

<b>Zeitschrift:</b>	Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft
<b>Herausgeber:</b>	Aargauische Naturforschende Gesellschaft
<b>Band:</b>	30 (1983)
<b>Artikel:</b>	Die Entwicklung der bisexuellen Anlage der Genitalien und Analien, untersucht an verschiedenen Geschlechtsmutanten der Taufliege <i>Drosophila melanogaster</i>
<b>Autor:</b>	Ehrenspurger, Peter Christoph
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-172723">https://doi.org/10.5169/seals-172723</a>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Die Entwicklung der bisexuellen Anlage der Genitalien und Analien, untersucht an verschiedenen Geschlechtsmutanten der Taufliege *Drosophila melanogaster*

von PETER CHRISTOPH EHRENSPERGER, Aarau

## Inhaltsverzeichnis

<b>Zusammenfassung/Summary/Résumé</b>	145
<b>1. Einleitung</b>	148
<b>2. Material und Methoden</b>	151
2.1 Die untersuchten Genotypen	151
2.2 Fragmentation der Genitalscheiben und Transplantation	152
2.3 Präparation und Auswertung der Transplantate	152
2.4 Herstellung von histologischen Schnittserien und Genitalscheibenmodellen	153
2.5 Bestimmung der Zellzahl in der Genitalscheibe	154
2.6 REM-Aufnahmen	155
2.7 Präparation für Entwicklungsbeobachtungen <i>in situ</i>	155
<b>3. Resultate</b>	156
3.1 Die untersuchten Strukturelemente	156
3.1.1 Die Terminalien des Wildtyps	156
3.1.2 Die Terminalien der Mutanten <i>dsx</i> , <i>ix</i> , <i>tra</i> und <i>tra-2</i>	160
3.2 Die Morphologie der Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven	167
3.3 Ganzscheibentransplantation	174
3.4 Fragmentationsexperimente	175
3.5 Der dreidimensionale Anlageplan der intersexuellen Genitalscheibe	185
3.6 Die Entwicklung der Genitalscheibe in der Larve	190
3.7 Die Entwicklung der Genitalscheibe während der Metamorphose	199
<b>4. Diskussion</b>	202
4.1 Fragmentations- und Transplantationstechnik	202
4.2 Die drei Hauptprimordien in der Genitalscheibe	203
4.3 Bedeutung und Herkunft der adepithelialen Zellen	207
4.4 Morphologie, Entwicklungsleistung und Determinationszustand der Genitalscheibe	213
4.5 Die reprimierten Genitalprimordien	215
4.6 Vergleich verschiedener Genitalscheiben-Anlagepläne	218
4.7 In welchem Segment der Blastodermanlage befinden sich die Parovarienprimordien?	220
Literaturverzeichnis	221
Tabellenverzeichnis	226
Falzblatt Abb. 29	235
Abkürzungen: Ausklappblatt am Schluß der Arbeit	

## Zusammenfassung

Bei *Drosophila melanogaster* wird das Geschlecht durch das Verhältnis der Anzahl X-Chromosomen zur Anzahl Autosomensätze bestimmt. Für eine normale geschlechtliche Entwicklung ist aber auch die Funktion der vier autosomalen Gene *tra*<sup>+</sup>, *tra-2*<sup>+</sup>, *dsx*<sup>+</sup> und *ix*<sup>+</sup> nötig. Mutationen an den beiden *transformer*-Genen (*tra* und *tra-2*) wandeln chromosomal weibliche Tiere zu sterilen Männchen (sog. Pseudomännchen) um, während die Mutationen *doublesex* (*dsx*) und *intersex* (*ix*) zu intersexuellen Phänotypen führen.

Der zwischen Männchen und Weibchen sichtbare Sexualdimorphismus ist in den Genitalien und Analien besonders ausgeprägt. Diese als *Terminalien* bezeichneten Strukturen sind Derivate der Genital-Imaginalscheibe. Diese stellt eine bisexuelle Anlage mit drei Hauptprimordien dar, nämlich einem Analprimordium und je einem männlichen und weiblichen Genitalprimordium. Im Wildtyp differenzieren sich das Anal- und eines der beiden Genitalprimordien, während das andere reprimiert wird.

In der vorliegenden Arbeit wurde die Entwicklung der Genitalscheibe untersucht. Folgende Fragen standen dabei im Mittelpunkt: 1) Wie verlaufen Wachstum und Morphogenese der Genitalscheiben und ihrer Hauptprimordien in der larvalen und pupalen Phase? 2) Wann und wie stark wird das reprimierte Genitalprimordium von der Entwicklungshemmung betroffen? 3) Kann aus dem Verlauf der Genitalscheibenentwicklung in den Geschlechtsmutanten Information über den Zeitpunkt der Genwirkung von *tra*<sup>+</sup>, *tra-2*<sup>+</sup>, *dsx*<sup>+</sup> und *ix*<sup>+</sup> gewonnen werden? 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?

Die Morphogenese der Genitalscheibe wurde anhand von mikroskopischen Schnittserien durch alle Larvenstadien des Männchens und des Weibchens sowie der oben erwähnten Mutanten studiert. Die Entwicklung der intersexuellen Genitalscheibe wurde weiter bis in die erste Hälfte des Puppenstadiums verfolgt und mit jener der männlichen Scheibe verglichen. – Es zeigte sich, daß männliche und weibliche Genitalscheiben erstmals ab Mitte des 2. Larvenstadiums unterscheidbar sind. Je nach Geschlecht wächst das eine der beiden Genitalprimordien viel rascher, während das andere in seiner Entwicklung zurückbleibt. Im Männchen scheint das weibliche Genitalprimordium nicht vollständig reprimiert zu sein; vermutlich gehen daraus die Intersegmentalhaut und die darin liegenden Rudimente des 8. Tergiten hervor. Im intersexuellen Genotyp (*dsx* oder *ix*) wachsen und differenzieren sich beide Genitalprimordien nebeneinander, was schon im mittleren 2. Larvenstadium erkennbar ist. In den Pseudomännchen (*XX; tra* und *XX; tra-2*) entspricht die Entwicklung derjenigen des normalen Männchens. Daraus läßt sich schließen, daß alle erwähnten autosomalen Gene schon früh, mindestens ab 2. Larvenstadium wirksam sein müssen.

Zur Ermittlung eines Anlageplanes wurden die Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven der beiden Mutanten *dsx* und *ix* in mehrere Fragmente zerlegt und diese durch Transplantation in Wirtslarven einzeln zur Metamorphose gebracht. Die Resultate bestätigen den Mosaikcharakter der Genitalscheibe und erlauben die Erstellung eines detaillierten dreidimensionalen Anlageplanes. In der intersexuellen Genitalscheibe entspricht die Anordnung der einzelnen Anlagebereiche innerhalb der Anal- und Genitalprimordien derjenigen der normalen männlichen und weiblichen Genitalscheibe.

Aus der Genitalscheibe geht auch die Muskulatur der inneren Genitalorgane hervor. Diese entsteht aus den Muskelvorläuferzellen, den sog. *adepithelialen Zellen*, die bereits in den Genitalscheiben 60 h alter Larven beobachtbar sind. In der Diskussion wird die Hypothese ihrer Einwanderung aus der Hämolymphe unterstützt.

## Summary

Sex in *Drosophila melanogaster* is determined by the ratio of the number of X-chromosomes to the number of sets of autosomes. In normal sexual development, the functions of the four autosomal genes *tra*<sup>+</sup>, *tra-2*<sup>+</sup>, *dsx*<sup>+</sup> und *ix*<sup>+</sup> are also required. Mutations at the two *transformer* genes (*tra* and *tra-2*) cause a transformation of chromosomally female animals into sterile males (pseudomales), whereas the mutations *doublesex* (*dsx*) and *intersex* (*ix*) lead to intersexual phenotypes.

The sexual dimorphism in *Drosophila* is particularly pronounced in the genitalia and analia. These structures, the so-called *terminalia*, are derivatives of the genital disc. This disc is a bisexual anlage that contains three main primordia, namely one for the analia, one for the male genitalia and one for the female genitalia. In the wild-type, the anal primordium and only one of the two genital primordia develop, whereas the other becomes repressed.

In this work the development of the genital disc was analysed and the following questions were investigated: 1) How do growth and development of the genital discs and their main primordia proceed during larval and pupal life? 2) When and how much is the development of the repressed genital primordium inhibited? 3) Is it possible to obtain information about the time of gene activity of *tra*<sup>+</sup>, *tra-2*<sup>+</sup>, *dsx*<sup>+</sup> and *ix*<sup>+</sup> by examining the development of the genital discs in mutant animals? 4) Does the three-dimensional fate map of the intersexual disc confirm the organisation of the genital disc in three main primordia, and does the intersexual fate map correspond to a superposition of the two known fate maps of the female and male genital discs?

The morphogenesis of the genital discs was studied by examining serial sections through the larvae of all stages of normal male and female and of the four autosomal mutations mentioned above. The development of the intersexual disc (*dsx* or *ix*) was further observed *in situ* until 50 hrs after puparium formation and compared with that of the male disc. The results show that male and female genital discs become distinguishable in the middle of the second larval instar. Depending on the sex, one of the two genital primordia grows more rapidly, whereas the other slows down in its development. In the male, the female genital primordium is not completely repressed; the evidence suggests that it forms the intersegmental cuticle and the rudiments of the eighth tergite. In the intersexual genotype (*dsx* and *ix*), the two genital primordia grow and develop side by side which becomes visible in the middle of the second larval instar. In pseudomales (*XX; tra* and *XX; tra-2*), the development of the genital disc corresponds to that of normal males. We conclude that all autosomal genes mentioned above are active early, at least from the second larval instar onwards.

To construct an anlageplan, the genital discs of mature *dsx*- and *ix*-larvae were cut in several fragments and transplanted into host larvae. After metamorphosis the differentiated fragments were examined under the microscope. The results confirm the mosaic character of the genital disc and allow us to establish a detailed three-dimensional fate map. In the intersexual disc, the arrangement of the individual anlage within the anal and genital primordia correspond to that of the normal male and female discs.

The muscles of the inner genitalia are also produced by the genital disc. They derive from the myoblasts, the so-called *adepithelial cells*, which are already visible in the genital discs of 60 hrs old larvae (middle second instar). In the discussion the hypothesis is favoured that these cells enter the disc from outside.

## Résumé

Le sexe de la petite mouche *Drosophila melanogaster* est déterminé par le rapport du nombre des X-chromosomes au nombre des séries d'autosomes. Mais pour un développement sexuel normal, il faut aussi que les quatres gènes autosomiques *tra*<sup>+</sup>, *tra-2*<sup>+</sup>, *dsx*<sup>+</sup> et *ix*<sup>+</sup> fonctionnent normalement. Sinon, les mutations des deux gènes *tra* et *tra-2* transforment les animaux, qui chromosomiquement sont féminins, en des mâles stérils, nommés pseudomâles, et les mutations *doublesex* (*dsx*) et *intersex* (*ix*) produisent des mouches intersexuelles.

Le dimorphisme sexuel de la *Drosophila* est en particulier visible dans les génitalia et les analia. Ces structures, nommées les *terminalia*, sont des dérivés du disque génital. Celui-ci représente une ébauche bisexuelle, contenant trois primordia principaux, c'est-à-dire un primordium anal, un primordium génital masculin et un primordium génital féminin. Normalement le primordium anal et l'un des deux primordia génitaux se développent, pendant que l'autre reste réprimé.

Dans le travail ci-dessous j'ai examiné le développement du disque génital, en me concentrant sur les questions suivantes: 1) Comment se déroulent la croissance et la morphogénèse des disques génitaux et de leurs primordia principaux pendant la phase larvaire et pupale? 2) Peut-on constater quand et dans quelle mesure le primordium génital réprimé est empêché de se développer? 3) Peut-on obtenir des informations sur le moment d'action des gènes *tra*<sup>+</sup>, *tra-2*<sup>+</sup>, *dsx*<sup>+</sup> et *ix*<sup>+</sup>, en observant le développement du disque génital des asticots mutants? 4) Est-ce qu'un plan de disposition tridimensionnel du disque génital intersexuel peut confirmer l'organisation des *terminalia* en trois primordia principaux, et est-ce que ce plan de disposition correspond à la superposition des deux plans connus du disque masculin et du disque féminin?

La morphogénèse du disque génital du mâle et de la femelle ainsi que des mutations mentionnées ci-dessus a été étudiée par des séries de sections microscopiques par tous les stades larvaires. En plus, le développement du disque génital intersexuel a été observé *in situ* jusqu'à 50 heures après la formation de la pupe et a été comparé avec celui du disque masculin. Les résultats démontrent, que les disques génitaux du mâle et de la femelle commencent à se distinguer au milieu du second stade larvaire. Selon le sexe, l'un des deux primordia génitaux se développe beaucoup plus vite, tandis que l'autre reste retardé dans son développement. Dans le mâle le primordium génital féminin n'est pas complètement réprimé; il produit probablement la cuticule intersegmentale y compris les rudiments 8<sup>e</sup> tergit. Dans l'asticot intersexuel (*dsx* ou *ix*) les deux primordia génitaux croissent et se développent l'un à côté de l'autre, ce qui est déjà visible au milieu du second stade larvaire. Dans les asticots des deux mutations *tra* et *tra-2* le développement du disque génital correspond à celui du mâle. Il est donc évident que pour un développement sexuel normal les gènes *tra*<sup>+</sup>, *tra-2*<sup>+</sup>, *dsx*<sup>+</sup> et *ix*<sup>+</sup> doivent être actifs déjà à partir du second stade larvaire.

Pour établir un plan de disposition, les disques génitaux des asticots *dsx* et *ix* prêts à la pupation ont été coupés en plusieurs fragments, et après la métamorphose dans des animaux hôtes, les fragments développés ont été examinés sous le microscope. Les résultats confirment la nature mosaïque du disque génital et ils permettent de construire un plan de disposition tridimensionnel. Dans le disque génital intersexuel la disposition des ébauches des organes singuliers correspond à celle des disques génitaux du mâle et de la femelle.

Le disque génital produit aussi la musculature des organes génitaux intérieurs. Celle-ci dérive des myoblastes ou *cellules adépithéliales*, qui sont pour la première fois visibles dans les disques génitaux des asticots âgés de 60 heures (milieu du second stade larvaire). L'hypothèse que ces cellules entrent dans le disque provenant de l'haemolymphé, est favorisée dans la discussion.

## 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 chromosomal 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).

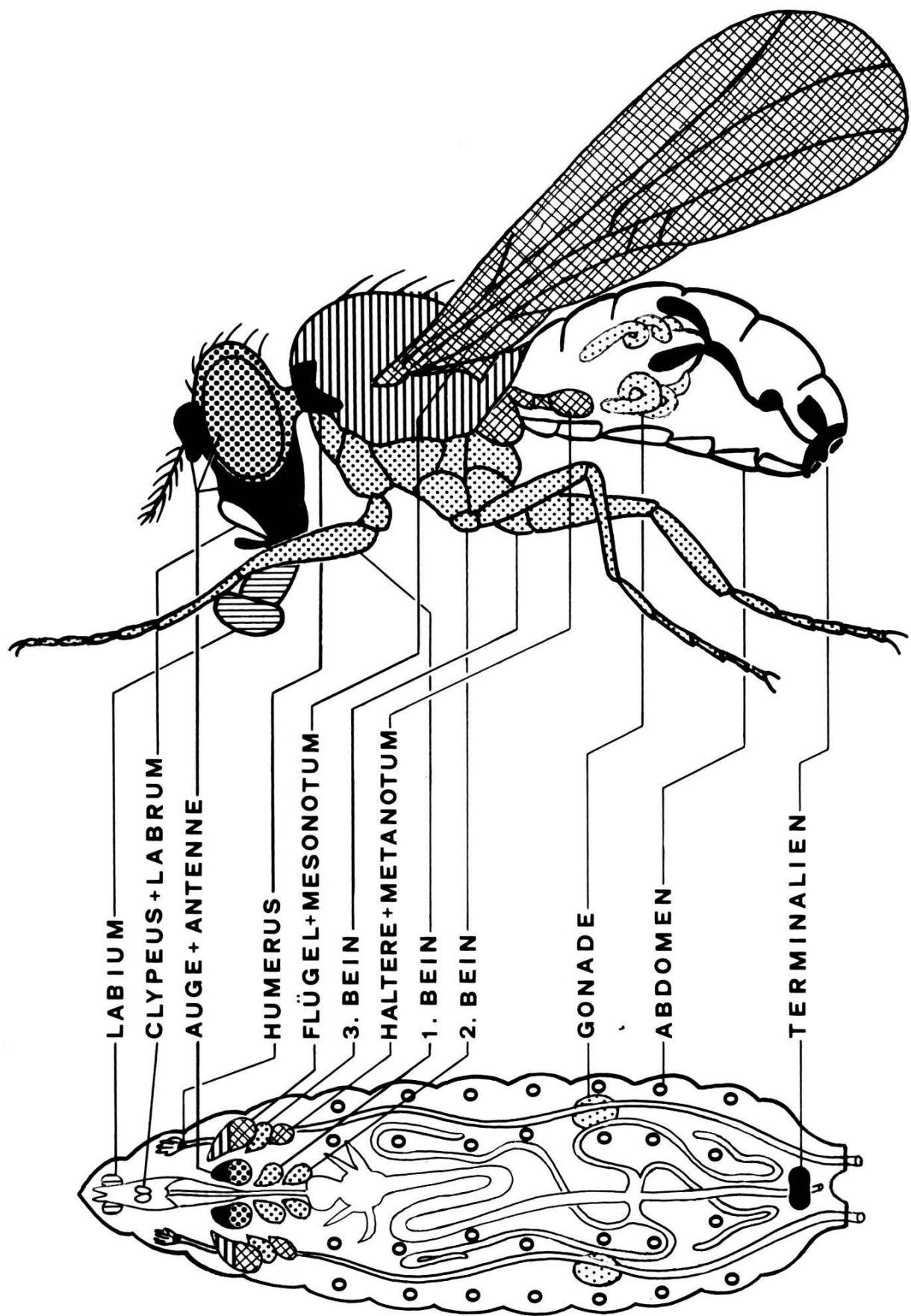


Abb. 1: Die imaginalen Anlagen in der Larve (links) und ihre Derivate in der Imago (rechts),  
nach Wildermuth (1970) und Nöthiger (1972), leicht verändert

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* (*dsxD*) 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:  
♀  $y/y$ ;  $dsx p^p/TM6$ ,  $Ubx \times ♂ y^+/Y$ ;  $dsx p^p/TM6$ ,  $Ubx$
- b)  $XX; ix/ix$ -Larven:  
♀  $y/y$ ;  $pr cn ix bw/SM5$ ,  $Cy \times ♂ y^+/Y$ ;  $pr cn ix bw/SM5$ ,  $Cy$
- c)  $XX; tra/tra$ -Larven  
♀  $y/y$ ;  $tra p^p/TM6$ ,  $Ubx \times ♂ y^+/Y$ ;  $tra p^p/TM6$ ,  $Ubx$
- d)  $XX; tra-2/tra-2$ -Larven:  
♀  $y/y$ ;  $pr cn tra-2 bw/SM5$ ,  $Cy \times ♂ y^+/Y$ ;  $pr cn tra-2 bw/SM5$ ,  $Cy$

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.

