontrast dunkelgrau erscheint. Außerdem findet man einen Körper aus schwammiger Grundstruktur (Pseudonukleolus) (Abb. 1).

Artengruppe: funebris

D. funebris. Die Spermatocytenkerne enthalten große Kugeln aus einem Nukleolus-artigen Material und ein homogen diffuses Feld.

Artengruppe: *repleta* — Untergruppe: *hydei*

D. bifurca. Die Spermatozytenkerne sind groß und birnförmig. Der halbkugelige Nukleolus ist fest mit der Kernmembran verschmolzen. Im Kernraum findet man ein Paar Fäden mit jeweils kompakten und diffusen Abschnitten, ein Paar vollkommen diffuse Fäden, die aus einem Feld

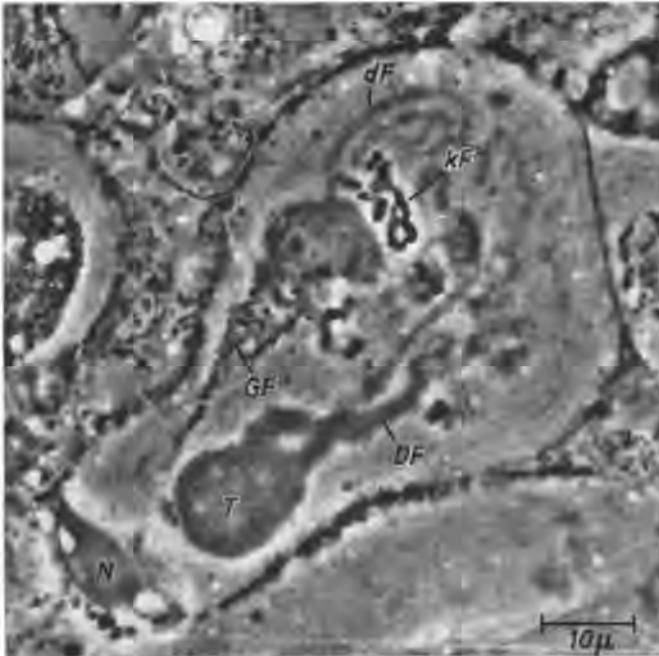


Abb. 3. Spermatozytenkern von *D. bifurca*. *DF* Paar diffuser Fäden, *dF*, *kF* diffuse und kompakte Abschnitte eines zweiten Fadenpaares, *GF* granuliertes Fadenpaar, *N* Nukleolus, *T* Körper aus tubulärem Material. Phasenkontrastaufnahme eines lebenden Kerns, ca. 1200 ×

von tubulärem Material entspringen, ein drittes Paar diffuser Fäden, an das viele Granula angelagert sind, sowie viele große und stark lichtbrechende Grana, die über den ganzen Kernraum verteilt sind (vgl. HESS und MEYER, 1963 b; s. Abb. 1, 3).

D. eohydei. Spermatozytenkerne birnförmig, Nukleolus mit der Kernmembran verschmolzen. Im Kern sieht man eine umfangreiche, aber dünne Platte aus tubulärem Material, einen Körper mit schwammiger Grundstruktur (sog. Pseudonukleolus) und ein Paar von keulenförmigen Körpern mit einer Matrix aus retikulärem Material, in das zahlreiche Hohlgrana verschiedener Größe eingelagert sind (HESS und MEYER, 1963 b).

D. hydei. Ein Paar Fäden mit kompakten und diffusen Abschnitten, ein Pseudonukleolus mit zwei kompakten Fortsätzen, ein Paar Keulen, Tubulibänder, die wahrscheinlich von zwei Doppelschleifen gebildet werden, und diffuses Material, das von zwei Doppelschleifen verschiedener Länge gebildet wird (vgl. die im Abschnitt „Einleitung“ zitierte Literatur).

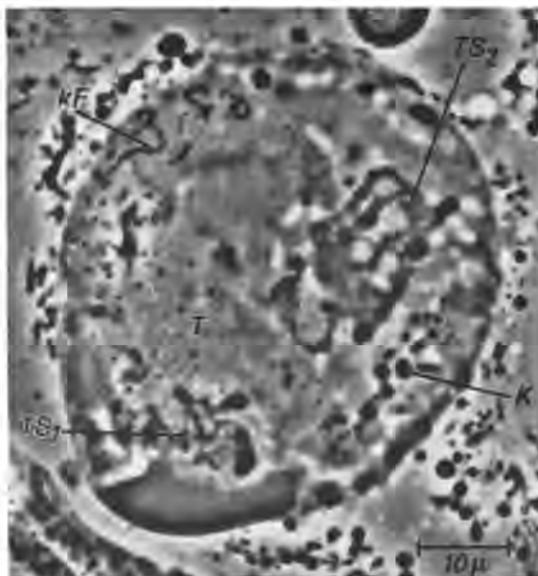


Abb. 4. Spermatozytenkern von *D. neohydei*. *KF* kompakte Fäden, *K* Keulen, *T* tubuläres Material, *TS*₁, *TS*₂ zwei Knäuel aus Tubulibändern. Phasenkontrastaufnahme eines lebenden Kerns, ca. 1200 ×

