Einleitung

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft**

Band (Jahr): **30 (1983)**

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

1. Einleitung

Die Metamorphose holometaboler Insekten ist schon seit langem Gegenstand entwicklungsbiologischer Forschung gewesen. Die kleine Taufliege *Drosophila melanogaster,* ursprünglich als das hervorragende Laboratoriumstier der Genetiker um 1909 von THOMAS H. MORGAN entdeckt, entpuppte sich immer mehr auch als das geeignete Untersuchungsobjekt, an dem sich entscheidende Prinzipien der Insektenentwicklung erkennen lassen. So weiß man heute, daß schon im jungen Embryo (Blastodermstadium) zwei verschiedene Zellpopulationen entstehen (Übersicht bei Nöthiger, 1972; Gehring und Nöthiger, 1973; Poodry, 1980). Die eine Population wird früh polytän und baut den Larvenkörper auf, die andere bleibt im larvalen Leben funktionslos. Sie organisiert sich zu kleineren Zellhäufchen, den sog. *Imaginalscheiben.* Diese wachsen durch Zellvermehrung während der ganzen Larvenperiode und verharren gleichsam im embryonalen Zustand, bis sie schließlich in der Puppenphase, durch Hormone stimuliert, den Fliegenkörper aufbauen. In der Larve ist also die spätere Imago bereits mosaikartig angelegt (Abb. 1). Jedem Teil der Fliege entspricht eine bestimmte Imaginalscheibe. Dies kann durch Transplantation einzelner Scheiben in Larvalwirte nachgewiesen werden, wo sie sich stets zu den ihnen entsprechenden Adultstrukturen entwickeln. Wie die klassischen Arbeiten von Hadorn und Gloor (1946) sowie Hadorn *et al.* (1949) gezeigt haben, bestehen auch die einzelnen Imaginalscheiben aus einem feinen Mosaik verschiedener Anlagebereiche. Wenn nämlich eine Imaginalscheibe in Fragmente zerlegt und diese getrennt in larvalen Wirten zur Metamorphose gebracht werden, so kann jedem Fragment reproduzierbar ein bestimmter Teil aus dem Inventar der von der Scheibe zu bildenden Adultstrukturen zugeordnet werden. Auf diese Weise wurden Anlagepläne verschiedener Imaginalscheiben erstellt, z. B. der Beinscheibe (Schubiger, 1968), der Flügelscheibe (Hadorn und Buck, 1962; Bryant, 1975) und der Augen-Antennenscheibe (Gehring, 1966; Ouweneel, 1970).

Drosophila zeigt einen ausgesprochenen Sexualdimorphismus, der sich in Morphologie, Physiologie und Verhalten manifestiert. Als primäres genetisches Signal für die Geschlechtsbestimmung wirkt das Verhältnis zwischen der Anzahl X-Chromosomen und der Anzahl Autosomensätze (= A) (Bridges, 1922). Aus einer Zygote mit 2X + 2A (X : A = 1) entsteht ein weibliches, aus einer Zygote mit X + 2A (X : A = 0.5) hingegen ein männliches Tier. Das beim normalen Männchen vorhandene Y-Chromosom spielt für die Geschlechtsdifferenzierung keine Rolle; allerdings sind Männchen ohne Y-Chromosom (X0 + 2A) steril. Daneben kennt man heute eine kleine Zahl autosomaler Gene, deren normale Funktionen für die Differenzierung des Geschlechts verantwortlich sind. Mutationen an diesen Genen führen zu einer vom chromosomalen Geschlecht abweichenden sexuellen Entwicklung. So lassen die beiden *transformer*-Gene (*tra* und *tra-2)* im mutierten Zustand aus einer 2X + 2A-Zygote sterile Männchen, sog. Pseudomännchen, entstehen, wogegen die Mutationen *doublesex* (*dsx*) und *intersex* (*ix*) intersexuelle Phänotypen produzieren (Übersicht bei Laugé, 1980).