## 2.2. Fragmentation der Genitalscheiben und Transplantation

a) Die Genitalscheiben wurden in steriler Insekten-Ringerlösung aus verpuppungsreifen  $y/y^+$ ;  $dsx/dsx$ - und  $y/Y; dsx/dsx$ -Larven ( $120 \pm 2$  h alt) seziert und mit zwei zuvor in heißer Natriumnitritschmelze gespitzten Wolframnadeln in 10 genau definierte Fragmente zerlegt (vgl. Abb. 12). Anschließend wurde jedes Genitalscheibenfragment in eine genetisch anders markierte (entweder  $y$  oder  $e\ mwh$ ) Beinscheibe eingepackt (Nöthiger, 1964; Ehrenspurger, 1972), die sozusagen als Transportmittel diente und eine größere Überlebensrate der z. T. sehr kleinen Genitalscheibenteile ermöglichte. Zuletzt transplantierte ich jedes dieser Genitalscheiben-Beinscheiben-Pakete in eine verpuppungsreife Wirtslarve nach der von Ephrussi und Beadle (1936) und Ursprung (1967) beschriebenen Technik, um sie so der Metamorphose des Wirtstieres zu unterwerfen. Da wegen ihrer großen morphologischen Variabilität stets 5–10 Genitalscheiben herausseziert und dann eine symmetrische Scheibe mit einer mehr oder weniger großen W-Zone\* für die Fragmentation ausgewählt wurde, blieben die Imaginalscheibengewebe bis zur Transplantation des letzten Genitalscheibenfragments etwa vier Stunden lang in der Ringerlösung. Zur Kontrolle transplantierte ich gleich alte  $dsx/dsx$ -Ganzscheiben.

b) Die Genitalscheiben aus verpuppungsreifen  $XX; ix/ix$ -Larven ( $120 \pm 2$  h alt) zerlegte ich entweder in Anterior- und Posteriorhälften oder sagittal in Lateral- und Mittelstücke. In einem dritten Experiment wurden aus der homozygoten  $ix$ -Genitalscheibe die W-Zone ektomiert und die komplementären Teile (W-Zone und Rest) durch Transplantation getrennt der Metamorphose unterworfen. Als Kontrollexperiment wurden wiederum verpuppungsreife Ganzscheiben ( $XX; ix/ix$ ) transplantiert.

Die Wirtstiere waren stets  $119 \pm 1$  h alte, meist weibliche Larven des Wildstamms Sevelen. Sie wurden bei allen Fragmentationsexperimenten stets einzeln in Tuben gehalten, damit wenn nötig die Differenzierung von Komplementärstücken verfolgt werden konnte. Alle Instrumente und Glaswaren wurden vor Gebrauch während 2 Stunden bei  $140^\circ\text{C}$  trocken sterilisiert.

## 2.3. Präparation und Auswertung der Transplantate

Aus den geschlüpften Wirtsfliegen wurden total 497 metamorphosierte Implantate in Ringerlösung herauspräpariert und – wenn Weichteile gebildet worden waren – während 15–20 Minuten in 70 % Alkohol fixiert, dann 15 Minuten lang in 3 % Hämalaunlösung und für 30 Sekunden in alkoholischer Eosinlösung gefärbt. Anschließend wurden sie für 5–10 Minuten in destilliertem Wasser gewaschen und auf einem Objektträger in einen Tropfen Faurescher Lösung übergeführt. Hier wurden sie mit zwei Wolframnadeln vom sie häufig bedeckenden Fettkörper

\* W-Zone = weibliche Zone = «Wurst»: Ehrenspurger, 1972; entspricht heute dem weiblichen Genitalprimordium: Epper, 1981; Epper und Nöthiger, 1982.

befreit, die Chitinblasen geöffnet und ausgebreitet und zuletzt unter einem Deckglas in Faurescher Lösung eingeschlossen. Bei einer ersten mikroskopischen Untersuchung stellte ich die qualitativen Differenzierungsleistungen der Transplantate fest (Frequenzwerte). In einer zweiten, quantitativen Auswertung bestimmte ich bei den Hartteilen die Anzahl der gebildeten Borsten (gerundetes Mittel aus 3 Zählungen). Mit einem Meßkular wurde ferner die größte Länge der einzelnen Weichteil-Organe gemessen und diesen die in Tabelle 1 angegebenen Werte zugeordnet. Demnach erhielt ein +/+ -Ganzscheibentransplantat mit vollständigen inneren Genitalien (ohne Enddarm) 10 Punkte. Um die qualitativen und quantitativen Entwicklungsleistungen der Genitalscheibenfragmente in einem Wert ausdrücken zu können, berechnete ich analog zu meiner früheren Methode (Ehrensperger, 1972) einen sog. Entwicklungswert q:

$$q = \frac{\bar{x}}{\bar{X}} \cdot f$$

q = Entwicklungswert

$\bar{x}$  = mittlere quantitative Entwicklungsleistung eines Genitalscheibenfragments für ein bestimmtes Element des Genitalapparates (Borstenzahl oder Wert aus Tab. 1)

$\bar{X}$  = mittlere quantitative Entwicklungsleistung einer Ganzscheibe für dasselbe Element (Kontrollexperiment)

f = Frequenz (in %), mit der ein Fragment ein Element gebildet hat

#### 2.4. Herstellung von histologischen Schnittserien und Genitalscheibenmodellen

Zur genauen anatomischen Untersuchung der Genitalscheiben wurden total 290 Larvenhinterhälften aller Larvenstadien und der unter 2.1. erwähnten Genotypen in Paraplast (Ehrensperger, 1970) bzw. Epon-812 (Eichenberger-Glinz, 1979; Epper, 1980) eingebettet und anschließend mit einem Jung-Mikrotom  $5\mu$  bzw. mit dem Reichert-Ultramikrotom  $2.5\mu$  dünne Schnitte hergestellt. Für die spätere genaue Orientierung bei der Einbettung im Eponblock wurden die Genitalscheiben älterer Stadien (72 h, 96 h, 120 h) aus den in Insekten-Ringerlösung umgestülpten Larven herausseziert und durch tropfenweise Zugabe kalter Fixationslösung langsam vorfixiert. Die Genitalscheiben jüngerer Stadien (48 h, 54 h, 60 h, 66 h) hingegen wurden durch Injektion kalter Fixierlösung in zuvor mit Ätherdampf während 60 Sekunden narkotisierte Larven *in situ* vorfixiert. 5–10 Minuten später wurden die Larven mit einer Mikroschere halbiert und in die Fixierlösung (2.5 % Glutaraldehyd in 0.05 M Na-Cacodylat-Puffer, pH 7.4, 4 % Sucroselösung enthaltend) übergeführt. Die nun folgende Fixation während  $1\frac{1}{2}$ –2 h erfolgte bei  $4^{\circ}\text{C}$ . Anschließend wurden die Gewebe 1–2 h lang im Na-Cacodylat-Puffer gewaschen und über Nacht bei  $4^{\circ}\text{C}$  darin belassen. Die Nachfixierung für die Epon-Einbet-

tung erfolgte in 1 % OsO<sub>4</sub> (in Na-Cacodylat-Puffer/Sucrose) während 1 h bei 4 °C und anschließend für 1–2 h bei Raumtemperatur. Die Epon-Schnittserien wurden ungefärbt auf einem Objektträger mit einigen Tropfen Epon und einem Deckglas zum Dauerpräparat eingeschlossen. Die mikroskopische Analyse erfolgte dann im Phasenkontrastmikroskop. Die Paraplast-Schnittserien hingegen färbte ich nach der von Burck (1969) angegebenen Technik mit Hämalaun und Eosin und schloß sie in Malinol unter dem Deckglas ein. Aus zwei vollständigen Schnittserien stellte ich analog zu meiner Rekonstruktionsarbeit (Ehrenspurger, 1970) ein 1000fach vergrößertes *dsx/dsx*- und ein *ix/ix*-Genitalscheibenmodell her.

## 2.5. Bestimmung der Zellzahl in der Genitalscheibe

Zunächst wurden die Durchmesser von je 10 verschiedenen Zellkernen der Genitalscheibe aller Larvenstadien sowie deren Nucleoli fotografisch ausgemessen. Von total 70 ausgemessenen Kernen ergab sich ein Durchschnitt von  $4.9 \pm 0.7 \mu$ , für deren Nucleoli ein Durchschnitt von  $2.3 \pm 0.5 \mu$ . Die relativ große Variabilität (Nuclei  $2.5\text{--}7.1 \mu$  und Nucleoli  $1\text{--}4.8 \mu$ ) ist einerseits auf die Zellteilungstätigkeit (Madhavan und Schneiderman, 1977), andererseits aber auch auf die Lage der Schnittebene durch die rundlich-ovalen Zellkerne zurückzuführen. Die Nucleoli zeigen jedoch ganz verschiedene Formen: klein und rund, oval bis länglich, sogar hantelförmig gekrümmt oder gestreckt, in der Mitte oder ganz am Rande des Nucleus liegend. Sie wurden daher in den  $2.5 \mu$ -Schnittserien relativ häufig einmal, oder teilweise sogar zweimal angeschnitten und waren so in ein bis zwei oder eventuell in drei aufeinanderfolgenden Schnitten noch festzustellen. Im Phasenkontrastmikroskop konnte man deutlich hellere, d. h. Nucleolus-Randstücke, und dunkle, d. h. ganze oder nur wenig angeschnittene Nucleoli, erkennen (vgl. Abb. 23, 25 und 26). Die Annahme, daß durchschnittlich  $2.3 \mu$  große Nucleoli in  $2.5 \mu$ -Schnittserien praktisch immer angeschnitten werden und man bei der Zählung aller sichtbaren Nucleoli eine um den Faktor 2 zu große Nucleolus- und damit Zellzahl erhält, hat sich bestätigt: In je 10 aufeinanderfolgenden  $2.5 \mu$ -Schnitten von verschiedenen Larvenstadien wurden alle Nucleoli sowie nur die dunklen Nucleoli allein gezählt. Dabei zeigte sich, daß letztere, also ganze oder nur wenig angeschnittene Nucleoli bei fünf ausgezählten 10er-Schnittserien nur 45.1–55.7 % (Durchschnitt der 5 Serien = 49.98 %) aller ausgezählten Nucleoli ausmachten. Deswegen zählte ich für die Zellzahlbestimmung bei den  $2.5 \mu$ -Schnittserien alle im Phasenkontrastmikroskop sichtbaren Nucleoli und halbierte das erhaltene Resultat. Die derart ermittelte Anzahl Zellen einer ganzen Genitalscheibe stimmte z. T. recht gut mit der Anzahl der in den  $5 \mu$ -Schnittserien festgestellten Zellkerne überein (z. B. 120 h alte männliche Genitalscheibe:  $2.5 \mu$ -Schnittserie mit 8916 Nucleoli und  $5 \mu$ -Schnittserie mit 8978 Nuclei). Die durchschnittlich  $4.9 \mu$  großen Kerne wurden in den  $5 \mu$ -Schnitten zwar auch meistens halbiert oder angeschnitten, doch erscheinen in den relativ kleinen Genitalscheibenzellen die Kerne sehr kompakt aneinander gelagert (Abb. 23). So können zwei übereinanderliegende,

angeschnittene Zellkerne in einem Schnitt tatsächlich nur einmal und nicht doppelt gezählt werden. Diese derart ermittelten Zellzahlen (z. B. Tab. 6: 96 h alte männliche Genitalscheibe: 5876 Zellen) stimmen auch gut mit der Zellzahl von 5850 in der 98 h alten (Jungi, 1967) oder mit der von Fels *et al.* (1967) durch Dissoziationsmethode festgestellten Zellzahl von 5500 in der 100 h alten männlichen Genitalscheibe überein.

## 2.6. REM-Aufnahmen

Für eine bessere Untersuchung der äußeren und inneren Morphologie habe ich für das Raster-Elektronen-Mikroskop (REM) die Genitalscheiben verpuppungsreifer  $XX; +/+-$ ,  $XY; +/+-$ ,  $XY; dsx/dsx-$  und  $XX; ix/ix$ -Larven präpariert. Die in Insekten-Ringerlösung umgestülpften Larvenhinterhälften wurden durch tropfenweise Zugabe der kalten Fixierlösung (siehe Kap. 2.4.) während 2–5 Minuten langsam und dann für eine Stunde bei 4 °C fixiert. Der Postfixation mit 1 % OsO<sub>4</sub> folgte die nach Reinhardt *et al.* (1977) modifizierte Behandlung mit Thiocarbohydrazid, dann die schrittweise Dehydrierung bis zu 100 % Aceton und schließlich das Trocknen der Gewebe mit der CO<sub>2</sub>-Kritisch-Punkt-Methode. Zuletzt erhielten sie in einer Sputter-Anlage (Balzers) eine ca. 15 nm dünne Goldschicht. Nach den ersten äußeren Aufnahmen im REM-Cambridge S-4 (REM-Labor, Institut für Pflanzenbiologie, Universität Zürich) trennte ich die Genitalscheiben vom Larvengewebe vorsichtig ab und klebte sie auf ein Scotch-Band auf. Um das Lumen der Genitalscheiben freizulegen, wurde die dünne, dorsale Zellschicht, also die Anlage der Analia (Ehrenspurger, 1972; Littlefield und Bryant, 1979a; Epper, 1980, 1981), mit zwei Wolframnadeln stückweise abgebrochen und entfernt. Jetzt konnten nach einer zweiten Goldbeschichtung auch die inneren Teile der Genitalscheiben im REM fotografiert werden.

## 2.7. Präparation für Entwicklungsbeobachtungen *in situ*

Es wurden homozygote  $dsx$ - und  $ix$ -Puppen verschiedenen Alters in Ringerlösung seziert und die Genitalprimordien herauspräpariert. Diese zeichnete ich unter dem Stereomikroskop bei 100facher Vergrößerung ab. Der Zeitpunkt Null, also der Beginn der Pupariumsbildung, war das Stadium der «weißen Vorpuppe». Es wurde zwischen 117 und 125 h nach Eiablage erreicht. Ferner wurden die Genitalscheiben und Gonadenanlagen aus verpuppungsreifen  $XX; tra/tra$ - und  $XX; tra-2/tra-2$ -Larven herausseziert, in einem Tropfen Ringerlösung im Mikroskop fotografiert und mit der Camera lucida gezeichnet und ausgemessen.

### 3. Resultate

#### 3.1. Die untersuchten Strukturelemente

##### 3.1.1. Die Terminalien des Wildtyps

Der Aufbau der männlichen und weiblichen Terminalien von *Drosophila melanogaster* wurde schon von verschiedenen Autoren ausführlich beschrieben (Dobzhansky, 1930; Strasburger, 1935; Gleichauf, 1936; Hadorn und Gloor, 1946; Hadorn *et al.*, 1949; Ferris, 1950; Miller, 1950; Hadorn, 1966; Bairati, 1968; Schmid, 1977; Bryant und Hsei, 1977; Bryant, 1978; Epper, 1980; Laugé, 1982). Daher beschränke ich mich auf eine kurze Aufzählung der in dieser Arbeit berücksichtigten Strukturelemente:

a) Die männlichen Terminalien (vgl. Abb. 2).

Nach neueren Arbeiten werden für die einzelnen Elemente folgende Bezeichnungen benutzt:

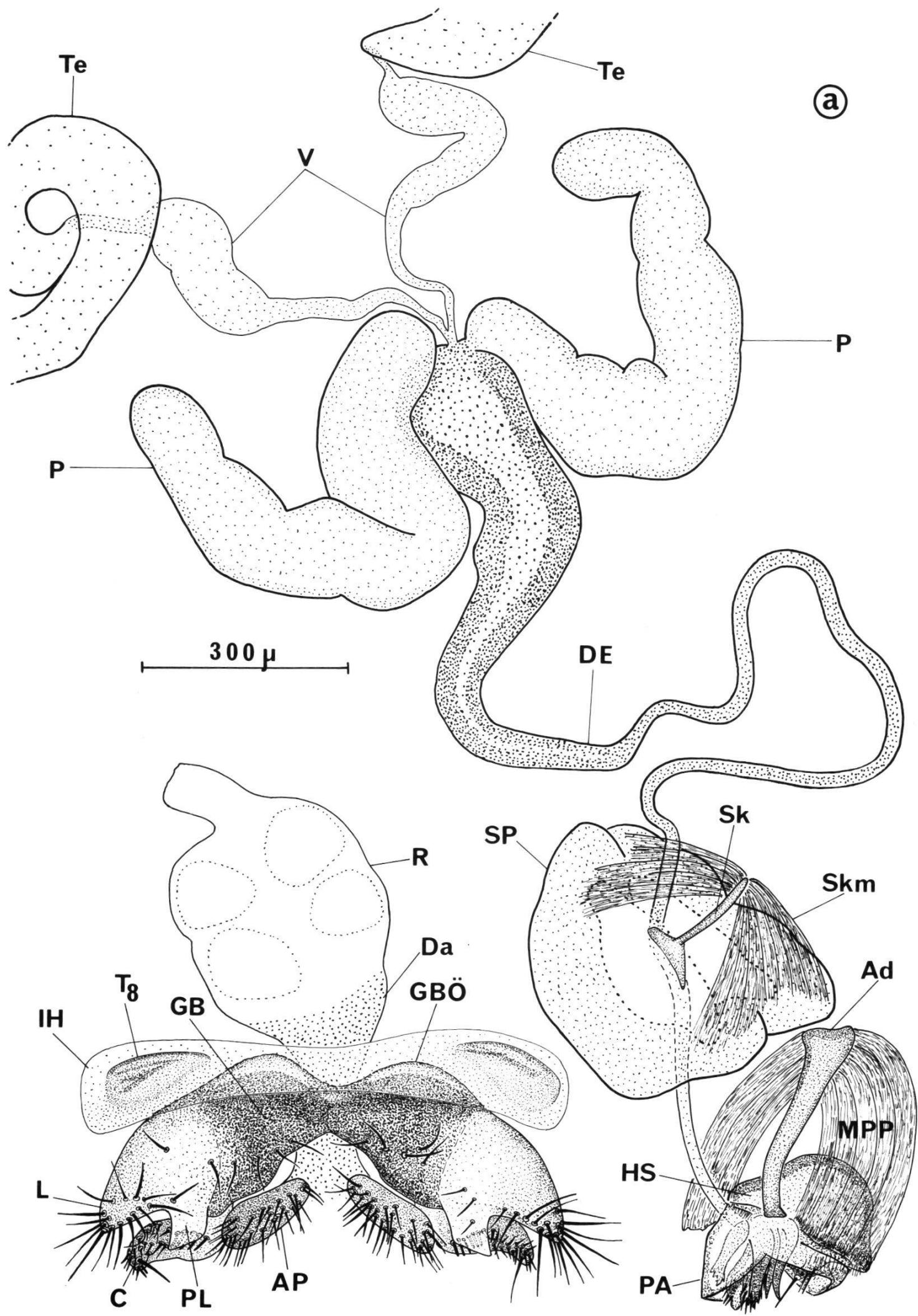
*Analien*: Je eine linke und rechte, 35 Borsten tragende Analplatte sowie der 150–200  $\mu$  lange Enddarm.

*Äußere Genitalien* (auch Hartteile genannt): Zwei borstenlose Plättchen, die nach Gleichauf (1936), Ferris (1950), Bryant und Hsei (1977) ein Rudiment des 8. Tergiten darstellen (Abb. 2b); der Genitalbogen mit etwa 10 sog. Peripherborsten (Ursprung, 1959) und den anterior liegenden Genitalbogenöhrchen (Roost, 1978); am Genitalbogen ventralwärts angrenzend je eine linke und rechte, hellpigmentierte Lateralplatte mit 24 längeren Borsten; davon medianwärts die paarigen Claspers mit je 25 kurzen, dicken Borsten (Zähne) und je einer Langborste (Abb. 2c); in der Mitte schließlich liegt der kompliziert aufgebaute Kopulationsapparat. Die klonale Analyse von Wieschaus und Nöthiger (1982) hat ergeben, daß die einzelnen Teile dieses sog. Penisapparates (Abb. 2d, e) aus zwei getrennten Zellpopulationen entstehen. Deshalb wird in dieser Arbeit der Penisapparat in zwei Hauptelemente unterteilt, in das *Hypandrium* (Hypandriumschild, Hypandriumhaare, zwei Medianhöcker mit je einer großen Hypandriumborste und zwei Lateralhöcker mit je zwei bis drei kleineren Hypandriumborsten sowie das Apodem, früher Tragplatte) und in den *Penis* (Penisrohr, Penismantel, je zwei Dorsal- und Ventralparameren).