D. neohydei. Ein Paar Fäden mit kompakten und diffusen Abschnitten, ein Paar auffallend lange Keulen, ein Paar Knäuel aus Tubulibändern, ein rundes diffuses Feld aus tubulärem Material, sowie über den ganzen Kernraum verteilte große Grana (vgl. HESS und MEYER, 1963 a; s. Abb. 4).

D. nigrohedei. Eine Doppelschlinge aus diffusen Fäden, ein kleines Feld aus tubulärem Material in der Nähe des Nukleolus, mehrere Anhäufungen von Grana unterschiedlicher Größe, sowie einige kleinere Felder aus homogen erscheinendem Material (Abb. 1, 5a).

Artengruppe: *repleta* — Untergruppe: *melanopalpa*

D. canapalpa. Der große Spermatozytenkern hat die Form eines umgedrehten Rundkolbens und enthält zahlreiche große Hohlkugeln sowie einen Körper aus grob retikulärem Material (Abb. 1).

D. fulvamacula. Der birnförmige Spermatocytenkern hat meist in der Mitte eine scharfe Einschnürung. Er enthält über dem Nukleolus ein Feld aus homogenem Material, von dem gelegentlich bandförmige Fortsätze in die obere Hälfte des Kernraums ragen. In das Feld eingebettet ist ein paariger Pseudonukleolus-Körper und ein klumpenförmiges Gebilde aus grob retikulärem Material (Abb. 5b).

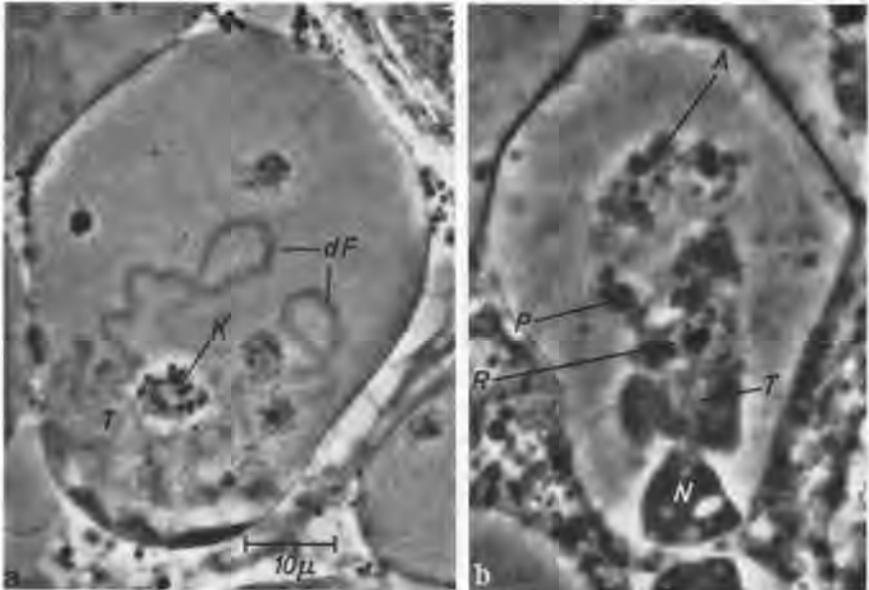


Abb. 5. Spermatocytenkerne von a *D. nigrohydei*. und b *D. fulvamacula*. A autosomale Schleifen, dF diffuse Fäden, K Keulen, N Nukleolus, P Pseudonukleolus, R retikuläres Material, T tubuläres Material. Phasenkontrastaufnahmen von lebenden Kernen, ca. 1200 ×

D. fulvamaculoides. Der birnförmige Spermatocytenkern ist in seiner Mitte eingeschnürt. Der Nukleolus ist vakuolisiert. In der Nähe der Einschnürung liegt ein großer Pseudonukleolus-Körper, darüber, in der größeren Hälfte des Kernraums, ein großes Feld aus grob retikulärem Material (Abb. 1).