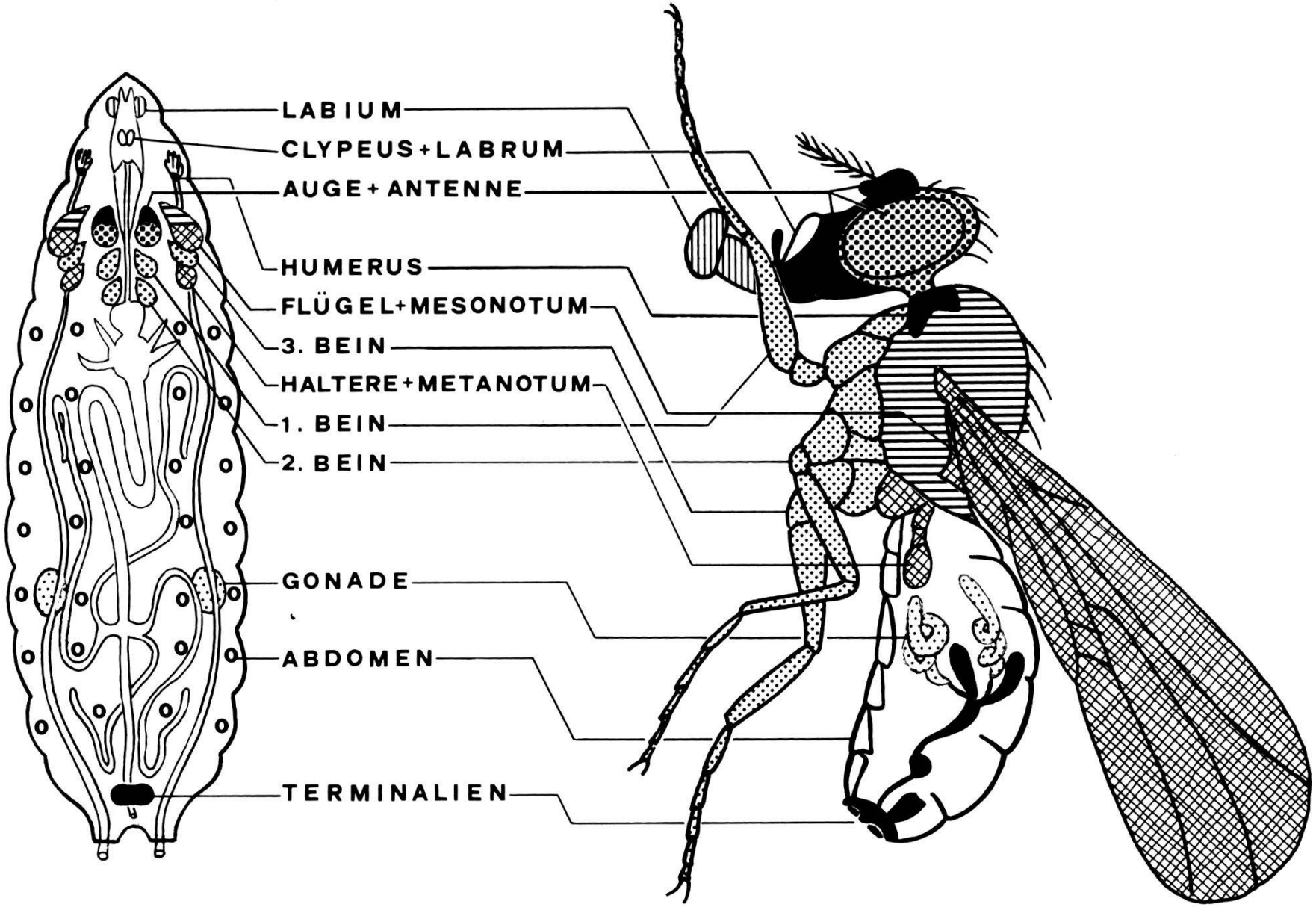

Abb. 1: Die imaginalen Anlagen in der Larve (links) und ihre Derivate in der Imago (rechts), nach Wildermuth (1970) und Nöthiger (1972), leicht verändert

In morphologischer Hinsicht zeigen die als *Terminalien* bezeichneten Genitalien und Analien der Fliege den ausgeprägtesten Sexualdimorphismus (Abb. 2 und 3). Wie erstmals Dobzhansky (1930) in sezierten Puppen beobachtet hatte, gehen die Terminalien aus der *Genitalscheibe* hervor. Seither wurde das durch zahlreiche Experimente bestätigt (Übersichten bei Bodenstein, 1950; Nöthiger, 1972; Bryant, 1978; Laugé, 1982). Die Gonaden dagegen werden aus separat angelegten Primordien gebildet, die um 31–36 Stunden nach Verpuppungsbeginn mit den aus der Genitalscheibe herauswachsenden Gonodukten Kontakt aufnehmen (Stern, 1941; Ehrensperger, 1972; Epper, 1980). Bei *Drosophila melanogaster* können die Geschlechter bereits im dritten Larvenstadium an der Größe der Gonadenanlagen und an der Morphologie der Genitalscheiben unterschieden werden (Abb. 7 und 8). Im Gegensatz zu allen andern Imaginalscheiben ist die unpaare Genitalscheibe bilateralsymmetrisch angelegt. Ihre Gliederung in verschiedene Anlagebereiche wurde durch Fragmentierungsexperimente analysiert, die zur Erstellung detaillierter dreidimensionaler Anlagepläne für die männliche (Ehrensperger, 1972) und für die weibliche Scheibe (Epper, 1980) führten. Aus Untersuchungen an Terminalien von mosaikartig aus männlichen und weiblichen Bereichen bestehenden Fliegen, sog. Gynandern, schlossen Nöthiger *et al.* (1977) auf die Existenz von drei verschiedenen Primordien innerhalb der Genitalscheibe. Ein Primordium liefert die Analien, und zwar je nach genetischer Konstitution (XX- oder XO- bzw. XY-Konfiguration) die weiblichen oder die männlichen Analplatten. Daneben besteht je ein Primordium für die weiblichen und eines für die männlichen Genitalien, wobei – je nach Geschlecht – das eine sich entwickelt und das andere reprimiert wird. Dieses Modell ließ die Vermutung zu, daß jene Region der männlichen Genitalscheibe, die zur Bildung der bekannten Elemente des männlichen Genitalapparates nichts beiträgt (Ehrensperger, 1972), das im Männchen unterdrückte weibliche Genitalprimordium sein könnte. Epper (1981), vermochte nachzuweisen, daß diese Zone in der Mutante *doublesex-dominant* (dsx^D) viel größer wird und nach Transplantation in Wirtslarven weibliche Genitalstrukturen differenziert. Epper und Nöthiger (1982) entdeckten in der weiblichen Genitalscheibe eine analoge Region, welche sich normalerweise nicht differenziert, unter bestimmten experimentellen Bedingungen aber zur Bildung von männlichen Genitalstrukturen veranlaßt werden kann. Es ist nun das Ziel der vorliegenden Arbeit, das Modell der «bisexuellen Anlage» an den Mutanten *dsx, ix, tra* und *tra-2* zu prüfen und besonders die Entwicklung der Genitalscheibe von der jungen Larve bis in die Metamorphose hinein zu verfolgen. Dabei sollen im speziellen folgende Fragen beantwortet werden:

1) Wie entwickeln sich die drei von Nöthiger *et al.* (1977) postulierten Primordien in der männlichen, weiblichen und intersexuellen Genitalscheibe von der jungen bis zur verpuppungsreifen Larve?
2) Was geschieht mit den sog. reprimierten Primordien (Epper, 1980, 1981; Epper und Nöthiger, 1982) in der pupalen Entwicklung? Degenerieren sie, oder haben sie eine noch unbekannte Funktion?

3) Sind die verschiedenen für die Geschlechtsdifferenzierung verantwortlichen Gene schon bei der Morphogenese der Genitalscheibe wirksam? Wenn ja, erlauben morphologisch erkennbare Merkmale an der Genitalscheibe Aussagen über den Zeitpunkt ihrer Wirkung?
4) Kann ein dreidimensionaler Anlageplan der intersexuellen Genitalscheibe die Organisation der Terminalien in drei Hauptprimordien bestätigen, und entspricht der intersexuelle Anlageplan der Superposition der bekannten Anlagepläne der weiblichen und männlichen Genitalscheibe?

2. Material und Methoden

2.1. Die untersuchten Genotypen

In dieser Arbeit untersuchte ich alle Larvenstadien, z. T. auch Puppenstadien und Imagines der Genotypen *XY; +/+* (= normales ♂), *XX; +/+* (= normales ♀), *XY; dsx/dsx, XX; dsx/dsx* und *XX; ix/ix* (= intersexuelle Tiere = ⚥), *XX; tra/tra* und *XX; tra-2/tra-2* (= Pseudomännchen = p♂). Die entsprechenden Phänotypen sind in Kap. 3.1 beschrieben. Um die richtigen Larven aus einer Zucht heraussortieren zu können, wurden die interessierenden Gene mit geeigneten Larvenmarkern gekoppelt: die homozygoten *dsx* (3-48.1)-bzw. *tra* (3-45)-Tiere mit der Mutation p^p (3-56), die homozygoten *ix* (2-60.5)- und *tra-2* (2-70)-Tiere mit den Mutationen *cn* (2-57.2) und *bw* (2-104.5). Die benützten Mutationen lassen im homozygoten Zustand Larven mit farblosen statt gelb gefärbten Malpighischen Gefäßen entstehen. Genotypisch weibliche *XX* (y/y^+)- und männliche *XY* (y)-Larven waren stets an den schwarzen oder gelblich gefärbten Mundhaken unterscheidbar. Die für meine Untersuchungen vorgesehenen Larven konnte ich demnach aus den Nachkommen folgender vier Kreuzungen heraussuchen:

a) XX; dsx/dsx- und XY; dsx/dsx-Larven:
♀ y/y; dsx p^p/TM6, Ubx × ♂ y^+/Y; dsx p^p/TM6, Ubx

b) XX; ix/ix-Larven:
♀ y/y; pr cn ix bw/SM5, Cy × ♂ y^+/Y; pr cn ix bw/SM5, Cy

c) XX; tra/tra-Larven
♀ y/y; tra p^p/TM6, Ubx × ♂ y^+/Y; tra p^p/TM6, Ubx

d) XX; tra-2/tra-2-Larven:
♀ y/y; pr cn tra-2 bw/SM5, Cy × ♂ y^+/Y; pr cn tra-2 bw/SM5, Cy

Eine genaue Beschreibung des Allels *tra-2* ist bei Watanabe (1975), die aller andern erwähnten Mutationen in Lindsley und Grell (1968) zu finden. Das Alter der Larven wird stets in Stunden (h) nach Eiablage, das Alter der Puppen in Stunden (h) nach Pupariumsbildung angegeben. Ihre Zucht erfolgte auf Standardfutter (Mais, Zucker, Agar, Hefe und Nipagin) bei 25 °C.