*Innere Genitalien* (auch Weichteile genannt): Sie bestehen aus den paarigen, mit den Testes verbundenen Vasa deferentia, den paarigen Paragonien, dem Ductus ejaculatorius und gegen sein distales Ende hin der Samenpumpe mit dem gut sichtbaren Chitinstab, dem sog. Samenpumpenskleriten.

*Abb. 2: Die männlichen Terminalien *in situ*:*

a) Zeichnung eines Totalpräparates  
Abkürzungen siehe Ausklappblatt  
am Schluß der Arbeit



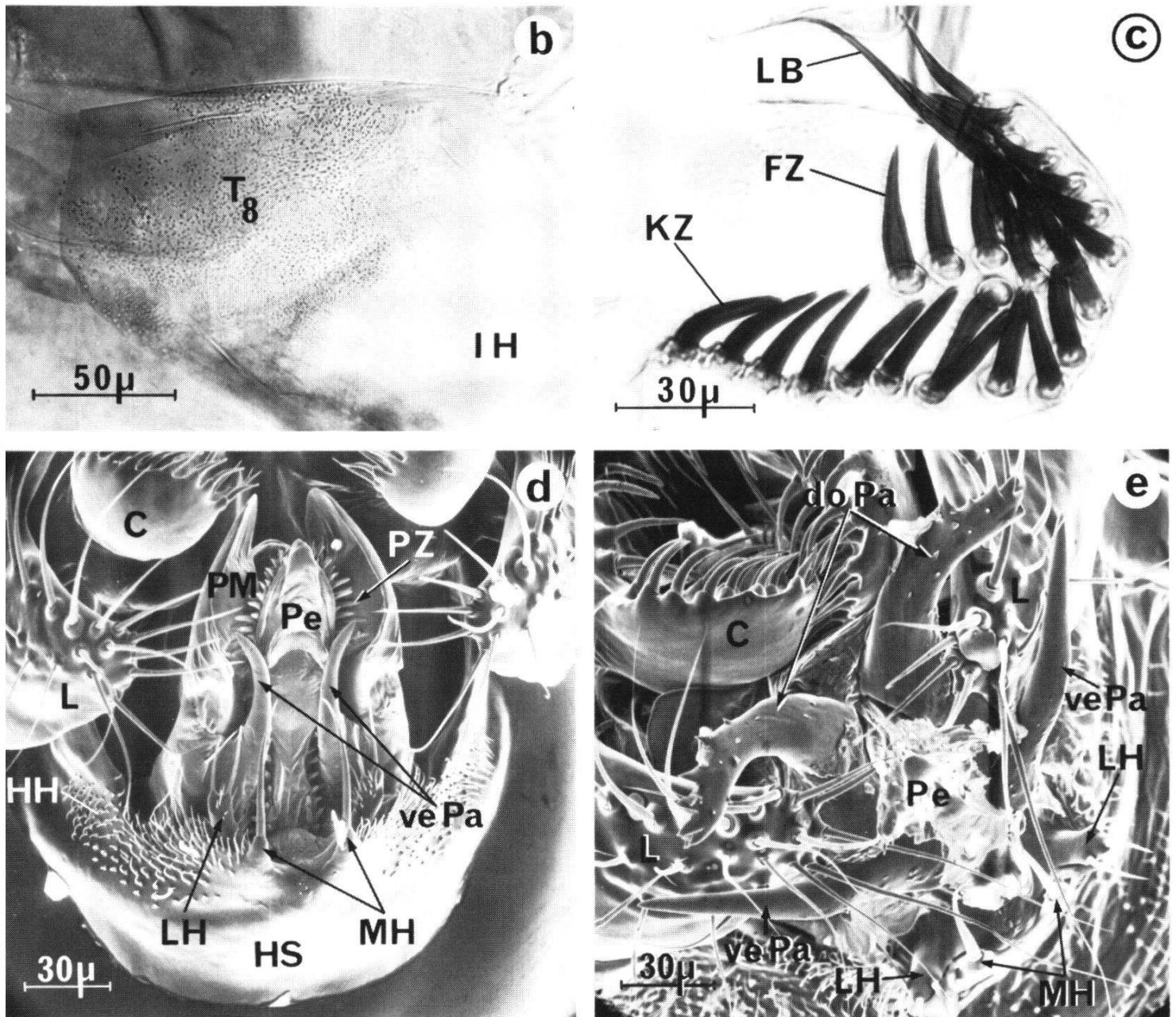


Abb. 2: Die männlichen Terminalien *in situ*:

- Mikropräparat eines in der Intersegmentalhaut eingebetteten  $T_8$ -Plättchens (körnige Struktur beachten)
- Mikropräparat einer Clasper-Platte
- Penisapparat *in situ*
- Ausgestülpter Penisapparat *in situ*  
Abkürzungen siehe Ausklappblatt am Schluß der Arbeit

(Die beiden REM-Abbildungen d) und e) wurden mir freundlicherweise von R. Nöthiger und C. Labhart zur Verfügung gestellt)

### b) Die weiblichen Terminalien (vgl. Abb. 3)

Hier hat sich ebenfalls folgende Einteilung bewährt:

*Analien*: Sie bestehen aus dem 150–200  $\mu$  langen Enddarm und der daran angrenzenden dorsalen Analplatte mit zwei langen und 18 kürzeren Borsten sowie der ventralen Analplatte mit vier langen und 14 kürzeren Borsten.

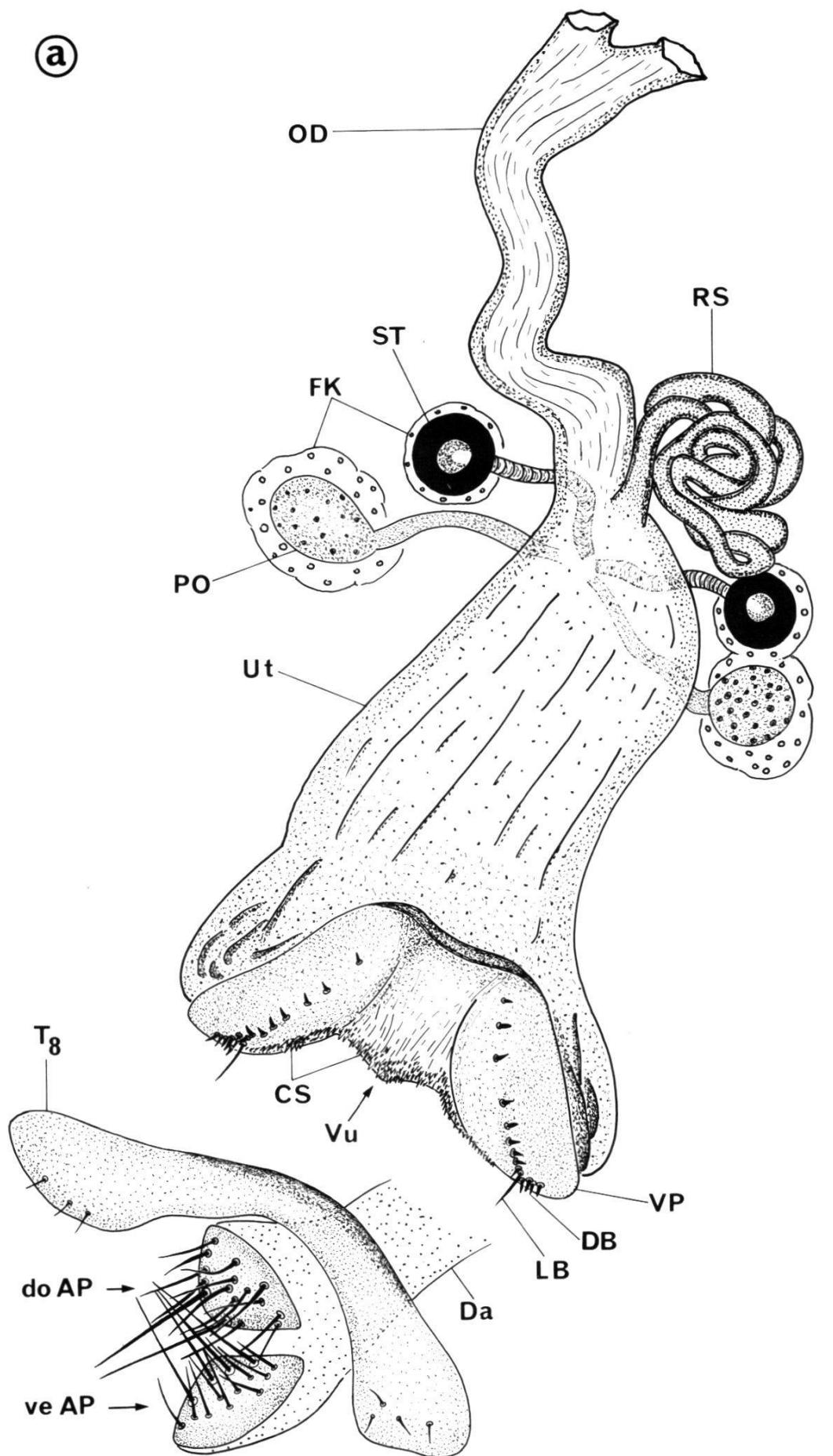


Abb. 3: Die weiblichen Terminalien *in situ*:  
a) Zeichnung eines Totalpräparates

300  $\mu$

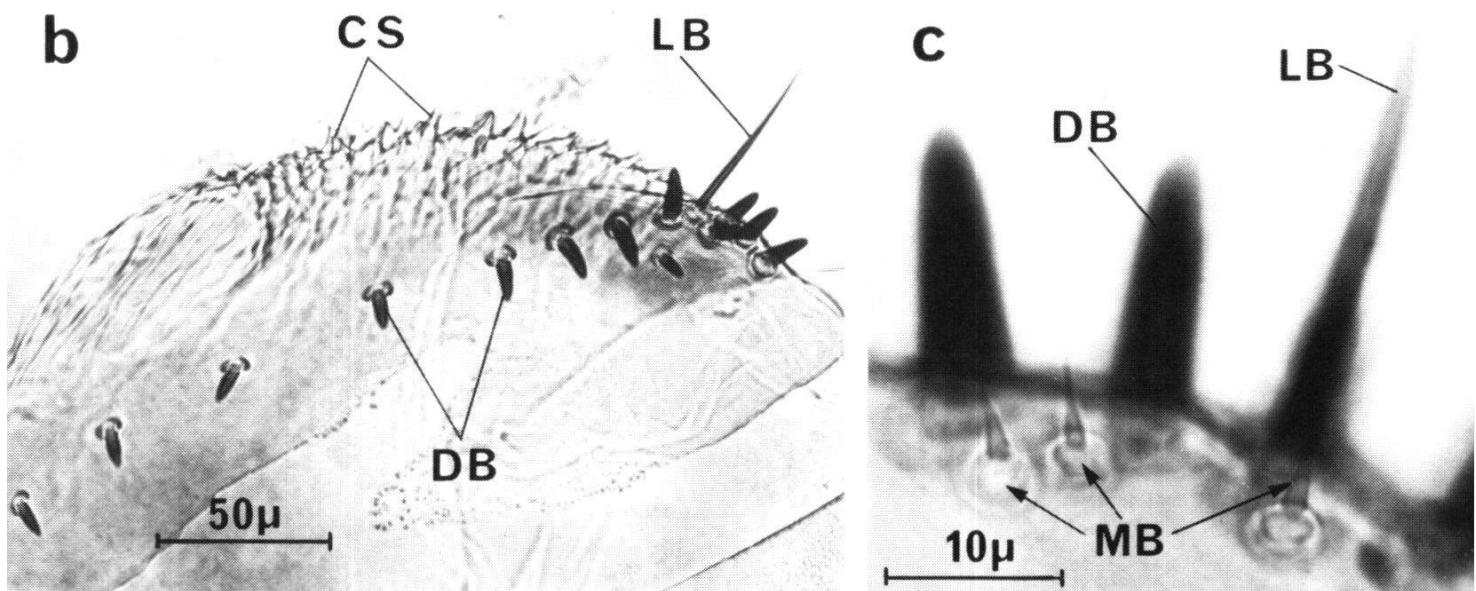


Abb. 3: Die weiblichen Terminalien *in situ*:

- b) Mikropräparat einer Vaginalplatte
- c) Langborstenbereich der Vaginalplatte vergrößert

*Äußere Genitalien* (Hartteile): Der 8. Tergit, der hell pigmentiert ist und an seinen ventralen Enden links und rechts je drei bis vier kleinere Borsten trägt. Dazwischen liegen die paarigen Vaginalplatten, die je 12–13 kurze Dornborsten und an ihrem dorsalen Pol je eine Langborste und eine bis drei Mikroborsten (Sensillae trichodeae) tragen (Abb. 3b, c). Die beiden Vaginalplatten hängen durch eine weiche, mit vielen Chitinschuppen versehene Verbindung, die sog. Vulva, zusammen.

*Innere Genitalien* (Weichteile): Sie bestehen aus dem muskulösen Uterus, dem Oviductus, der sich proximal spaltet, um den Kontakt zu den beiden Ovarien herzustellen. Am Übergang Uterus-Oviductus befindet sich ventral das spiralförmig gewundene Receptaculum seminis, und dorsal entspringen die je paarigen Parovarien und Spermatheken.

Sämtliche für die quantitative Auswertung verwendeten Einzelteile, wie Langborsten oder Mikroborsten, Sklerit u. ä., sind in den Abb. 2 und 3 berücksichtigt. Die quantitativen Leistungen von Genitalscheiben *in situ* sind aus der Tab. 2 ersichtlich.

### 3.1.2. Die Terminalien der Mutanten *dsx*, *ix*, *tra* und *tra-2*

- a) Die Mutante doublesex (*dsx*) (vgl. Abb. 4)

Die auf dem 3. Chromosom liegende Mutation *dsx* erzeugt im homozygoten Zustand sowohl bei XX- als auch bei XY-Individuen sterile, intersexuelle Tiere mit männlichen und weiblichen Merkmalen. Die Phänotypen solcher *dsx/dsx*-Fliegen wurden von Hildreth (1965) und Schmid (1977) detailliert beschrieben. Dabei

wurden zwischen  $XX; dsx/dsx$ - und  $XY; dsx/dsx$ -Tieren keine wesentlichen Unterschiede beobachtet, außer daß bei  $XX$ - etwas mehr weibliche Genitalien entstehen als bei  $XY$ -Fliegen. Charakteristisch für den Genotyp  $dsx/dsx$  ist die große Variabilität seiner Ausprägung. So kann man von Fliegen mit bilateralsymmetrisch ausgebildeten äußeren Genitalien bis zu Individuen mit völlig asymmetrisch geformten Hartteilen, z. B. mit nur einem halben Genitalbogen, einer Lateralplatte und einem Clasper, verschiedene Zwischenstufen finden. Vor allem die inneren Genitalien sind sehr variabel. Meist beobachtet man einen fast kompletten männlichen Weichteilsatz. Es treten aber auch Tiere mit je einem fast vollständigen Satz beider Geschlechter auf, bis zu solchen mit nur sehr wenigen oder gar keinen Elementen der inneren Genitalorgane. In Abb. 4 ist ein häufiges *doublesex*-Beispiel dargestellt, Tab. 2 enthält die quantitativen Entwicklungsleistungen von 22  $XX; dsx/dsx$ - bzw. 20  $XY; dsx/dsx$ -Fliegen. Zusammengefaßt läßt sich der *dsx-Phänotyp* folgendermaßen beschreiben:

**Analien:** Männlicher Analplattentyp (links/rechts-Orientierung) mit eher weiblichem Borstenmuster (Borstenzahl, Langborsten), doch kann man auch männliche (schlanke) und intermediäre Borsten finden. Die beiden Analplatten sind in rund 90 % der Fälle durch eine dünne Chitinbrücke dorsal verbunden. Der Enddarm ist normal ausgebildet.

**Äußere Genitalien:** Auf den ersten Blick erkennt man die Dominanz der männlichen Merkmale, obschon die Segmentierung des Abdomens weiblich ist (6., 7. und 8. Tergit sind vorhanden). Alle Tiere besitzen gut ausgebildete 8. Tergiten, aber mit einer gegenüber normalen Weibchen stark reduzierten Borstenzahl, besonders im  $XY; dsx/dsx$ -Tier. Während der Genitalbogen normal groß, aber ohne Öhrchen ausgebildet ist, beobachtet man in den Lateralplatten, die stets einen stark verkleinerten *Processus lateralis* haben, eine um 16 % geringere und in den Claspers eine um 18 % geringere Borstenzahl als beim normalen Männchen. Weil *dsx*-Clasperborsten länger und schlanker sind als im Wildtyp, ist eine Unterscheidung in Feld- und Kammzähne sowie die Bestimmung der genauen Langborstenzahl oft sehr schwierig. Eine ähnliche Situation besteht bei den Vaginalplatten. In manchen Fällen wären sogar die stark verlängerten Dornborsten schwer von Clasperborsten zu unterscheiden, wenn nicht ihre deutliche Anordnung auf der Platte oder auch das gleichzeitige Vorkommen von Mikroborsten festgestellt werden könnte. Die dazwischenliegende Vulva ist verkleinert und meist ohne die typischen Chitinschuppen. Vom Penisapparat sind immer nur Rudimente vorhanden. Der Hypandriumschild sowie einige Borsten der Median- und Lateralhöcker (letztere häufiger) sind stets vorhanden, Hypandriumhaare und das Apodem aber nie. Ein größeres Penismantelfragment, etwas Penisbasis und zwei Dorsalparamerenfragmente werden fast immer gebildet, jedoch nur sehr selten Fragmente von Ventralparameren. Von den 42 untersuchten *dsx*-Fliegen fand ich – in Übereinstimmung mit Baker und Ridge (1980) sowie Epper (1981) – bei 13 Tieren (2  $XY; dsx/dsx$  und 11  $XX; dsx/dsx$ ) einen rudimentären sekundären Penisapparat (Penismantel-, Dorsalparameren- und Penisbasisfragmente), welcher in der Regel in der Vulva oder im distalen Uterusbereich zwischen den Vaginalplatten lag. Interessanter-