D. flavorepleta. Der große, birnförmige Spermatocytenkern enthält ein großes Feld aus homogenem Material, das im Phasenkontrast hellgrau erscheint und einige Körper aus dichterem, teils retikulärem, teils granulärem Material einschließt.

D. limensis. Der birnförmige Spermatocytenkern enthält am Nukleolus ein dreieckiges Feld aus homogenem Material und in dem Kernraum, der dem Nukleolus gegenüber liegt, eine größere Anzahl von Hohlgrana, die oft in Reihen angeordnet sind (Abb. 1).

D. melanopalpa. Die sehr großen Spermatocytenkerne sind langgestreckt und in der Mitte eingeschnürt. Der große, kugelige Nukleolus liegt immer in der schmalen Kernhälfte. Viele sehr große Hohlgrana sind über den ganzen Kernraum verteilt, finden sich aber in der dem Nukleolus gegenüberliegenden breiteren Kernhälfte häufiger. Sie sind außerdem in Reihen angeordnet und können gelegentlich ein kleineres Granulum enthalten (Abb. 1).

D. repleta. Die Spermatocytenkerne haben die Form einer asymmetrischen Hantel. Der Kernraum ist von einem großen Feld aus homogenem Material erfüllt, in das in der Nähe des Nukleolus ein kleines Areal aus tubulärem Material eingebettet ist. In der dickeren Kernhälfte gegenüber dem Nukleolus findet man stets eine Anzahl von großen, kompakten kugeligen Körpern (vgl. MEYER, 1963).

Artengruppe: *repleta* — Untergruppe: *mulleri*

D. anceps. Der relative kleine, hantelförmige Spermatocytenkern enthält einen kleinen, kugeligen Nukleolus und einen großen Pseudonukleoluskörper mit mehreren Fortsätzen.

D. arizonensis. Der Spermatocytenkern ist klein und hantelförmig. Er enthält ein großes Feld aus homogenem Material, das fast den ganzen Kernraum ausfüllt und im Phasenkontrast einheitlich dunkelgrau erscheint. Im verbreiterten Kernraum gegenüber dem Nukleolus liegt eine Gruppe von Hohlkugeln, wobei eine besonders große zentrale Kugel von mehreren seitlichen kleineren umgeben wird. Die Kugeln sind in eine Matrix aus retikulärem Material eingebettet (Abb. 1).

D. hamatofila. Die Spermatocytenkerne sind von mittlerer Größe und enthalten einen schmal-sichelförmigen Nukleolus, der an der Kernmembran anliegt. Die Funktionsstrukturen bestehen aus einem kleinen Feld von homogenem Material, in das mehrere rundliche Körper mit einer granulierten Matrix eingebettet sind.

D. hoeckeri. Die kleinen Spermatocytenkerne enthalten ein großes Feld aus homogenem Material, in das zwei Knäuel von kompakten Fäden und einige keulenförmige Körper mit retikulärer Matrix und vielen Granula eingebettet sind.

D. longicornis. Die kleinen Spermatocytenkerne sind birnförmig und haben etwa in der Mitte eine einseitige Einschnürung. Die Kerne enthalten ein homogenes Feld, das im Phasenkontrast hellgrau erscheint und fast den gesamten freien Kernraum erfüllt. An der dem Nukleolus abgewandten Seite befindet sich ein langgestreckter, dreieckiger Körper mit einer retikulären Matrix, in die zahlreiche Granula verschiedenen Durchmessers eingebettet sind (Abb. 6).

D. mojavensis. Die kleinen, hantelförmigen Spermatocytenkerne sind von lockeren Knäueln aus Bändern eines diffusen Materials erfüllt und

enthalten außerdem im Kernraum gegenüber dem Nukleolus einen großen ovalen Körper, in dessen Matrix aus grob-filamentärem, stark lichtbrechendem Material zahlreiche Granula eingebettet sind.

D. peninsularis. Die mittelgroßen, bohnenförmigen Spermatocytenkerne enthalten außer einem auffallend kleinen Nukleolus einige Schlingen aus grob retikulärem und granulärem Material.

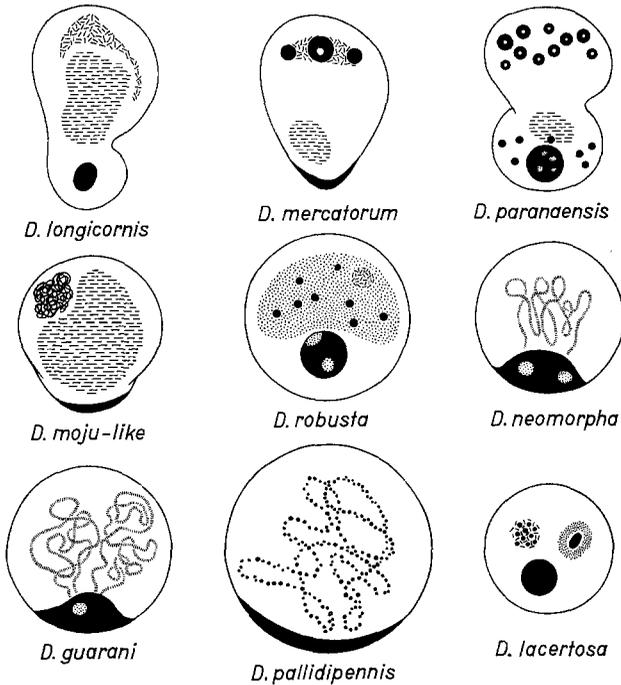


Abb. 6. Schematische Darstellung von chromosomalen Funktionsstrukturen in den Kernen primärer Spermatocyten von verschiedenen *Drosophila*-Arten. Weitere Erklärungen im Text

D. buzzatii. Die Spermatocytenkerne sind hantelförmig mit einer tiefen Einschnürung, durch die der Kernraum in zwei gleichgroße Hälften unterteilt wird. Der Nukleolus hat oft die Form einer schmalen Sichel, die mit der Kernmembran verschmolzen ist. Die Kerne enthalten granuläres Material, das in Form verschlungener Schleifen angeordnet ist.

Artengruppe: *repleta* — Untergruppe: *mercatorum*

D. mercatorum. Die Spermatocytenkerne sind klein, der Nukleolus schmal sichelförmig. Im Kern findet man ein kleines Feld aus homogen erscheinendem Material in der Nähe des Nukleolus und gegenüber eine regelmäßige Gruppe aus drei großen Grana, von denen die mittlere größer

als die beiden seitlichen ist. Die vakuolisierten Grana bestehen aus einem dichten, stark lichtbrechenden Material und sind von einer Matrix aus grob granuliertem Material umgeben (Abb. 6).

D. paranaensis. Die hantelförmigen Spermatocytenkerne besitzen einen relativ großen und vakuolisierten Nukleolus. In der Nähe des Nukleolus findet man ein kleines Feld aus homogenem Material und eine Anzahl von Grana. Der mittlere Kernraum ist leer. Gegenüber dem Nukleolus sieht man etwa 10 große Hohlgrana mit dicker Wand aus einem Material, das im Phasenkontrast dunkelgrau erscheint (Abb. 6).

D. pararepleta. Die Spermatocytenkerne sind hantelförmig mit tiefer Einschnürung. Sie enthalten einen großen, vakuolisierten Nukleolus und in der Mitte des Kerns, in Höhe der Einschnürung, ein ovales Feld aus homogenem Material und eine Anzahl Grana. Im Raum gegenüber dem Nukleolus ist eine Gruppe von drei sehr großen Grana von einer grob-retikulären Matrix umgeben.

Artengruppe: *repleta* — Unklassifiziert

D. moju-like. Die kugeligen, mittelgroßen Spermatocytenkerne haben auf einer Seite eine pollappenförmige Ausstülpung, in der der sichelförmige Nukleolus der Kernmembran anliegt. Ein großes Feld aus homogen erscheinendem Material erfüllt nahezu den gesamten Kernraum. Seitlich davon liegt ein großer Knäuel aus kompakten Fäden (Abb. 6).

Artengruppe: *robusta*

D. robusta. Die Spermatocytenkerne sind relativ groß und kugelförmig. Sie besitzen acentratisch einen stark vakuolisierten Nukleolus und ein großes Feld aus homogenem Material, in das gleichmäßig verteilt eine Anzahl von Grana sowie ein kleinerer Körper aus grob retikulärem Material eingebettet sind (Abb. 6).

Artengruppe: *cardini*

D. cardini. Die Spermatocytenkerne sind mittelgroß und kugelförmig. Der Kernraum ist ziemlich gleichmäßig von einem im Phasenkontrast homogen grau erscheinenden Material erfüllt.

D. durni. Die Spermatocytenkerne sind vergleichsweise klein. Sie enthalten ein kleines, halbmondförmiges Feld aus homogenem, dunklen Material, das häufig erst nach Quellung in einem leicht hypotonischen Salzmedium sichtbar wird.

D. neomorpha. Die mittelgroßen, kugelförmigen Spermatocytenkerne besitzen einen relativ großen, stark vakuolisierten Nukleolus, der mit der Kernmembran verschmolzen ist. Im Raum über dem Nukleolus kann man ein Gewirr dünner diffuser Fäden erkennen (Abb. 6).