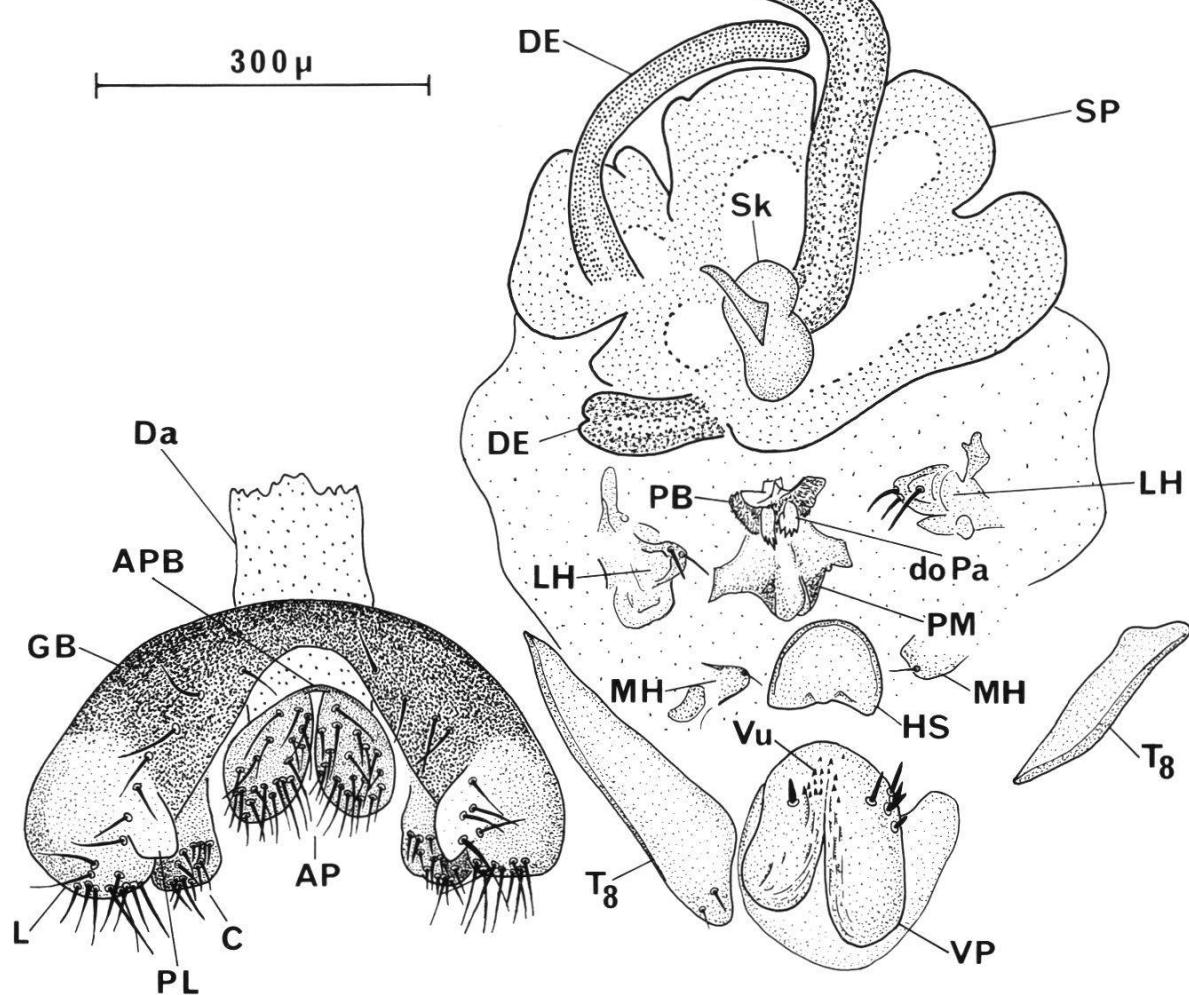
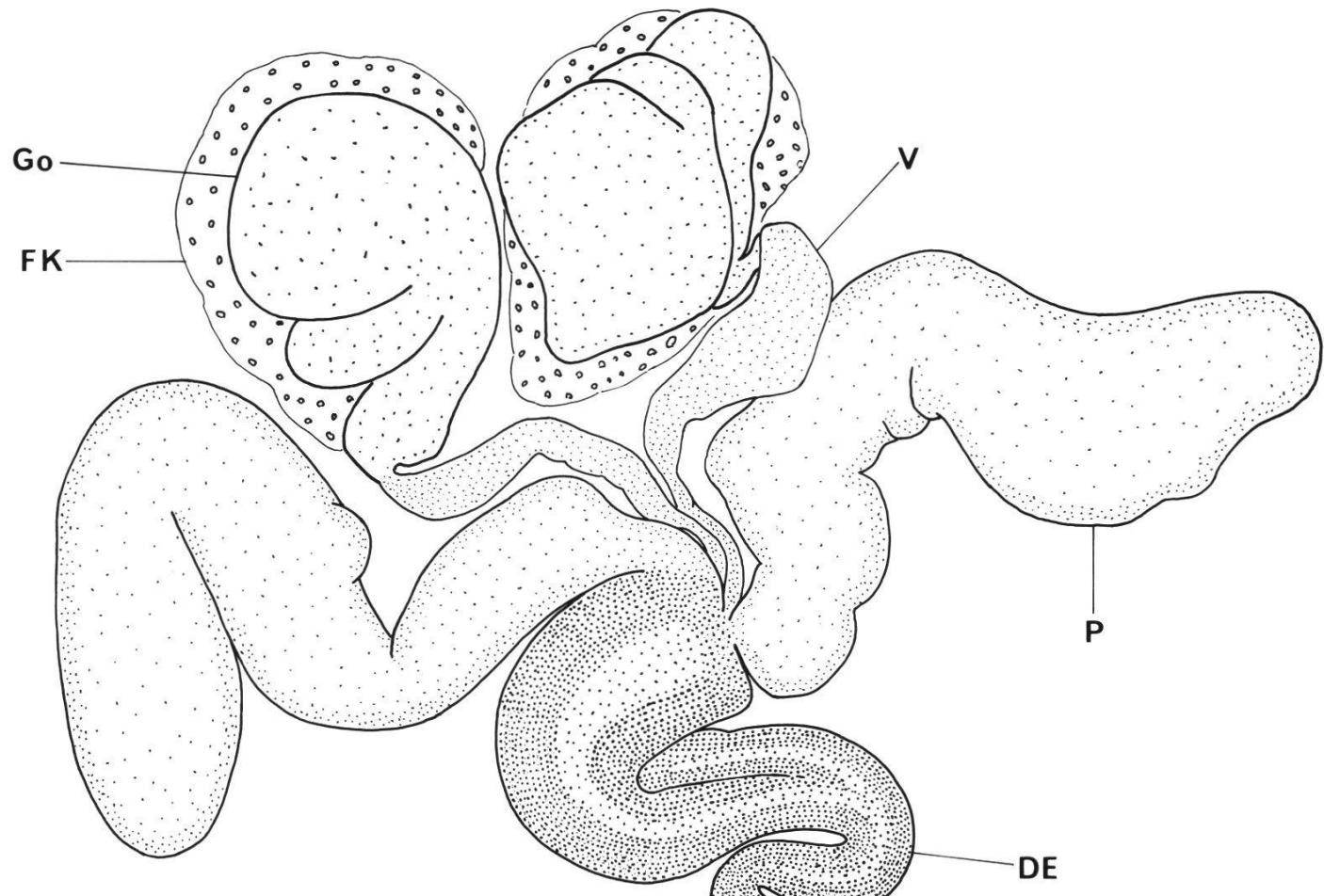


Abb. 4: Die Terminalien der Mutante *doublesex*:  
Zeichnung eines Totalpräparates des Genotyps XY; *dsx/dsx*

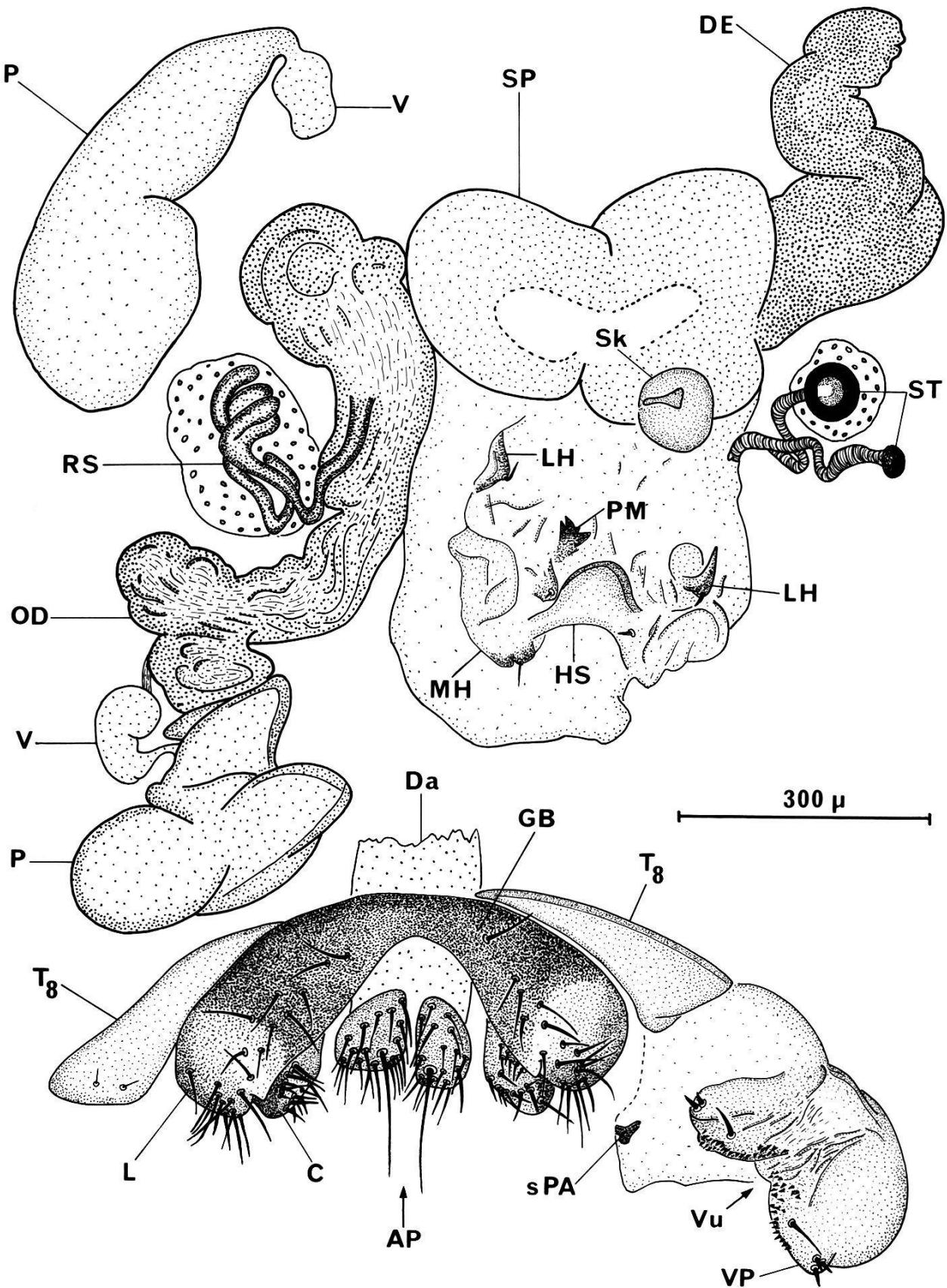


Abb. 5: Die Terminalien der Mutante *intersex*:  
Zeichnung eines Totalpräparates des Genotyps  $XX; ix/ix$

weise waren in 8 dieser 13 Fliegen auch mehr weibliche Strukturen vorhanden als in einem durchschnittlichen *dsx*-Tier, nämlich ein gut ausgebildetes Receptaculum seminis an einem verkleinerten Uterus.

*Innere Genitalien:* Auch hier überwiegen die männlichen, qualitativ meist vollständigen Genitalien, wobei die Form der Samenpumpe und ihres Skleriten am stärksten vom normalen Männchen abweicht. Die auftretenden weiblichen Genitalien sind weniger vollständig (Frequenzwerte in Tab. 2) und deutlich kleiner (Uterus, Oviductus) als im normalen Weibchen. Selten treten Receptaculum seminis und ganz spärlich eine Spermatheke auf, aber dann meist in ihrer normalen Form und Größe. Die ebenfalls seltenen Parovarien haben zwar eine normal große Drüsenkugel, doch sind ihre Schläuche sehr klein oder sie fehlen ganz.

### b) Die Mutante intersex (*ix*) (vgl. Abb. 5)

Die Mutation *ix* liegt auf dem 2. Chromosom und lässt im homozygoten Zustand aus XX-Larven ebenfalls intersexuelle Fliegen mit männlichen und weiblichen Merkmalen entstehen. *XY; ix/ix*-Tiere werden von dieser Mutation nicht betroffen. Der *ix*-Phänotyp wurde erstmals von Morgan *et al.* (1943), dann von Kroeger (1959) und neuerdings von Andersen (1979) ausführlich beschrieben. Abb. 5 zeigt ein häufiges *ix*-Beispiel, und die quantitativen Leistungen von 17 *XX; ix/ix*-Fliegen sind in Tab. 2 zusammengestellt:

*Analien:* Wegen der links/rechts-Orientierung würde man einen männlichen Analplattentyp vermuten, doch sind das Vorkommen von Langborsten sowie vor allem die Borstenzahl eher weiblich. Eine dorsale Chitinbrücke kommt viel weniger häufig (in 18 %) vor als im *dsx/dsx*-Tier (ca. 90 %). Der Enddarm ist normal ausgebildet.

*Äußere Genitalien:* Der 8. Tergit, der Genitalbogen (ohne Öhrchen), die Lateralplatten (praktisch ohne *Processus lateralis*), Claspers und Vaginalplatten sind stets vorhanden, jedoch mit z. T. wesentlich kleinerer Borstenzahl als im entsprechenden Wildtyp. Der Penisapparat ist sehr stark reduziert. Nur ein kleiner Hypandriumschild, einige Hypandriumborsten, kleine Penismantelfragmente sowie sehr wenig Penisbasis sind fast immer feststellbar, aber nie Hypandriumhaare, Apodem und Parameren. Winzig kleine Penisbasisfragmente eines sekundären Penisapparates wurden nur in 3 der 17 untersuchten Fliegen gefunden.

*Innere Genitalien:* Männliche und weibliche Weichteile sind etwa gleich stark reduziert (Frequenzwerte in Tab. 2), doch sind betreffend ihrer Form und Größe die weiblichen Organe normaler als die männlichen. Überraschend ist das häufige Auftreten von Spermatheken (74 %), die – in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Andersen (1979) sowie von Schmid (1977) an *dsx/dsx*-Tieren – oft im sog. «genital knob» (Newby, 1942) liegen.

*Zusammenfassend:* Obschon die äußeren männlichen Genitalien konstant auftreten und die abdominale Pigmentierung männlich ist, scheinen *XX; ix/ix*-Fliegen weiblicher zu sein als *dsx/dsx*-Fliegen. Die Segmentierung des Abdomens ist ebenfalls weiblich (6., 7. und 8. Tergit vorhanden). Wie bei *doublesex* (Schmid, 1977) ist

auch bei *intersex* (Andersen, 1979) die genetische Expression quantitativ stark von der Aufzuchttemperatur abhängig (Borstenzahl, Weichteilgrößen). Ich war jedoch bestrebt, diese Variabilität durch eine konstante Zuchttemperatur von 25°C möglichst klein zu halten.

c) Die beiden *transformer*-Mutanten *tra* und *tra-2* (vgl. Abb. 6)

Morgan und Sturtevant (1943) bzw. Sturtevant (1945) beschrieben erstmals eine auf dem 3. Chromosom liegende, rezessive Mutation, die XX-Individuen zu morphologisch wie physiologisch normalen, jedoch sterilen Männchen transformiert. Interessanterweise haben solche «Pseudomännchen» die Körpergröße eines normalen Weibchens. Ihr Abdomen ist männlich segmentiert und pigmentiert, und sie tragen am 1. Beinpaar einen normalen Geschlechtskamm. Die *tra*-Mutation hat auf die Männchen offenbar keinen Einfluß, da  $XY; tra/tra$ -Tiere völlig normale, fertile Männchen sind.

Auch die von Watanabe (1975) beschriebene, auf dem 2. Chromosom liegende, rezessive Mutation *tra-2* transformiert XX-Tiere zu vollständigen Männchen. Ein von Fujihara *et al.* (1978) beschriebenes Allel  $tra-2^{OTF}$  wandelt XX-Tiere nur teilweise zu sterilen Männchen um; diese Individuen weisen noch ganz wenige weibliche Merkmale auf, wie z. B. Borsten auf dem 6. Sterniten, der bei normalen Männchen ja borstenlos bleibt. Manchmal entwickeln sich bei  $tra-2^{OTF}$ -Fliegen sogar ovarienartige Gonaden mit verschiedenen Oocytenstadien. Im Gegensatz zu  $XY; tra/tra$ - sind  $XY; tra-2/tra-2$ -Männchen steril. In Abb. 6 sind die Genitalapparate von *tra* und *tra-2* zusammengestellt, und die quantitativen Angaben von je 15  $XX; tra/tra$ - und  $XX; tra-2/tra-2$ -Fliegen finden wir in Tab. 2.

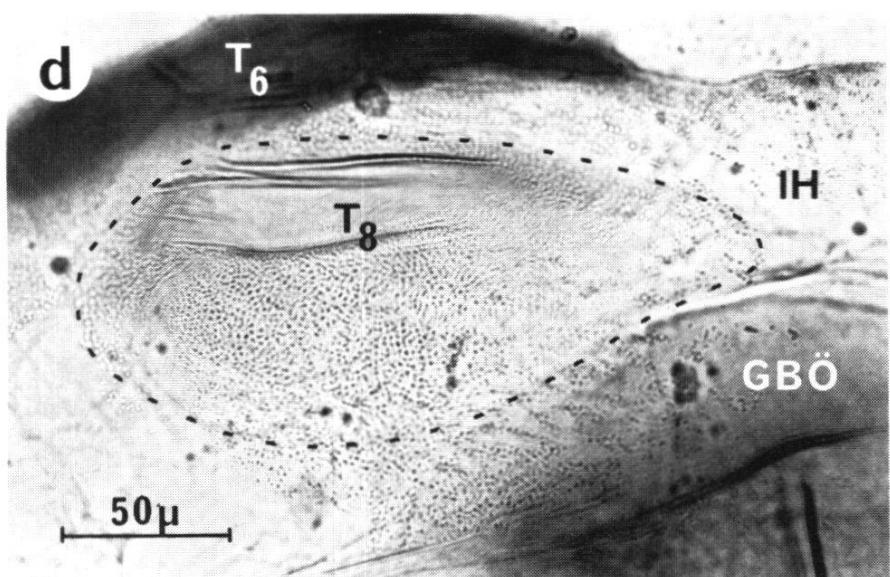
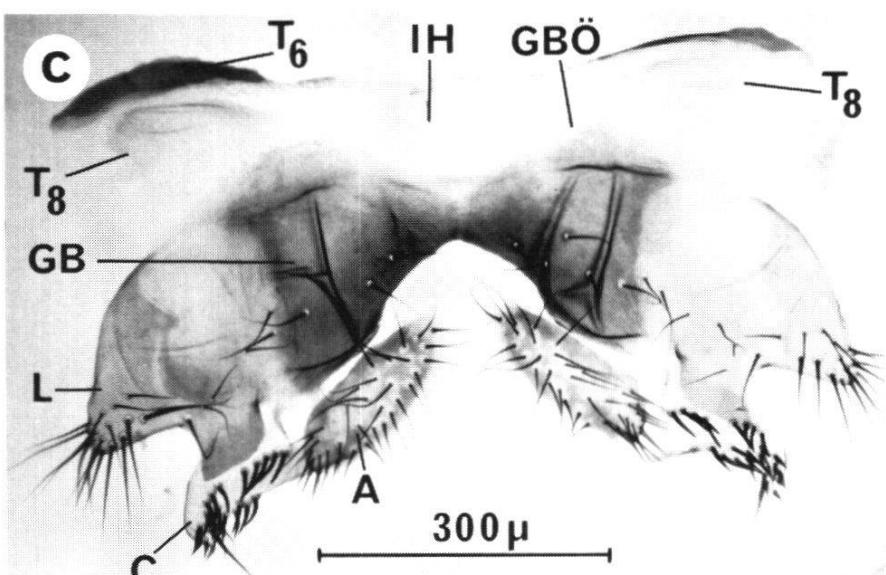
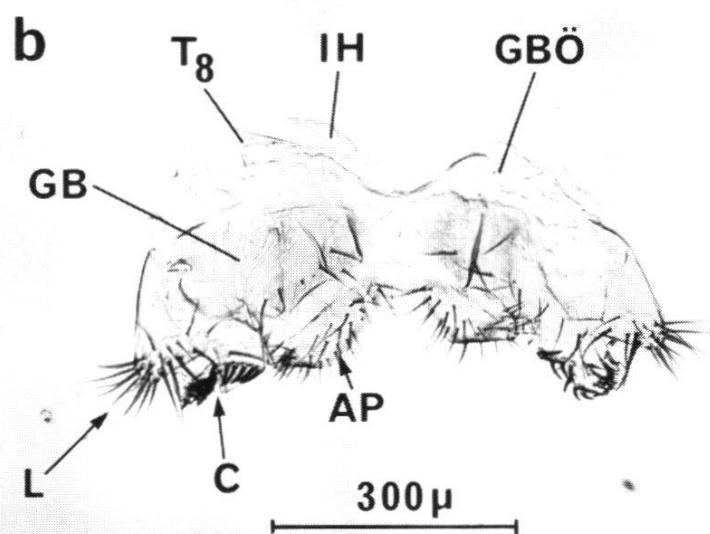
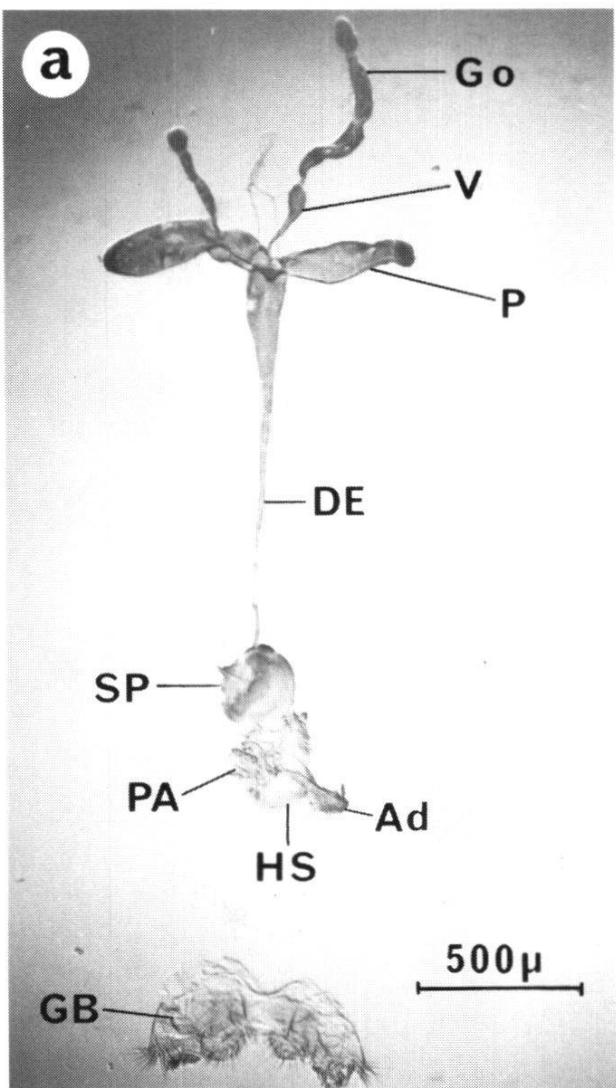


Abb. 6: Die Terminalien der *transformer*-Mutanten

### 3.2. Die Morphologie der Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven

#### 3.2.1. Die Wildtyp-Genitalscheiben

Die im 13. Larvalsegment (Vogel, 1977) direkt vor dem Enddarm liegende und durch den sog. Stiel mit der Epidermis verbundene Genitalscheibe weist in der verpuppungsreifen Larve erhebliche Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern auf. Abb. 7 und 8 zeigen die beiden Scheiben im Rasterelektronenmikroskop. Schon äußerlich fällt die stärker gewölbte Form der weiblichen Scheibe auf. Die beiden dorsocranialen Spalten, also die äußerlich sichtbare Grenze zwischen mesodermalem und ektodermalem Gewebe (Ehrensperger, 1972), sind nur in der männlichen Scheibe feststellbar. Entfernt man die Dorsalwand (früher Caudalwand), so erkennt man an der inneren Morphologie die Hauptunterschiede, die schon im Durchlichtmikroskop ohne weiteres sichtbar sind (vgl. Abb. 10 a und b). Wir sehen in der männlichen Scheibe die beiden großen anteriores Cranialbulbi (früher Dorsalbulbi), d. h. die Anlage der Genitalien sowie die paarigen Lateralbulbi, welche die Anlage des Genitalbogens und des dorsalen Lateralplattenteils enthalten (Ehrensperger, 1972). In der Mitte liegt das nach neueren Ergebnissen (Epper, 1981; Epper und Nöthiger, 1982) als das unterdrückte weibliche Genitalprimordium aufgefaßte wurstförmige Gebilde, die sog. W-Zone. Diese entspricht in der weiblichen Scheibe den beiden großen, praktisch die ganze Scheibe ausfüllenden Ventralbulbi, die die Anlage der Genitalien enthalten (Epper, 1980). In vergrößerten, aufgebrochenen Scheiben erkennen wir außerdem die beiden die Genitalscheiben bildenden Gewebe, nämlich das einschichtige, aus säulenartig angeordneten Zellen bestehende Scheibeneipithel sowie die adepithelialen Zellen (Poodry und Schneiderman, 1970; Ursprung, 1972; Laugé, 1975, 1982; Madhavan und Schneiderman, 1977; Littlefield und Bryant, 1979 a). Nach Laugé (1975, 1982) ist das Scheibeneipithel ektodermalen Ursprungs und bildet die chitinigen Hartteile, während die adepithelialen Zellen mesodermaler Herkunft sind und – wenigstens beim Männchen – an der Bildung der Weichteile des Genitalapparates (mit Ausnahme des Enddarms) beteiligt sind (Ehrensperger, 1972). Der Verlauf der Grenze zwischen diesen beiden Geweben ist vor allem in Sagittalschnitten gut erkennbar (vgl. Abb. 11 a und b). Die von Ursprung und Schabtach (1968) als «non-cellular-envelope» oder von Poodry und Schneiderman (1970) bei der Beinscheibe als Basalmembran bezeichnete Hülle umgibt die ganze Genitalscheibe. Sie schrumpft offenbar während der Präparation für das REM ziemlich stark (siehe Abb. 7c). Ich habe dieses Artefakt öfters, aber immer nur auf der Ventalseite der Scheibe festgestellt. Daher führe ich es darauf zurück, daß die rundlich bis spindelförmigen und locker angeordneten adepithelialen Zellen untereinander und zur Basalmembran keine «Haftstellen» haben, im Gegensatz zu den Scheibeneipithelzellen, die untereinander feste Zellkontakte bilden (Poodry und Schneiderman, 1970; Ursprung, 1972; Eichenberger-Glinz, 1979) und daher die Basalmembran gestrafft halten können. Der von Poodry und Schneiderman (1970) für die Beinscheibe verwendete und von Littlefield und Bryant (1979 a) für

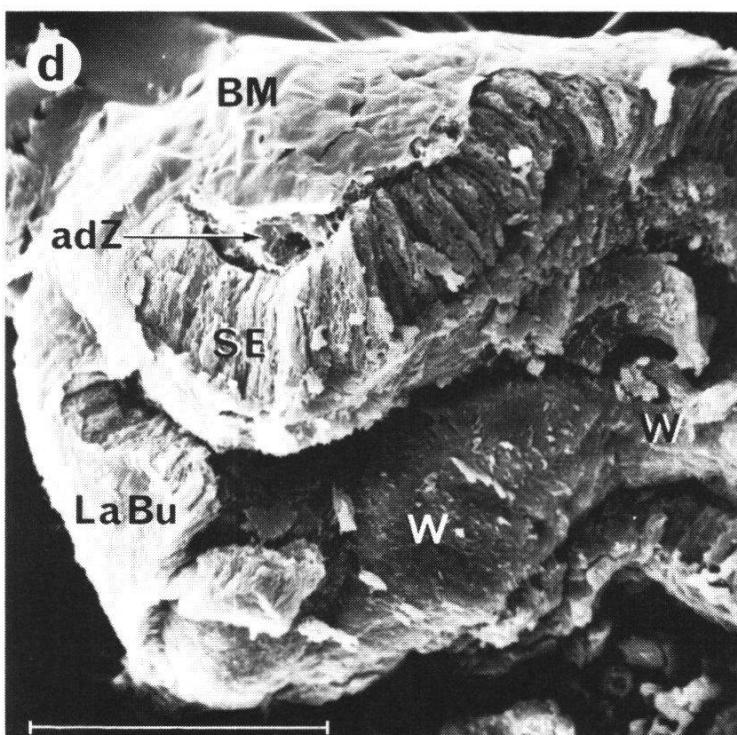
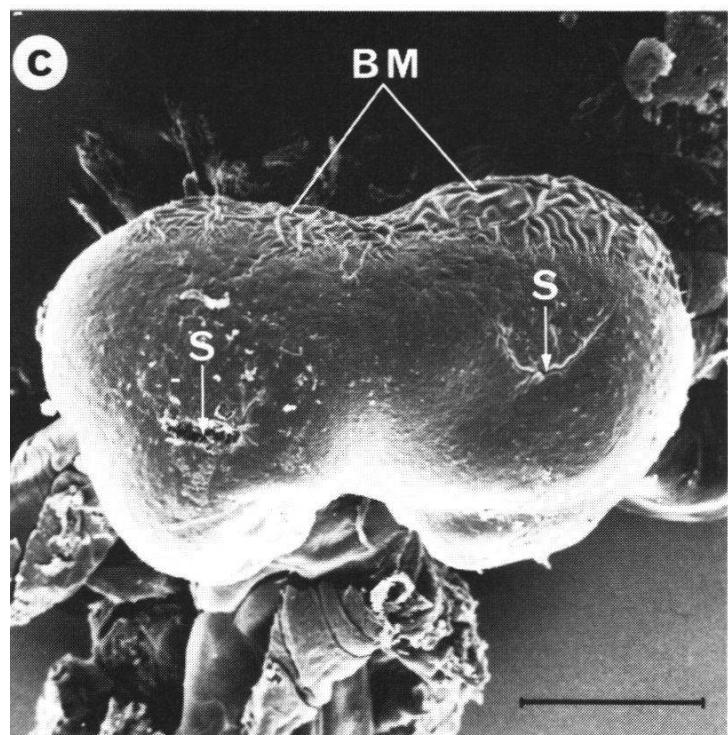
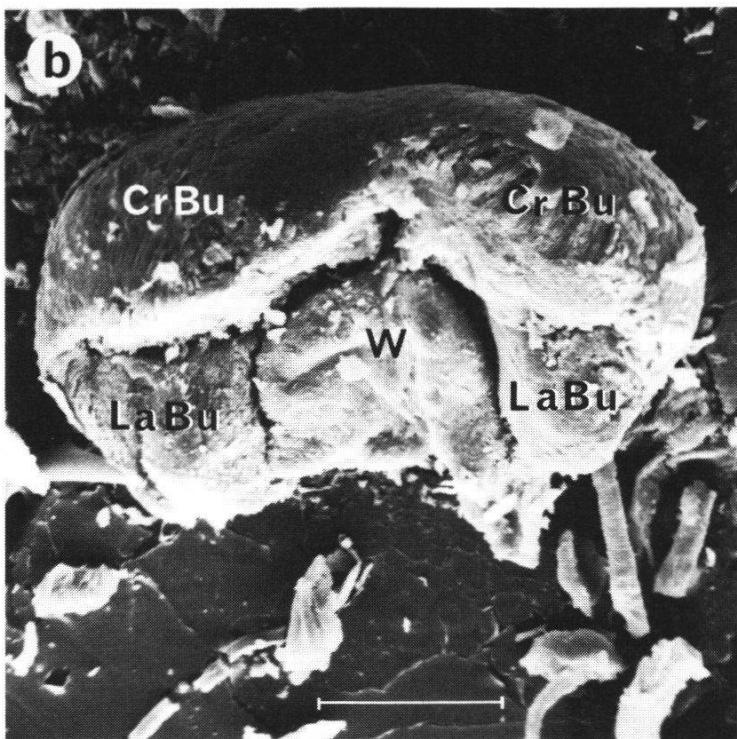
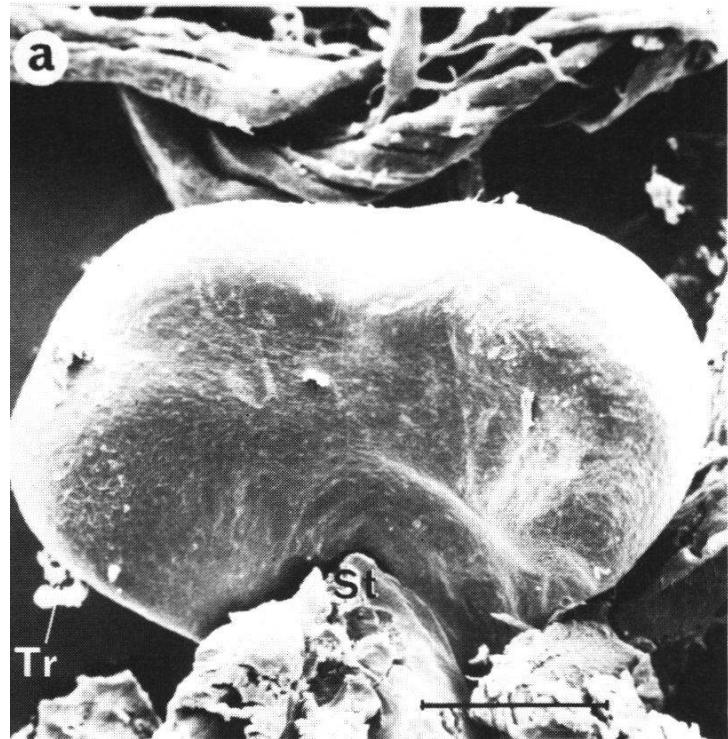


Abb. 7: Morphologie der männlichen Wildtyp-Genitalscheibe (REM-Bilder)

- Dorsalansicht der Genitalscheibe einer 120 h alten Larve
  - Dieselbe Ansicht nach Entfernung der Dorsalwand
  - Dorsocranialansicht
  - Detail einer Genitalscheibe mit aufgebrochenem linken Cranialbulbus
- Vergleichsstrecke =  $50\mu$

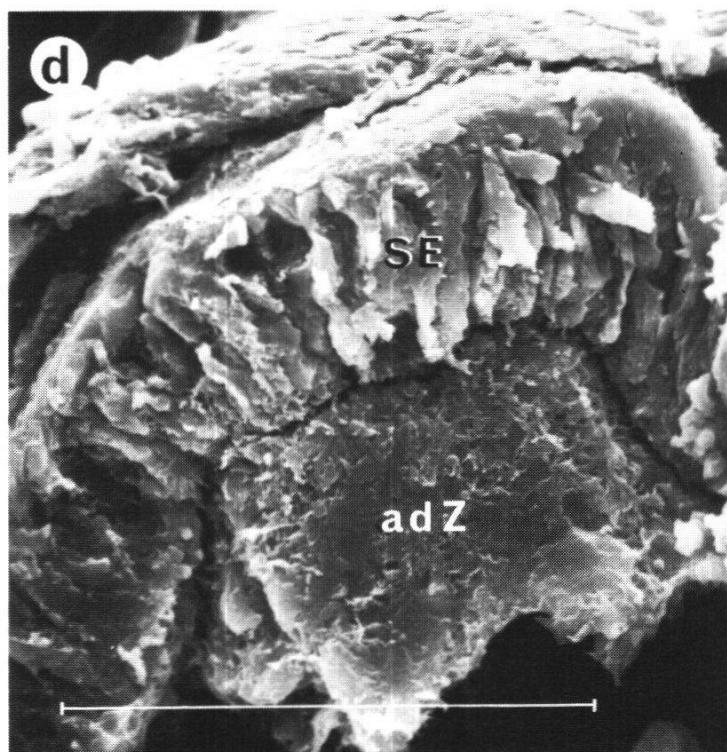
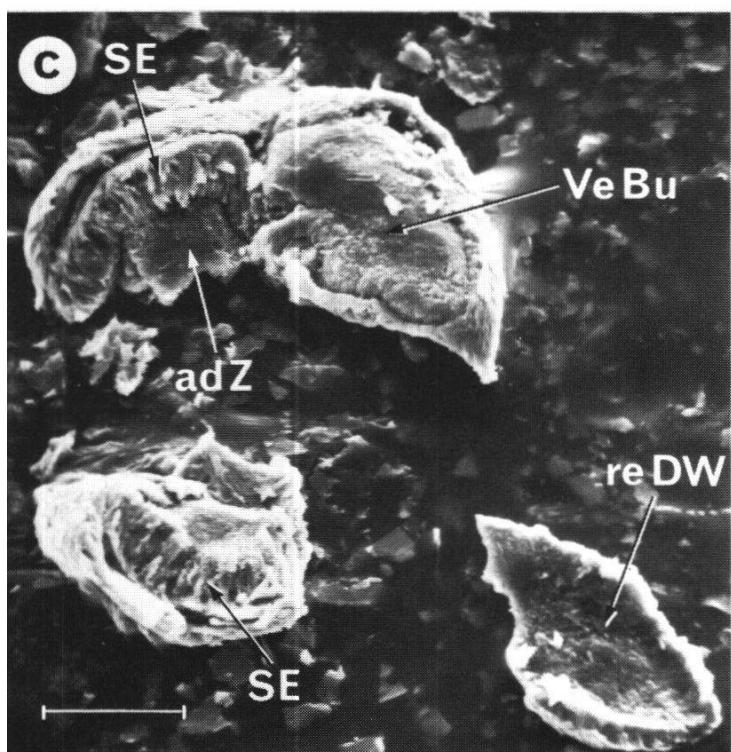
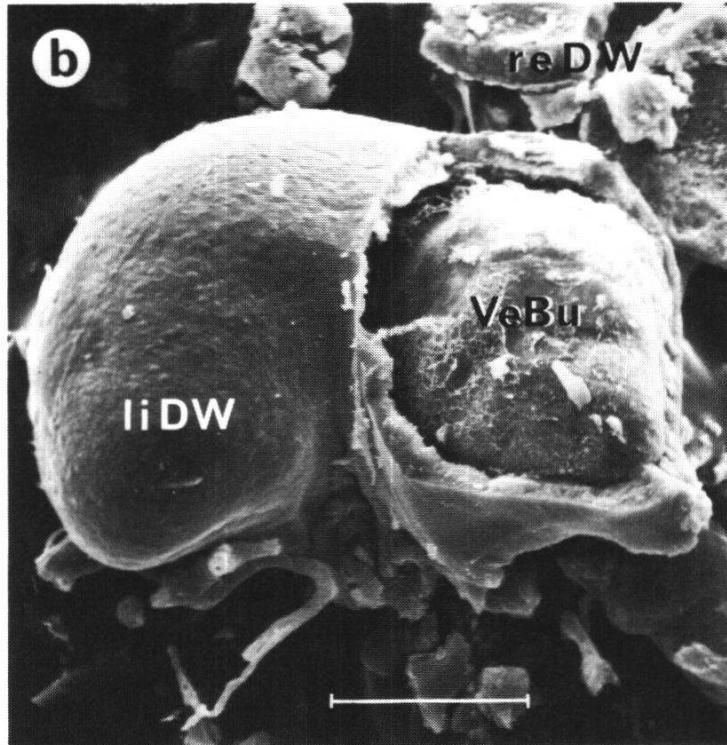
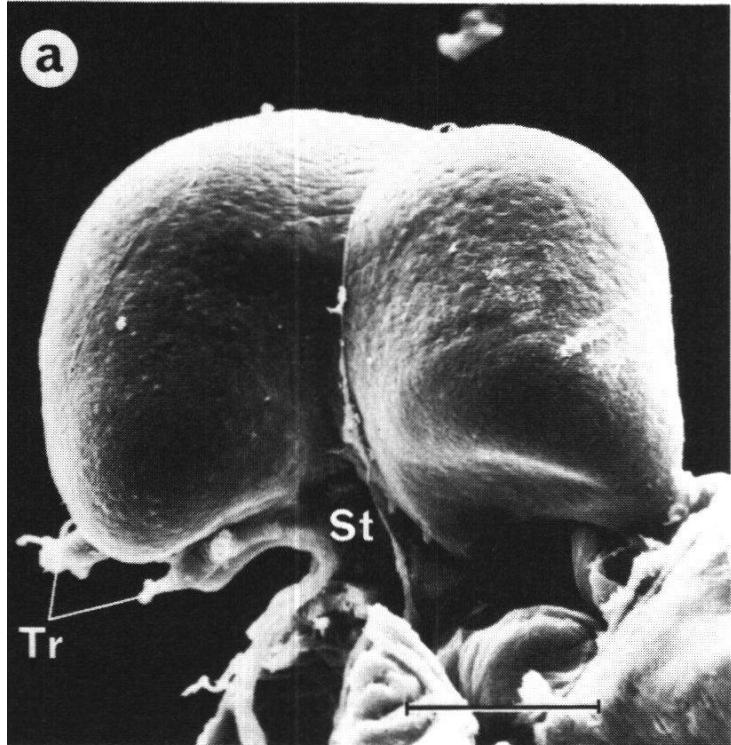


Abb. 8: Morphologie der weiblichen Wildtyp-Genitalscheibe (REM-Bilder)

- Dorsalansicht der Genitalscheibe einer 120 h alten Larve
  - Dieselbe Genitalscheibe nach Entfernung der rechten Dorsalwandhälfte
  - Geöffnete Genitalscheibe
  - Detail von c): Aufgebrochener Ventralbulbus
- Vergleichsstrecke =  $50 \mu$

das dünne Verbindungsstück zwischen Analplattenprimordium und männlichem Genitalprimordium übernommene Begriff der «Peripodialmembran» ist bei der Genitalscheibe nicht gleich verwendbar. Dieser anteriore Teil der Dorsalwand, der zwar in der männlichen Genitalscheibe kein Primordium enthält (vgl. Abb. 16) sollte eigentlich besser Perigenitalmembran genannt werden. Diese im Stereomikroskop durchsichtige Haut erscheint im Sagittalschnitt als dünnes, einschichtiges Epithel (Abb. 11 a, g). Da sich jedoch Bein- und Genitalscheibe in Symmetrie, Morphologie und im pupalen Evaginationsprozeß grundsätzlich unterscheiden, scheint mir der Ausdruck «Peripodialmembran» für die Genitalscheibe nicht angebracht.