Artengruppe: guarani

D. guarani. Die Spermatocytenkerne sind mittelgroß und kugelförmig. Vom membranständigen Nukleolus entspringt eine Zwillings Schleife aus dünnen diffusen Fäden (Abb. 6).

Artengruppe: pallidipennis

D. pallidipennis. Die großen, kugelförmigen Spermatocytenkerne besitzen einen schmalen, sichelförmigen Nukleolus, von dem mehrere verschlungene Schleifen aus dünnem granuliertem Material ausgehen (Abb. 6).

Artengruppe: caloptera

D. ornatipennis. Die Spermatocytenkerne sind verhältnismäßig sehr klein, enthalten einen schmalen, sichelförmigen, der Kernmembran anliegenden Nukleolus und in dessen Nähe ein kleines Feld aus diffusum Material und von unregelmäßiger Form.

Artengruppe: rubrifrons

D. parachrogaster. Die Spermatocytenkerne sind klein und rundlich. Sie enthalten granuläres Material, dessen Organisation und Zusammensetzung im Lichtmikroskop nicht näher identifiziert werden kann.

Nicht klassifiziert

D. lacertosa. Die kleinen, rundlichen Spermatocytenkerne besitzen einen für ihre Größe auffallend großen, kugeligen Nukleolus, der die Kernmembran nicht berührt, aber immer exzentrisch im Kernraum liegt. Außerdem findet man mehrere rundliche Körper mit teils granulärer, teils retikulärer Grundstruktur. Einem dieser Körper sind außerdem zahlreiche Granula eingelagert (Abb. 6).

IV. Diskussion

Die hier vorgelegte Übersicht zeigt, daß in allen bisher nachgeprüften Arten der Gattung *Drosophila* in den Kernen der primären Spermatocyten während der Wachstumsphase besondere Strukturen ausgebildet werden. Sie können im Prinzip als „chromosomale Funktionsstrukturen“ vom Typ der lateralen Schleifenpaare bei Lampenbürstenschromosomen angesprochen werden. Ähnliche Strukturen sind in letzter Zeit immer häufiger nicht nur in Oocytenkernen verschiedener Organismen (CALLAN, 1957, 1963; TELFER, 1965; KUNZ, 1966, 1967; im Druck), sondern auch in Spermatocytenkernen, vor allem von Insekten, aber auch von anderen Tierarten gefunden worden (RIS, 1955; NEBEL und COULON, 1962; LEWIS und SCUDDER, 1958; HENDERSON, 1961). In der meiotischen Phase scheinen demnach allgemein die Chromosomen häufig ein Lampen-

bürstenstadium zu durchlaufen. Soweit bereits analysiert, erfolgt die Bildung von Lampenbürstenschleifen in einer Phase besonders starker synthetischer Aktivität des genetischen Materials (GALL und CALLAN, 1962; IZAWA, ALLFREY und MIRSKY, 1963 a, b; DAVIDSON, ALLFREY und MIRSKY, 1964; DAVIDSON, CRIPPA, KRAMER und MIRSKY, 1966; MEYER und HESS, 1965). Die Bildung spezieller Strukturen gerade in diesem Stadium könnte damit zusammenhängen, daß dem Lampenbürstenstadium regelmäßig eine Phase völliger oder fast völliger genetischer Inaktivität folgt, nämlich während der frühen Embryonalentwicklung (BROWN und LITTE, 1964 a, b, 1966 a, b; GURDON und BROWN, 1965; GROSS und COUSINEAU, 1964; GROSS, MALKIN und MOYER, 1964; GROSS, MALKIN und HUBBARD, 1965; DAVIDSON, HASLETT, FINNEY, ALLFREY und MIRSKY, 1965), bzw. während der Spermiogenese (u. a. HENDERSON, 1964; MONESI, 1964, 1965; BERLOWITZ, 1965; OLIVIERI und OLIVIERI, 1965). Andererseits werden aber gerade während der frühen Entwicklungsschritte und während der Differenzierung der Spermatiden wichtige Proteine neusynthetisiert. Im vorausgehenden Stadium müssen deshalb Genprodukte nicht nur vorgebildet und stabilisiert, sondern auch für die spätere Verwendung — und zwar für eine geregelte Verwendung — *sinnvoll programmiert* gestapelt werden. Es erscheint als möglich, daß die Lampenbürstenschleifen ein Apparat sind, mit dem in der Zelle diese spezielle Aufgabe gelöst werden kann (vgl. die Diskussion zu diesem Problem bei BEERMANN, 1965, 1966; HESS, 1966 b).