### 3.2.2. Die Genitalscheiben der Mutanten *dsx*, *ix*, *tra* und *tra-2*

#### a) Die *doublesex*-Genitalscheibe

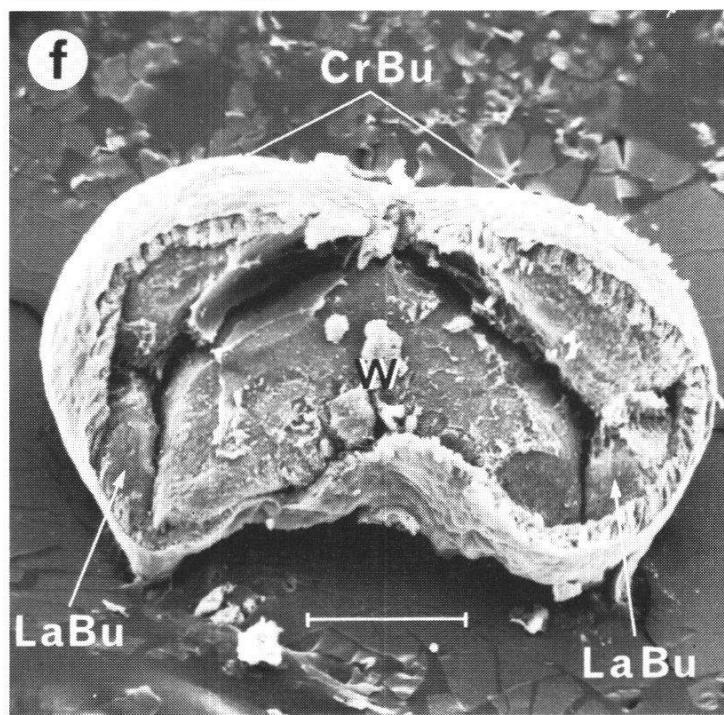
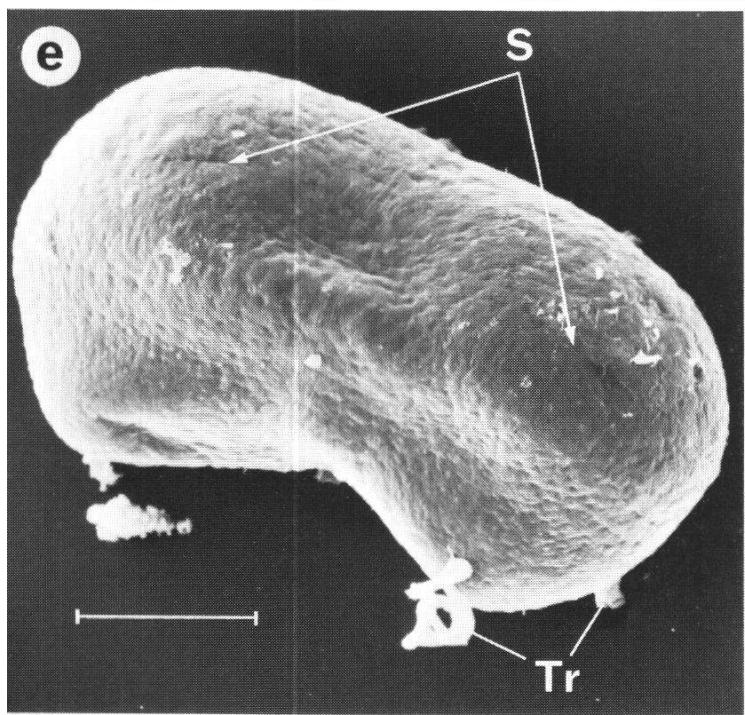
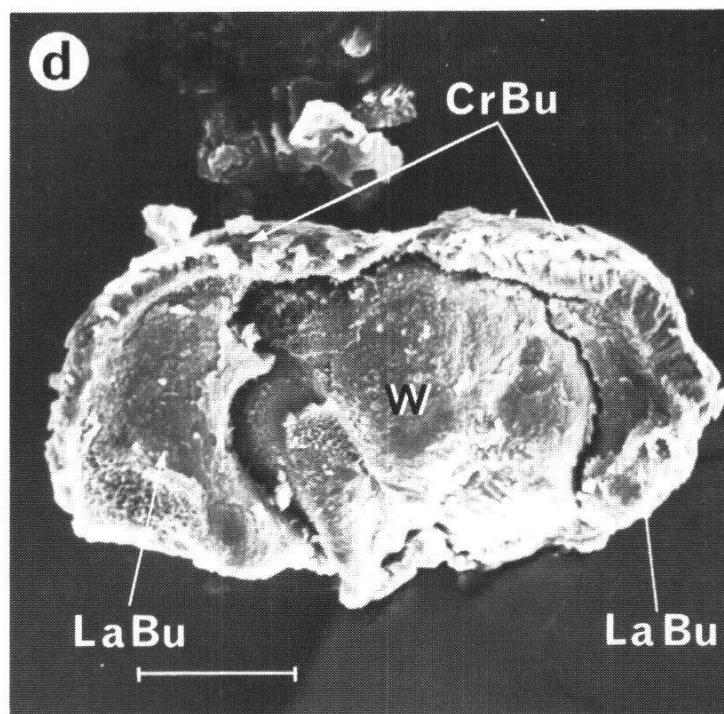
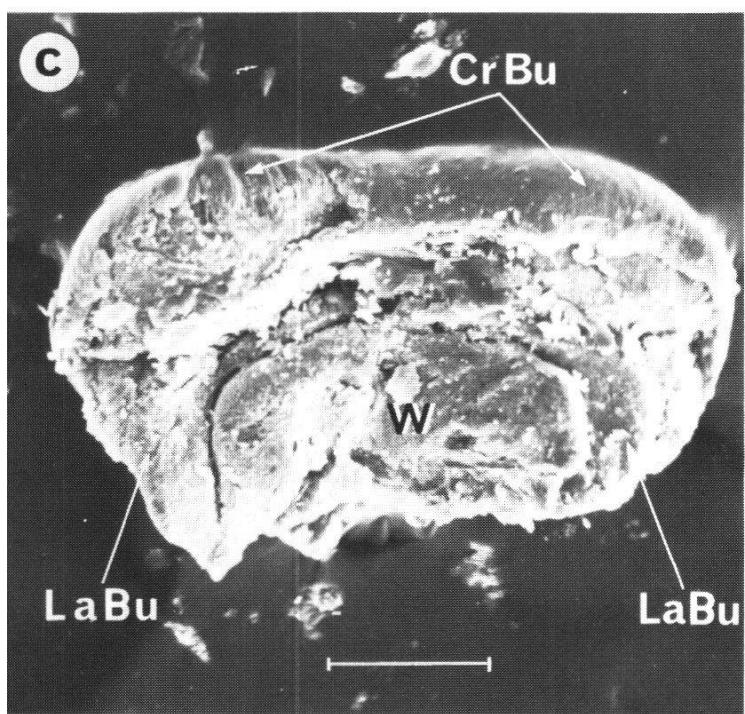
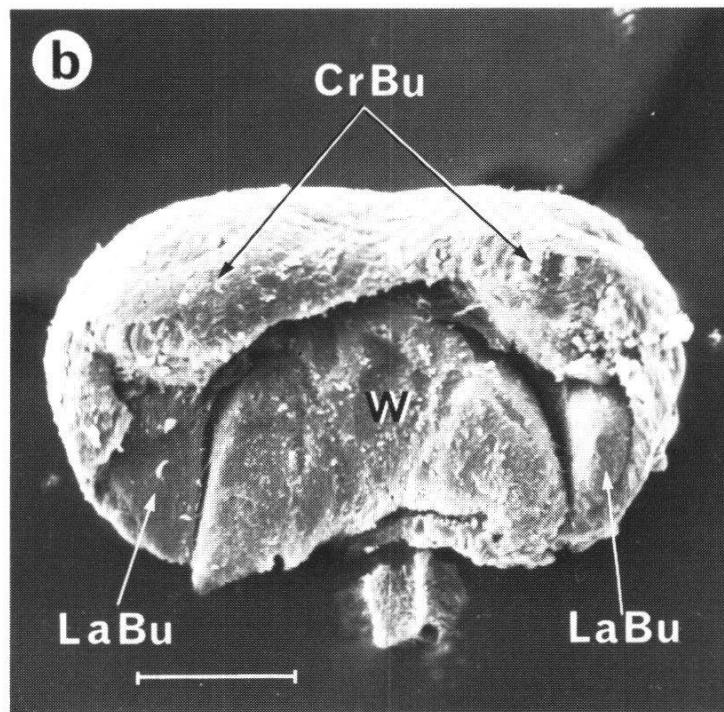
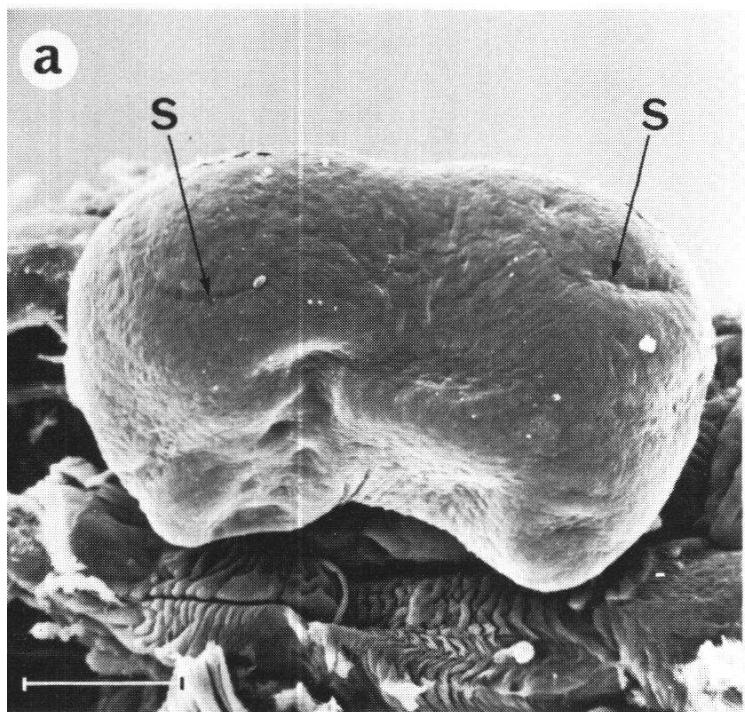
Schmid (1977) hat erstmals die Genitalscheibe aus einer verpuppungsreifen *dsx/dsx*-Larve herausseziert und im Lichtmikroskop eine stark vergrößerte W-Zone beobachtet. Sie entspricht nach Epper (1981) und Epper und Nöthiger (1982) dem weiblichen Genitalprimordium. In Abb. 9 b-d sehen wir verschiedene, geöffnete *dsx*-Genitalscheiben. Auf den ersten Blick fällt die grundsätzlich männliche Form auf. Gegenüber der männlichen Wildtypscheibe weisen aber alle eine deutlich vergrößerte W-Zone auf. Diese Beobachtung konnte Epper (1980, 1981) an der *dsx<sup>D</sup>*-Scheibe ebenfalls machen. Entsprechend der großen Variabilität der Ausprägung der *dsx*-Mutation in der Fliege (Kap. 3.1.2.a) stellte ich deutliche morphologische Unterschiede bei *dsx*-Genitalscheiben fest: Symmetrische Genitalscheiben mit kleinem, mittlerem oder sehr großem weiblichen Genitalprimordium (Abb. 9 b, c, d) bis zu völlig asymmetrischen Genitalscheiben (Tab. 4). Diese Variabilität der Genitalscheibenmorphologie war sowohl im *XY; dsx/dsx*- wie auch im *XX; dsx/dsx*-Tier beobachtbar. Abb. 11 c und 11 d zeigen die Genitalscheibensagittalschnitte dieser beiden Genotypen.

#### b) Die *intersex*-Genitalscheibe

Von der Anatomie einer *XX; ix/ix*-Fliege her gesehen müßte man auch hier eine intermediäre Genitalscheibe mit männlicher Grundform und großer W-Zone finden. Das *intersex*-Genitalscheibenmodell und ein Blick in die geöffnete *ix*-Scheibe (Abb. 9 f) bestätigen diese Erwartung. Das weibliche Genitalprimordium

Abb. 9: Morphologie verschiedener *doublesex*- (a-d) und *intersex*- (e-f) Genitalscheiben aus 120 h alten Larven (REM-Bilder):

- a) Dorsocranialansicht einer *XY; dsx/dsx*-Scheibe
  - b) Dieselbe Genitalscheibe nach Entfernung der Dorsalwand
  - c) und d): Geöffnete Genitalscheiben mit kleiner (c) bzw. großer (d) W-Zone
  - e) Dorsocranialansicht einer *XX; ix/ix*-Scheibe
  - f) Dieselbe Genitalscheibe nach Entfernung der Dorsalwand
- Vergleichsstrecke = 50  $\mu$



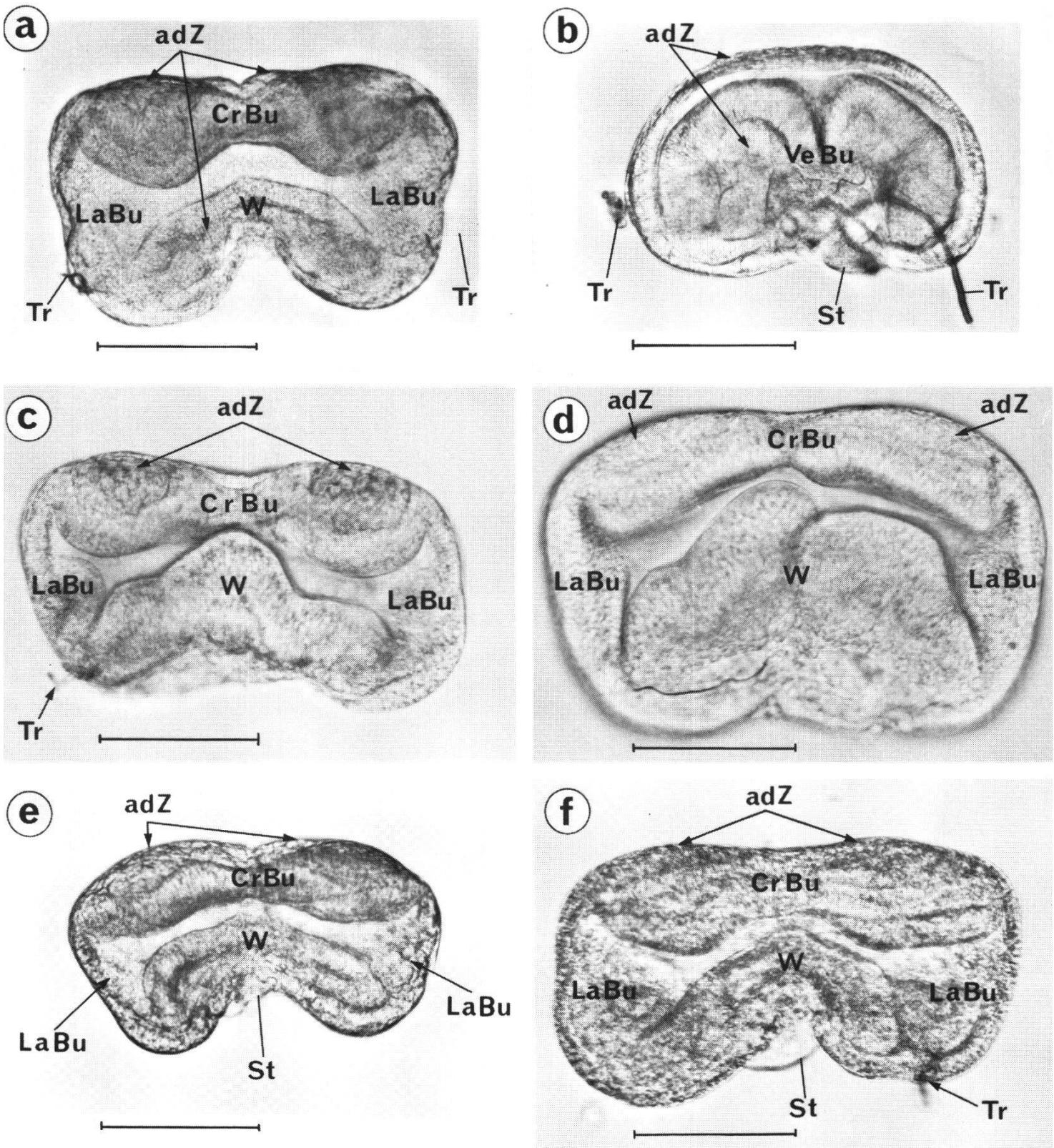


Abb. 10: Lichtmikroskopischer Vergleich der Genitalscheiben aus verpuppungsreifen Larven verschiedener Genotypen: a) XY; *dsx*+/+, b) XX; *dsx*+/+, c) XY; *dsx*/*dsx*, d) XX; *ix*/*ix*, e) XX; *tra*/*tra*, XX; *tra-2*/*tra-2*, Vergleichsstrecke = 100 μ, oben ist *anterior* und unten *posterior*

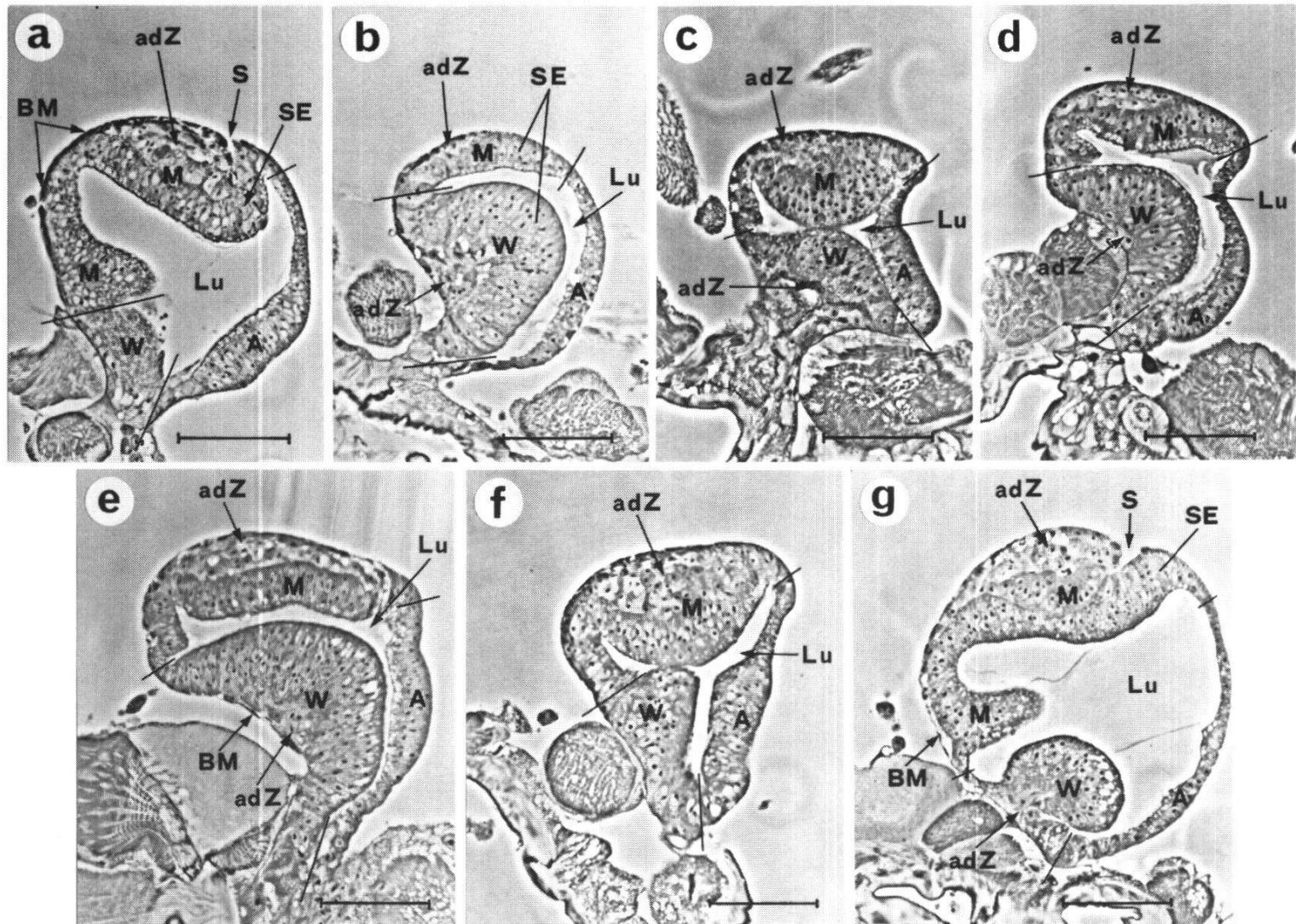


Abb. 11: Phasenkontrastaufnahmen von Sagittalschnitten durch Cranial- und Lateralbulbus der Genitalscheiben aus verpuppungsreifen Larven verschiedener Genotypen: a) XY; +/+, b) XX; +/+, c) XY; *dsx*/*dsx*, d) XX; *dsx*/*dsx*, e) XX; *ix*/*ix*, f) XX; *tra*/*tra*, g) XX; *tra-2*/*tra-2*, die Unterteilung in A-, M- und W-Zone ist durch Striche angedeutet, Vergleichsstrecke = 50  $\mu$

der *ix*-Scheibe ist aber durchschnittlich noch größer als in der *dsx*-Scheibe, so daß die *intersex*-Scheibe die größte von allen untersuchten Genitalscheiben ist (Abb. 10).

c) Die Genitalscheiben der transformer-Mutanten *tra* und *tra-2*  
 Analog der Morphologie von transformer-Pseudomännchen XX; *tra*/*tra* und XX; *tra-2*/*tra-2* können wir auch in den Genitalscheiben eine völlig männliche Anatomie beobachten (Abb. 10e, f und 11f, g), nämlich paarige Cranial- und Lateralbulbi sowie eine W-Zone. Diese scheint allerdings häufig etwas größer zu sein als in der normalen Wildtyp-Genitalscheibe bzw. in den Kontrollscheiben XY; *tra*/+ und XY; *tra-2*/+.

### 3.3. Ganzscheibentransplantationen

#### 3.3.1. doublesex-Ganzscheiben

Die Hauptschwierigkeit, die es bei der Fragmentation von *dsx*-Genitalscheiben für die Bestimmung eines Anlageplanes (Kap. 3.4.1.) zu überwinden galt, war die große Variabilität der Ausprägung der *dsx*-Mutation. Deswegen sezierte ich eine große Anzahl von Genitalscheiben aus verpuppungsreifen *dsx/dsx*-Larven heraus, zeichnete bzw. protokollierte ihre Morphologie nach den in 3.2.2. a erwähnten Kriterien und brachte sie anschließend in verpuppungsreifen Larven zur Metamorphose. Aus 74 geschlüpften Fliegen konnte ich 38 *YX; dsx/dsx*- und 36 *XX; dsx/dsx*-Transplantate freisezieren. Ihre Auswertung finden wir in der Tab. 3, zusammen mit den als Kontrolle aufgeführten 15 *XY; dsx/+*- und 17 *XX; dsx/+*-Ganzscheibentransplantaten. Wie schon beim Betrachten der *dsx-in situ*-Präparate (Kap. 3.1.2. a) kann man auch nach der Ganzscheibentransplantation feststellen, daß der *XX; dsx/dsx*-Genotyp mehr weibliche Genitalien hervorbringt als *XY; dsx/dsx*. Gewisse Strukturen werden aber in beiden Genotypen sogar stärker gebildet als *in situ*. So beobachtete ich in *dsx/dsx*-Ganzscheibentransplantaten mehr Hypandriumborsten, deutlich mehr Borsten auf den Plättchen des 8. Tergiten, mehr Uterus und Oviductus sowie häufiger ein Receptaculum seminis und Parovarien. Allerdings waren aber auch die Borsten auf den Vaginalplatten sowie das Vorkommen von Vasa deferentia reduziert (siehe Tab. 3). Ordnet man die Auswertung der Ganzscheibentransplantate nach den vor der Transplantation aufgenommenen Protokollen, erkennt man eine deutliche Korrelation zwischen Genitalscheibenmorphologie und ihrer Entwicklungsleistung. So bringen *dsx/dsx*-Genitalscheiben mit einer sehr großen W-Zone wesentlich mehr weibliche Genitalien hervor als eine durchschnittliche *dsx/dsx*-Genitalscheibe (Tab. 3). Das ist ein weiteres Indiz dafür, daß auch in der *dsx/dsx*-Genitalscheibe die W-Zone das weibliche Genitalprimordium darstellt. Interessant ist auch das häufige Auftreten des sekundären Penisapparates (89 %) in diesen Transplantaten gegenüber einem selteneren Vorkommen (36 %) in Transplantaten aus *dsx/dsx*-Genitalscheiben mit einer mittelgroßen W-Zone. Noch deutlicher wird die Korrelation bei symmetrischen bzw. asymmetrischen *dsx/dsx*-Genitalscheiben. So haben symmetrische Scheiben, wenn sie Lateralplatten und Claspers differenzierten, stets zwei, links-rechts-asymmetrische Scheiben hingegen in 10 von 14 Fällen nur eine Lateralplatte und einen Clasper gebildet. Gleichzeitig war auch eine einseitige Reduktion des Genitalbogens feststellbar (Tab. 4). Die Paragonien und die Vasa deferentia waren zwar auch in 50 % der Fälle nur in der Einzahl vorhanden, doch wich dies nicht besonders von der durchschnittlichen *dsx/dsx*-Genitalscheibe ab. Eigenartig ist die sechs mal (ein *XY; dsx/dsx* und fünf *XX; dsx/dsx*) beobachtete einseitige Verdopplung der Paragonien und davon viermal auch der Vasa. Solche Mehrbildung wurden in Übereinstimmung mit Schmid (1977) gelegentlich auch in *in situ*-Präparaten festgestellt. Die Analien von asymmetrischen Genitalscheiben waren hingegen meist wie in *dsx/dsx*-Fliegen ausgebildet, also symmetrisch und mit der dorsa-

len Analplattenbrücke. In einem Fall sind zwei getrennte Analplatten mit je 23 Borsten und einmal eine große, breite Analplatte mit nur 21 Borsten entstanden. Zusammenfassend kann man feststellen, daß sich die Entwicklungsleistung einer *dsx/dsx*-Genitalscheibe schon aufgrund ihrer Morphologie voraussagen läßt.

Gleichsam als unerwartete Nebenbeobachtung konnte ich bei 10 der 15 *XY; dsx/+*-Ganzscheibentransplantate eine aus der «Ventralseite» herausragende Chitinblase erkennen, welche in früheren Arbeiten nie erwähnt worden ist (vgl. Abb. 27). In Tab. 3 ist diese Blase mit einer Frequenz von 67 % in der  $T_8$ -Zeile eingetragen, womit vorweggenommen ist, daß ich sie als  $T_8$ -Plättchen-Bildung interpretiert habe (siehe Diskussion 4.5.).

### 3.3.2. intersex-Ganzscheiben

Als Kontrolle zu den *ix/ix*-Fragmentationsexperimenten wurden die Genitalscheiben aus 10 verpuppungsreifen *XX; ix/ix*-Larven herausseziert und in gleich alte Wirtslarven transplantiert. Die Auswertung dieser metamorphosierten Transplantate ist in Tab. 3 zusammengestellt. Auf den Analplatten wurden weniger Borsten als *in situ* gebildet. Dagegen tritt die sonst bei *dsx/dsx* übliche Dorsalbrücke viel häufiger auf als *in situ*. Andersen (1979) konnte eine Zunahme dieser bei *ix/ix* weniger häufigen Analplattenbrücke durch Senkung der Zuchttemperatur auf 18 °C beobachten. Ich vermochte sie in nur drei der 17 *in situ*-Präparate (18 %) und in immerhin acht der 10 Transplantate (80 %) festzustellen, eine eigenartige Zunahme, die ich nicht erklären kann. Auffallend sind ferner die Mehrbildungen von inneren männlichen und weiblichen Genitalien. Wie bei *dsx/dsx*- ist auch bei *ix/ix*-Ganzscheibentransplantaten die Borstenzahl auf den Plättchen des 8. Tergiten etwas erhöht. Der sekundäre Penisapparat tritt mit 40 % ebenfalls häufiger auf als *in situ* (18 %).

## 3.4. Fragmentationsexperimente

Zur Bestimmung des dreidimensionalen Anlageplans der bisexuellen Genitalscheibe, wandte ich wie in meiner früheren Arbeit wieder die verfeinerte Fragmentationsmethode an (Ehrenspurger, 1972). Ich wählte als Untersuchungsobjekt die *doublesex*- und die *intersex*-Genitalscheibe. Sie schienen mir deshalb geeignet zu sein, weil einerseits der *dsx/dsx*-Genotyp sowohl die *XX*- als auch die *XY*-Konfiguration betrifft, und andererseits besitzt die *XX; ix/ix*-Genitalscheibe ein sehr großes weibliches Genitalprimordium, was wichtig ist, wenn man darin die topographische Anordnung verschiedener Anlagen des weiblichen Genitalapparates analysieren will. Das Problem der großen Variabilität der *dsx*-Mutation wurde dadurch umgangen, daß vor der Fragmentation stets eine symmetrische Scheibe mit relativ gut entwickeltem weiblichem und männlichem Genitalprimordium (z. B. Abb. 9 b und f) ausgewählt wurde. Zur besseren Erfassung der dreidimensionalen Anatomie dieser Scheiben habe ich zuerst Modelle der *dsx*- und *ix*-Genitalscheiben hergestellt. Die genaue Kenntnis der Genitalscheibenmorphologie ist nämlich für eine optimale, reproduzierbare Fragmentation unbedingte Voraussetzung.

### 3.4.1. Fragmentation der doublesex-Genitalscheibe

Aus 56 verpuppungsreifen *dsx/dsx*-Larven (29 XX und 27 XY) wurden die Genitalscheiben herausseziert und in 10 definierte Fragmente zerlegt (Schnittführung siehe Abb. 12). XX; *dsx/dsx*-Fragmente, markiert mit  $y^+$ , wurden in gleich alte *yellow*-Beinscheiben und XY; *dsx/dsx*-Fragmente, markiert mit  $y$ , in *ebony*-Beinscheiben eingepackt und anschließend in verpuppungsreife Wildtyp-Larven transplantiert. Nach der Metamorphose der Wirtstiere konnte ich in 390 geschlüpften Fliegen 238 metamorphosierte Genitalscheibenfragmente wiederfinden. Davon verwendete ich allerdings nur 191 für die genauere Auswertung, das sind 36,6 % der ursprünglich transplantierten 522 Genitalscheibenstückchen. Die Identifikation der gebildeten Genitalscheibenstrukturen war nicht immer eindeutig, so daß ich Zweifelsfälle für die Ermittlung der Resultate ausschloß. Da ich bei Ganzscheibentransplantationen keine qualitativen Unterschiede zwischen XX; *dsx/dsx* und XY; *dsx/dsx* beobachten konnte, habe ich die Werte der beiden Karyotypen zusammengefaßt. In Abb. 12 sind die q-Werte der Fragmente aus der linken und rechten Genitalscheibenhälfte addiert und graphisch dargestellt. Die Abb. 13 (siehe S. 179–181) zeigt mikroskopische Präparate solch metamorphosierter Implantate.

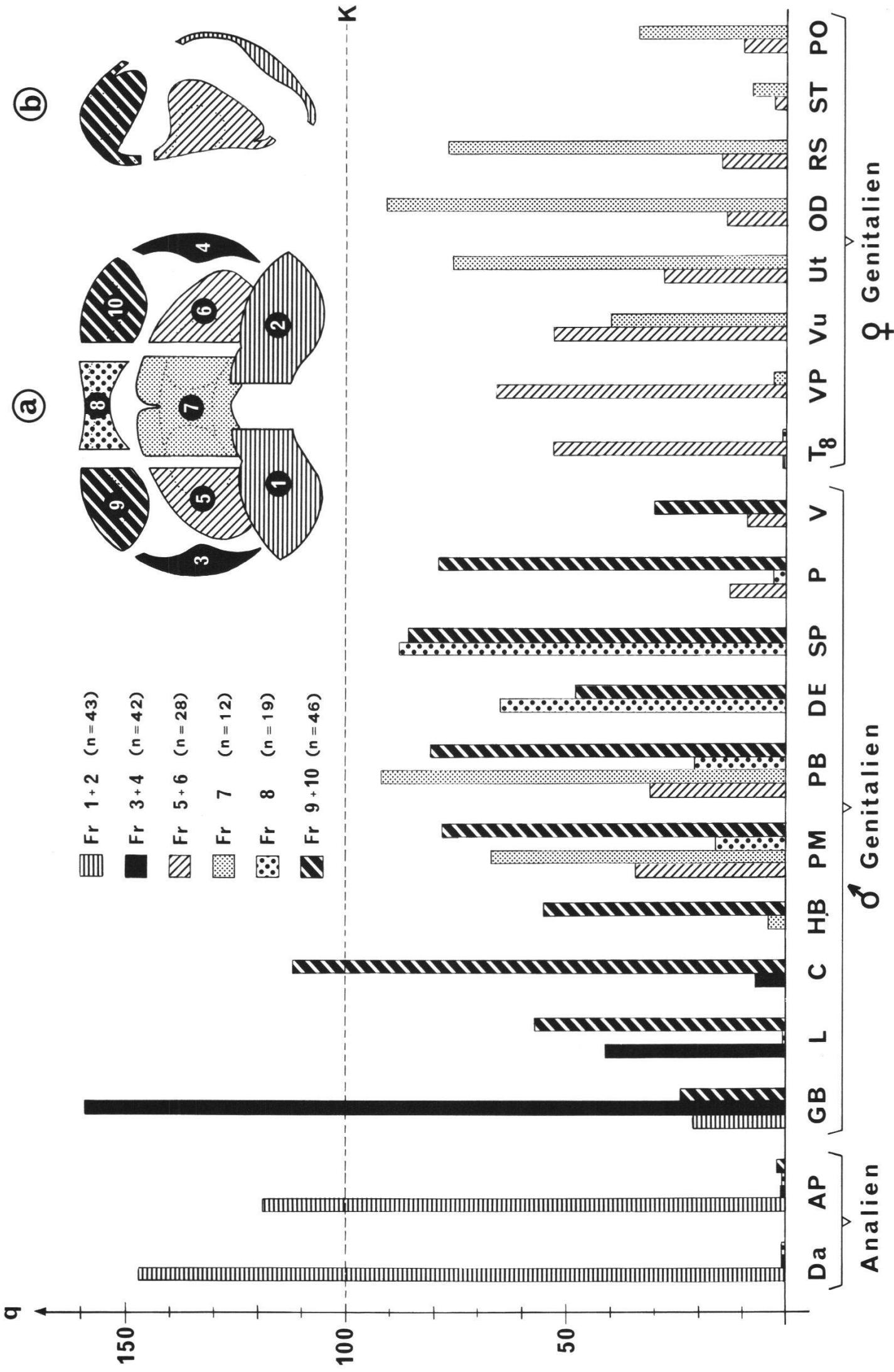
Besprechung der Differenzierungsleistungen der einzelnen Fragmente:

*Fragmente 1 und 2:* Sie stellen zusammen den posterioren Teil der Dorsalwand der Genitalscheibe dar. In Übereinstimmung mit andern Arbeiten (Ehrenspurger, 1972; Epper, 1980; 1981) konnte man stets Differenzierung von Enddarm und Analplatten mit einer durchschnittlichen Borstenzahl von 23.4 bzw. 29.0 beobachten. Dies ist eine leichte Erhöhung gegenüber dem Kontrollwert einer *dsx/dsx*-Ganzscheibe ( $\bar{x}/2 = 22$ ). Selten entstanden auch einige Genitalbogenborsten. In einem der 25 Implantate des Fragmentes Nr. 2 waren zwei Borsten des 8. Tergiten vorhanden.

*Fragmente 3 und 4:* Sie sind die paarigen Lateralbulbi der Genitalscheibe und bringen analog der männlichen Genitalscheibe hauptsächlich Genitalbogen sowie einen Teil der Lateralplatten hervor. Wie schon bei der Fragmentation der männlichen Wildtyp-Scheibe proliferierte auch hier das Genitalbogenblastem besonders stark (Ehrenspurger, 1972). Einige wenige Clasperborsten traten nur in 9 der 43 Transplantate auf.

Abb. 12: Entwicklungsleistungen der 10 *doublesex*-Genitalscheibenfragmente:

Auf der Ordinate sind die q-Werte (siehe S. 153) der Strukturelemente, für Penismantel (PM) und Penisbasis (PB) jedoch nur die Frequenzwerte in % angegeben. K = Kontrolle (Ganzscheibentransplantation), n = Anzahl Transplantate. Oben rechts: Darstellung der Genitalscheibenfragmente in Dorsalansicht (a) und im Paramedianschnitt (b)



*Fragmente 5, 6 und 7:* Sie bilden zusammen die W-Zone der Genitalscheibe und produzieren eindeutig die weiblichen Genitalien, und zwar sowohl Fragmente von *XX; dsx/dsx*- als auch von *XY; dsx/dsx*-Genitalscheiben. Somit können wir, wie bei der *dsxD*-Scheibe (Epper, 1981; Epper und Nöthiger, 1982), mit Sicherheit die W-Zone mit dem weiblichen Genitalprimordium gleichsetzen. Die Fragmente 5 und 6 differenzierten Borsten des 8. Tergiten und der Vaginalplatten, etwas Vulva und Uterus, in zwei der 28 Implantate ein vollständiges Receptaculum seminis und dreimal Parovarienrudimente. Die 12 metamorphosierten Fragmente Nr. 7 brachten meist Vulva, Uterus, Oviductus, ein Receptaculum seminis, fünfmal ein bis zwei Parovarien und einmal eine Spermatheke hervor. In Übereinstimmung mit den bestehenden Anlageplänen der weiblichen Genitalscheibe (Hadorn und Gloor, 1946; Ursprung, 1957; Littlefield und Bryant, 1979 a, b; Epper, 1980) müssen auch in der *dsx/dsx*-Genitalscheibe die Anlagen der äußeren weiblichen Genitalien lateral und die der inneren median liegen. Häufig entstanden auch Penisapparatstrukturen, die auf das Vorhandensein einer sekundären Penisapparaturanlage hindeuten. Übereinstimmend mit Epper (1981) muß man die Anlage dieses sekundären Penisapparates im weiblichen Genitalprimordium lokalisieren, und zwar in der Mitte. Eigenartig ist auch, daß die Fragmente Nr. 5 und 6 von total 28 Implantaten zweimal ein Paragonium mit *Vas deferens* und einmal ein Paragonium hervorbrachten (vgl. Diskussion 4.4.).