Untersuchungen über die tatsächliche physiologische Funktion der Spermatocytenstrukturen liegen bis jetzt nur von *D. melanogaster* und *D. hydei* vor. Bei beiden Arten sind die Schleifen des Y-Chromosoms an den Differenzierungsprozessen in der Spermiogenese beteiligt (HESS, im Druck; HESS und MEYER, im Druck). Ob das für die anderen, hier verglichenen Arten der Gattung *Drosophila* in gleicher Weise gilt, mußte in jedem Einzelfall nachgeprüft werden. Das gleiche gilt auch für die Frage, ob die Strukturen in allen Fällen von Bildungsorten auf dem Y-Chromosom gebildet werden.

Ein weiteres Problem ist die Determination der artspezifischen Form der Schleifenstrukturen. Experimente zu dieser Frage sind bis jetzt nur bei *D. hydei* und *D. neohydei* unternommen worden (HESS und MEYER, 1963 a). Danach sind die determinierenden Faktoren auf dem Y-Chromosom selbst, und zwar in nächster Nähe oder sogar in den Schleifenbildungsorten lokalisiert. Durch Untersuchungen von Mutanten, die bei *D. hydei* die Form einzelner Schleifen verändern, wurde dies bestätigt (HESS, 1965 a, 1966 a).

Beim Vergleich der Spermatocytenstrukturen fällt auf, daß sie bei nahe verwandten Arten morphologisch sehr verschieden sein können, z. B. bei *D. melanogaster* und *D. simulans*. Andererseits zeigt sich z. B. in

der Verwandtschaft von *D. hydei*, daß bestimmte Typen von (homologen?) Schleifen bei mehreren Arten zu finden sind, daß sich also die Verwandtschaft auch in der Morphologie der Spermatocytschleifen widerspiegelt. Die möglicherweise homologen Schleifen sind jeweils in artspezifischer Weise etwas abgewandelt. Das könnte darauf beruhen, daß die am Aufbau der Schleifen beteiligten Proteine jeweils artspezifisch etwas verschieden sind. Auch die topografische Verteilung der verschiedenen Schleifentypen ist bei jeder Art wieder etwas anders. Diese Beobachtung kann am einfachsten durch die Annahme erklärt werden, daß sich die Sequenz der Schleifenbildungsorte und ihre Lokalisation durch Chromosomenumlagerungen während der Evolution geändert haben. Das ist allerdings noch nicht mit Daten zu belegen, weil derzeit nur die Loci der Schleifenbildungsorte einer Art, nämlich von *D. hydei*, bekannt sind (HESS, 1965 b).

Ein Artenvergleich ergibt weiterhin, daß Anzahl und Größe der jeweiligen Spermatocytenstrukturen anscheinend nicht mit der mitotischen Größe des Y-Chromosoms zusammenhängen. Das bedeutet, daß offenbar häufig größere Abschnitte eines Y-Chromosoms nicht an der Bildung von Funktionsstrukturen im Spermatocytenstadium beteiligt sind. Bei *D. hydei* z. B. wurde errechnet, daß auf die einzelnen (vielleicht 7) Bildungsorte der bei dieser Art besonders großen Y-Schleifen nur $\frac{1}{250}$ bis höchstens $\frac{1}{50}$ der DNS des Y-Chromosoms entfällt. Hingegen scheint aber sehr wohl eine quantitative Beziehung zwischen Anzahl und Größe der Schleifen und dem Längenwachstum der Spermien zu bestehen. Die Spermienlänge ist nämlich in der Gattung *Drosophila* sehr unterschiedlich; der Maximalwert wird mit durchschnittlich 6,5 mm (!) Länge von den Spermien von *D. hydei* erreicht, also der Art, die auch die meisten und größten bisher gefundenen Spermatocytenstrukturen hat. Es ist in diesem Zusammenhang außerdem von Bedeutung, daß von Männchen, die zwei Y-Chromosomen besitzen, Spermien gebildet werden, die doppelt so lang sind wie die von normalen Männchen. Diese auffallenden quantitativen Beziehungen können als eine wichtige Unterstützung der eingangs diskutierten Hypothese gewertet werden, daß die Schleifen bei der Ansammlung und Programmierung von vorgefertigten Genprodukten für spätere Differenzierungsprozesse beteiligt sind. So erscheint es nicht ausgeschlossen, daß man bei der weiteren Analyse der Spermatocytenstrukturen in der Gattung *Drosophila* vielleicht bisher noch unbekannte Regulationsmechanismen für Differenzierungs- und Wachstumsprozesse bei höheren Organismen findet.

Zusammenfassung

In der Gattung *Drosophila* treten in den Zellkernen von primären Spermatocyten chromosomale Funktionsstrukturen auf, die im Prinzip

wie die lateralen Schleifenpaare von Lampenbürstenchromosomen organisiert sind. Die Form der Schleifen ist bei jeder Art in artspezifischer Weise abgewandelt. Die morphologische Variabilität der Spermatocytenstrukturen von 54 *Drosophila*-Arten wird beschrieben. Das genetische Material in den Schleifen spielt möglicherweise eine entscheidende Rolle bei der Vorfertigung, Stabilisierung und programmierten Verpackung von Genprodukten, die erst in späteren Stadien während der Spermiohistogenese in den Zellen verbraucht werden.

Verfasser dankt der Deutschen Forschungsgemeinschaft für eine Reisebeihilfe. Die Untersuchungen werden jetzt ebenfalls mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft fortgesetzt. Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. W. S. STONE und seinen Mitarbeitern von der Genetics Foundation an der Universität von Texas in Austin. Die Zeichnungen wurden von Herrn E. FREIBERG angefertigt.

Literatur

- BEERMANN, W.: Operative Gliederung der Chromosomen. *Naturwissenschaften* **52**, 365—375 (1965); — Differentiation at the level of the chromosomes. In: *Cell differentiation and morphogenesis*, p. 24—54. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1966.
- BERLOWITZ, L.: Correlation of genetic activity, heterochromatization, and RNA metabolism. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **53**, 68—73 (1965).
- BROWN, D. D., and E. LITINA: RNA synthesis during the development of *Xenopus laevis*, the South African clawed toad. *J. molec. Biol.* **8**, 669—687 (1964a); — Variations in the synthesis of stable RNA's during oogenesis and development of *Xenopus laevis*. *J. molec. Biol.* **8**, 688—695 (1964b); — Synthesis and accumulation of DNA-like RNA during embryogenesis of *Xenopus laevis*. *J. molec. Biol.* **20**, 81—94 (1966a); — Synthesis and accumulation of low molecular weight RNA during embryogenesis of *Xenopus laevis*. *J. molec. Biol.* **20**, 95—121 (1966b).
- CALLAN, H. G.: The lampbrush chromosomes of *Sepia officinalis*, *Anilocra physodes*, and *Scyllium catulus*, and their structural relationship to the lampbrush chromosomes of Amphibia. *Publ. Staz. Zool. Napoli* **29**, 329—346 (1957); — The nature of lampbrush chromosomes. *Int. Rev. Cytol.* **15**, 1—34 (1963).
- DAVIDSON, E. H., V. G. ALLFREY, and A. E. MIRSKY: On the RNA synthesized during the lampbrush phase of amphibian oocytes. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **52**, 501—508 (1964).
- M. CRIPPA, F. R. KRAMER, and A. E. MIRSKY: Genomic function during the lampbrush chromosome stage of amphibian oogenesis. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **56**, 856—863 (1966).
- G. W. HASLETT, R. J. FINNEY, V. G. ALLFREY, and A. E. MIRSKY: Evidence for the prelocalization of cytoplasmic factors affecting gene activation in early embryogenesis. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **54**, 696—704 (1965).
- GALL, J. G., and H. G. CALLAN: H₃ uridine incorporation in lampbrush chromosomes. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **48**, 562—570 (1962).
- GROSS, P. R., and G. H. COUSINEAU: Macromolecule synthesis and the influence of actinomycin on early development. *Exp. Cell Res.* **33**, 368—395 (1964).
- L. I. MALKIN, and M. HUBBARD: Synthesis of RNA during oogenesis in the sea urchin. *J. molec. Biol.* **13**, 463—481 (1965).

- GROSS, P. R., L. I. MALKIN, and W. A. MOYER: Templates for the first proteins of embryonic development. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **51**, 407—414 (1964).
- GURDON, J. B., and D. D. BROWN: Cytoplasmic regulation of RNA synthesis and nucleolus formation in developing embryos of *Xenopus laevis*. J. molec. Biol. **12**, 27—35 (1965).
- HENDERSON, S. A.: The chromosomes of the British *Tetrigidae*. Chromosoma (Berl.) **12**, 553—572 (1961); — RNA synthesis during male meiosis and spermiogenesis. Chromosoma (Berl.) **15**, 345—366 (1964).
- HESS, O.: Strukturdifferenzierungen im Y-Chromosom von *Drosophila hydei* und ihre Beziehungen zu Gen-Aktivitäten. I. Mutanten der Funktionsstrukturen. Zool. Anz., Suppl. **28**, 156—163 (1965 a); — III. Sequenz und Lokalisation der Schleifenbildungsorte. Chromosoma (Berl.) **16**, 222—248 (1965 b); — Structural modifications of the Y chromosome in *Drosophila hydei* and their relations to gene activity. In: C. D. DARLINGTON and K. R. LEWIS (eds.), Chromosomes today vol. 1, p. 167—173. London: Oliver & Boyd 1966(a); — Funktionelle und strukturelle Organisation der Lampenbürstenchromosomen. In: P. SITTE (Hrsg.), Probleme der biologischen Reduplikation, S. 29—54. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1966(b); — Genetic control of differentiation in male germ line cells of *Drosophila*. Exp. biol. Med. **1** (1967) (im Druck).
- , and G. F. MEYER: Chromosomal differentiations of the lampbrush type formed by the Y chromosome in *Drosophila hydei*. J. Cell Biol. **16**, 527—539 (1963 a); — Artspezifische funktionelle Differenzierungen des Y-Heterochromatins bei *Drosophila*-Arten der *D. hydei*-Subgruppe. Portug. Acta biol. (A) **7**, 29—46 (1963 b) (Festschr. für E. HEITZ); — Genetic activities of the Y chromosome in *Drosophila* during spermatogenesis. Advanc. Genet. **14** (im Druck).
- IZAWA, M., V. G. ALLFREY, and A. E. MIRSKY: The relationship between RNA synthesis and loop structure in lampbrush chromosomes. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **49**, 544—551 (1963 a); — Composition of the nucleus and chromosomes in the lampbrush stage of the newt oocyte. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **50**, 811—817 (1963 b).
- KUNZ, W.: Zur Chromosomenstruktur in den Oocyten der Heuschrecke *Locusta migratoria*. Naturwissenschaften **53**, 23 (1966); — Funktionsstrukturen im Oocytenkern von *Locusta migratoria*. Chromosoma (Berl.) **20**, 332-370 (1967); — Lampenbürstenchromosomen und multiple Nukleolen bei Orthopteren. Chromosoma (Berl.) (im Druck).
- LEWIS, K. R., and G. C. SCUDDER: The chromosomes of *Dicranoccephalus agilis*. Cytologia (Tokyo) **23**, 92—104 (1958).
- MEYER, G. F.: Die Funktionsstrukturen des Y-Chromosoms in den Spermatozytenkernen von *Drosophila hydei*, *D. neohydei*, *D. repleta* und einigen anderen *Drosophila*-Arten. Chromosoma (Berl.) **14**, 207—255 (1963).
- , u. O. HESS: Struktur-Differenzierungen im Y-Chromosom von *Drosophila hydei* und ihre Beziehungen zu Gen-Aktivitäten. II. Effekt der RNS-Synthese-Hemmung durch Actinomycin. Chromosoma (Berl.) **16**, 249—270 (1965).
- — u. W. BEERMANN: Phasenspezifische Funktionsstrukturen in den Spermatozytenkernen von *Drosophila melanogaster* und ihre Abhängigkeit vom Y-Chromosom. Chromosoma (Berl.) **12**, 676—716 (1961).
- MONESI, V.: Ribonucleic acid synthesis during mitosis and meiosis in the mouse testis. J. Cell Biol. **22**, 521—532 (1964); — Synthetic activities during spermatogenesis in the mouse. Exp. Cell Res. **39**, 197—224 (1965).
- NEBEL, B. R., and E. M. COULON: The fine structure of chromosomes in pigeon spermatocytes. Chromosoma (Berl.) **13**, 272—291 (1962).

- OLIVIERI, G., and A. OLIVIERI: Autoradiographic study of nucleic acid synthesis during spermatogenesis in *Drosophila melanogaster*. *Mutat. Res.* **2**, 366—380 (1965).
- PATTERSON, J. T., and W. S. STONE: *Evolution in the genus Drosophila*. New York: MacMillan & Co. 1952.
- RIS, H.: The structure of meiotic chromosomes in the grasshopper and its bearing on the nature of „chromomeres“ and „lampbrush chromosomes“. *Biol. Bull.* **89**, 242—257 (1945); — Chromosome structure. In: W. M. McELROY (ed.), *The chemical basis of heredity*, p. 23—62. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press 1957.
- TELFER, W. H.: The mechanism and control of yolk formation. *Ann. Rev. Entomol.* **10**, 161—184 (1965).

Doz. Dr. OSWALD HESS
Max-Planck-Institut für Biologie, Abt. BEERMANN
74 Tübingen, Spemannstraße 34