*Fragmente 8, 9 und 10:* Sie bilden zusammen die paarigen Cranialbulbi bzw. das männliche Genitalprimordium. Entsprechend produzieren sie die männlichen Genitalien analog der männlichen Wildtyp-Scheibe (Ehrenspurger, 1972). Aus dem medianen Fragment Nr. 8 entstanden stets Ductus und eine meist unförmige Samenpumpe mit einigen Auswüchsen und einem mißgebildeten Skleriten. Selten wurden Penisapparatstrukturen gebildet, dreimal Penismantel- und viermal Penisrudimente und nur einmal ein Hypandriumschild. Die lateralen Fragmente Nr. 9 und 10 differenzierten stets Claspers mit einer gegenüber Ganzscheibentransplantaten leicht erhöhten Borstenzahl, ferner Lateralplatten- und wenige Genitalbogenborsten. Sie bildeten aber auch häufig eine wiederum unförmige Samenpumpe, vielfach ohne Sklerit, dann in 31 von 46 Fällen Paragonien und 12mal *Vasa deferentia*. Überraschend war die relativ hohe Frequenz der beobachteten Penisapparatstrukturen, namentlich von Penismantel und Penisbasis in 36 bzw. 37 der 46 Implantate. Ferner waren Rudimente von Dorsalparameren und Medianhöckerborsten (25mal), Lateralhöckerborsten (22), ein Penisrudiment (17), ein Hypandriumschild (9), sogar wenige Hypandriumhaare (4) und Ventralparamerenrudimente (nur 2) in diesen 46 Implantaten zu beobachten. Erstaunlich war die einmalige Bildung eines Apodems von der halben Normalgröße, einer Struktur, die bisher noch nie bei *dsx/dsx*-Tieren gesehen worden ist (Hildreth, 1965; Schmid, 1977; Baker und Ridge, 1980). In 60 untersuchten *dsxD*-Fliegen fand Epper (1981) nur ein einziges Apodem. Da alle drei Genitalscheibenfragmente, das mediane Nr. 8 und vor allem die beiden lateralen Nr. 9 und 10, Penisapparatstrukturen differenzierten, muß man annehmen, daß die Anlage des Penisapparates ein relativ breites Feld in den Cranialbulbi einnimmt, wie schon im Anlageplan der männlichen Genitalscheibe (Abb. 16).

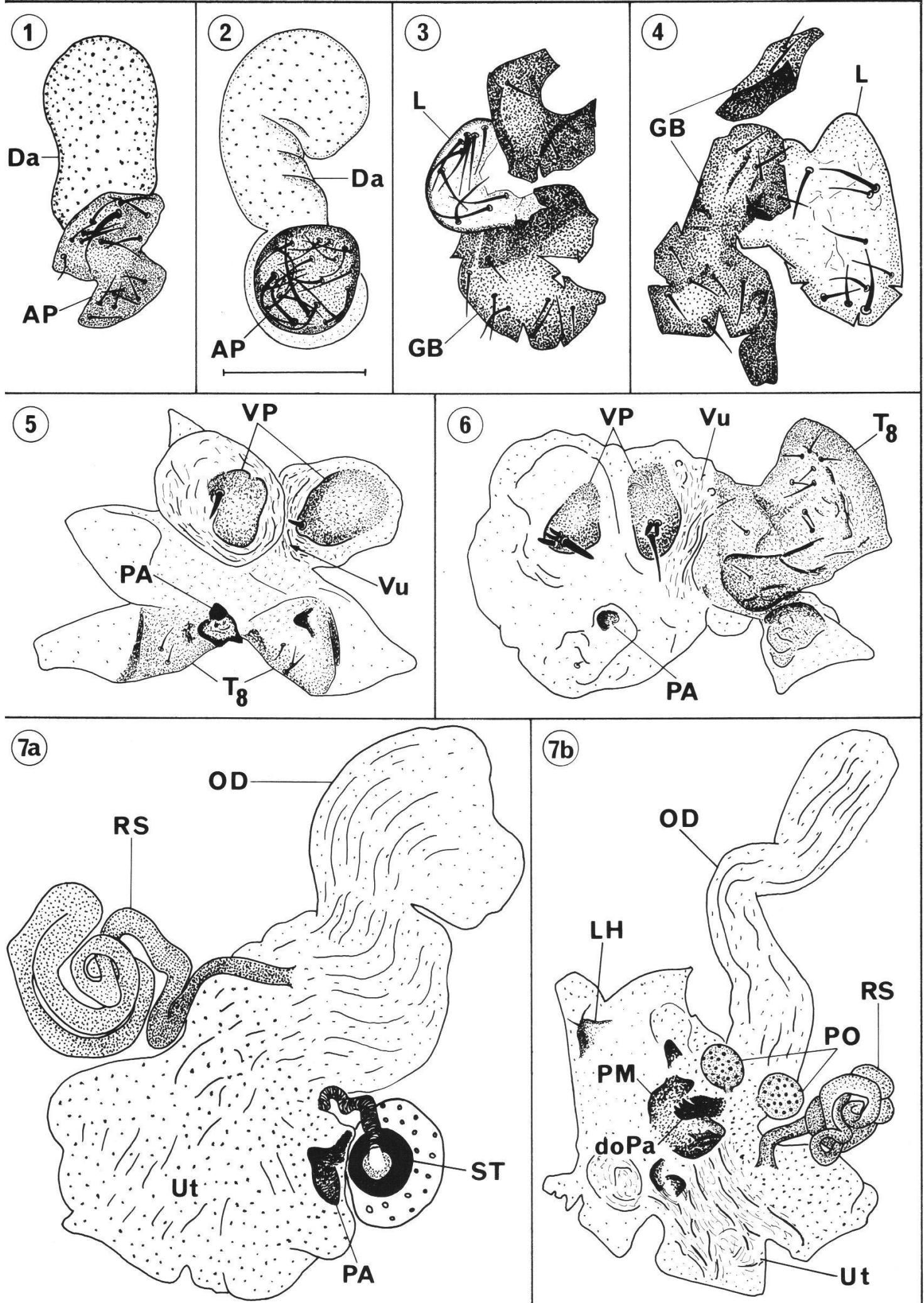
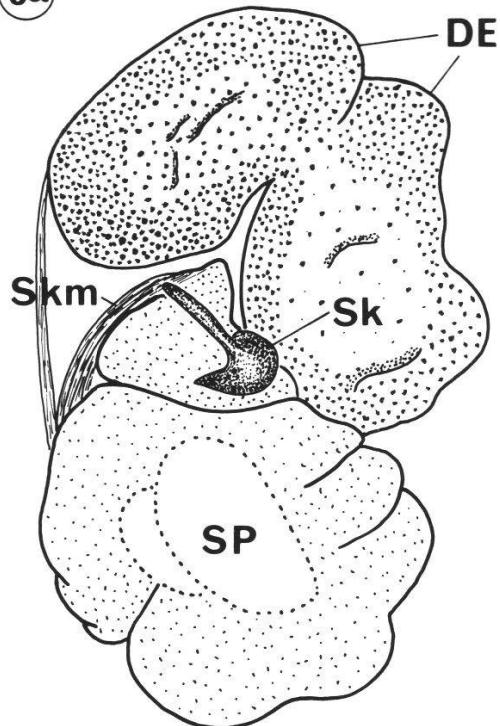
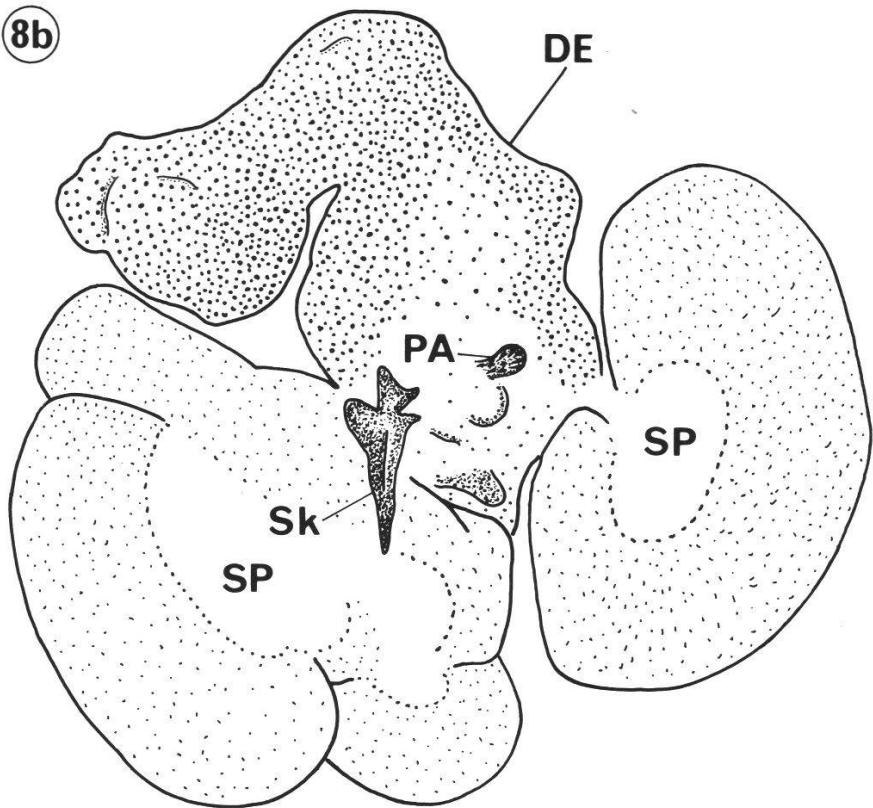


Abb. 13: Legende siehe S. 181

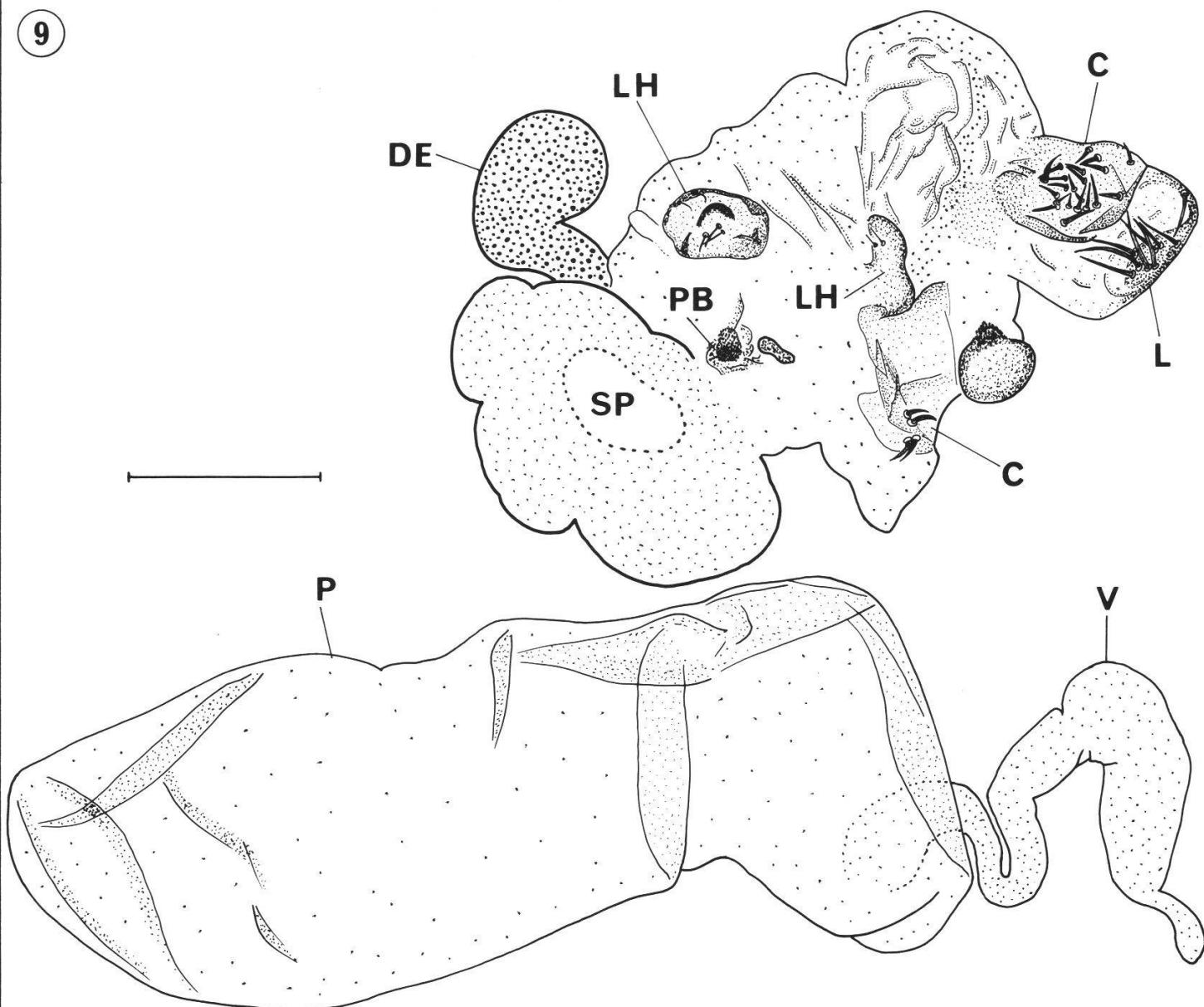
8a



8b



9



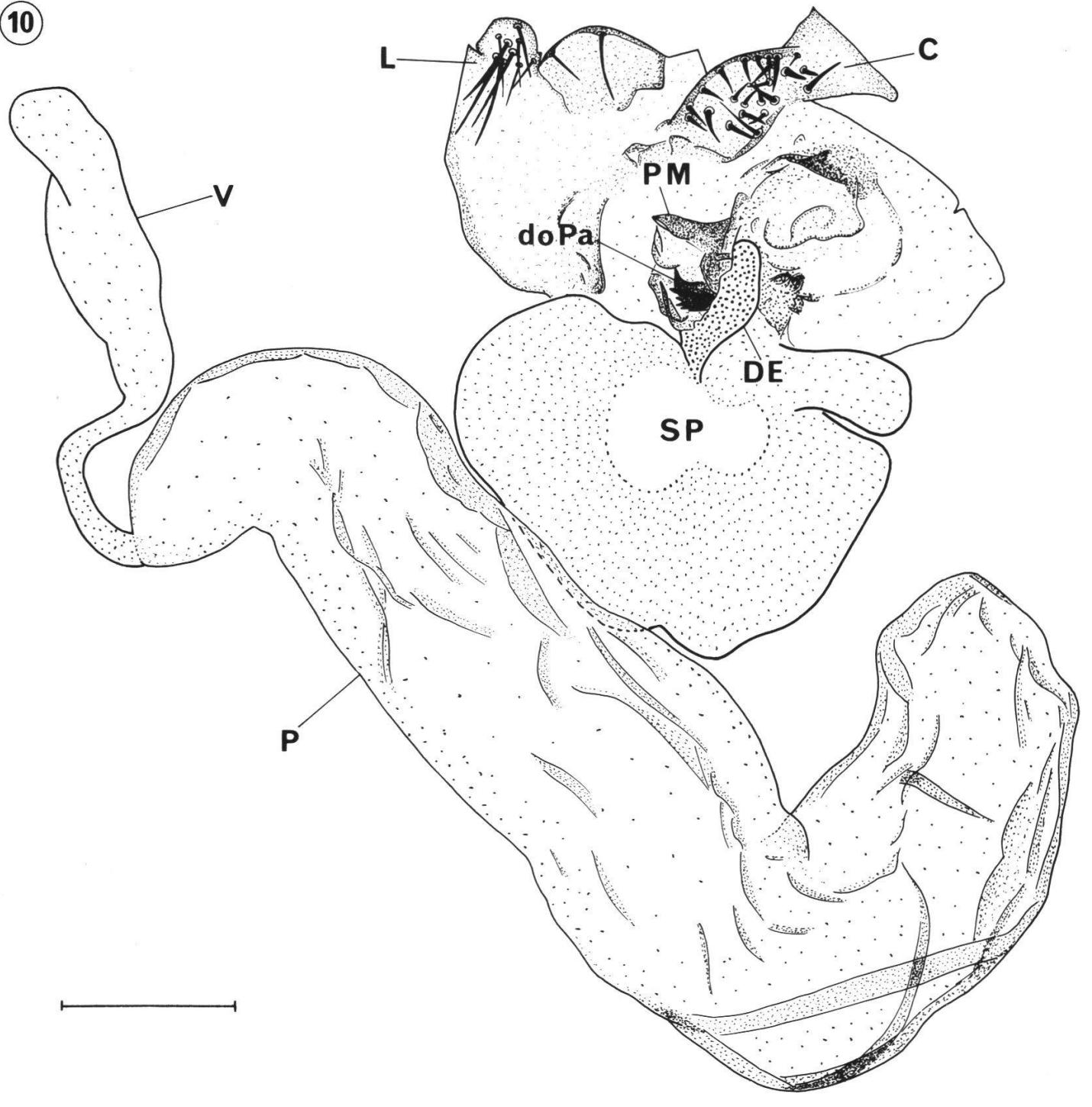


Abb. 13: Typische Transplantate der 10 *doublesex*-Genitalscheibenfragmente: Camera lucida-Zeichnungen der Mikropräparate; die Abbildungsnummern entsprechen den Fragmentnummern von Abb. 12; Nr. 1–6, 7 a, 8 b und 10 stammen von einer *XX; dsx/dsx*-, Nr. 7 b, 8 a und 9 von einer *XY; dsx/dsx*-Genitalscheibe, Vergleichsstrecke = 200  $\mu$

### 3.4.2. Fragmentation der intersex-Genitalscheibe

a) Zunächst wollte ich die Gewißheit haben, daß die grobe Anordnung der Genitalscheibenprimordien in der *XX; ix/ix*-Genitalscheibe auch tatsächlich jener der *dsx/dsx*- sowie *dsxD*-Scheiben (Epper, 1981; Epper und Nöthiger, 1982) entspricht. Deshalb schnitt ich in einem ersten Experiment aus 20 *intersex*-Genitalscheiben die W-Zone heraus und transplantierte sie und den Rest der Scheiben in verpuppungsreife Wirtslarven. Aus 34 geschlüpften Imagines konnte ich 28 Implantate freisezieren. Die Entwicklungsleistungen der je 14 W-Zonen-Stücke und Scheiben ohne W-Zone sind in Abb. 14a dargestellt. Sie ergeben, daß auch hier die W-Zone dem weiblichen Genitalprimordium entsprechen muß, denn sie bildete die inneren und äußeren weiblichen Genitalien sowie 10mal (71 %) ein in der «Vulva» liegendes Penisbasisrudiment. Dieses weist wiederum auf die im weiblichen Genitalprimordium lokalisierte Anlage eines sekundären Penisapparates hin. Die Restscheibenstücke hingegen produzierten erwartungsgemäß die männlichen Genitalien und Analien.

b) Die Schnittführung dieser Fragmentationsserien (b und c) wurde so angelegt, daß das große weibliche Genitalprimordium (vgl. Abb. 9f) in 6 verschiedene Sektoren aufgeteilt wurde:

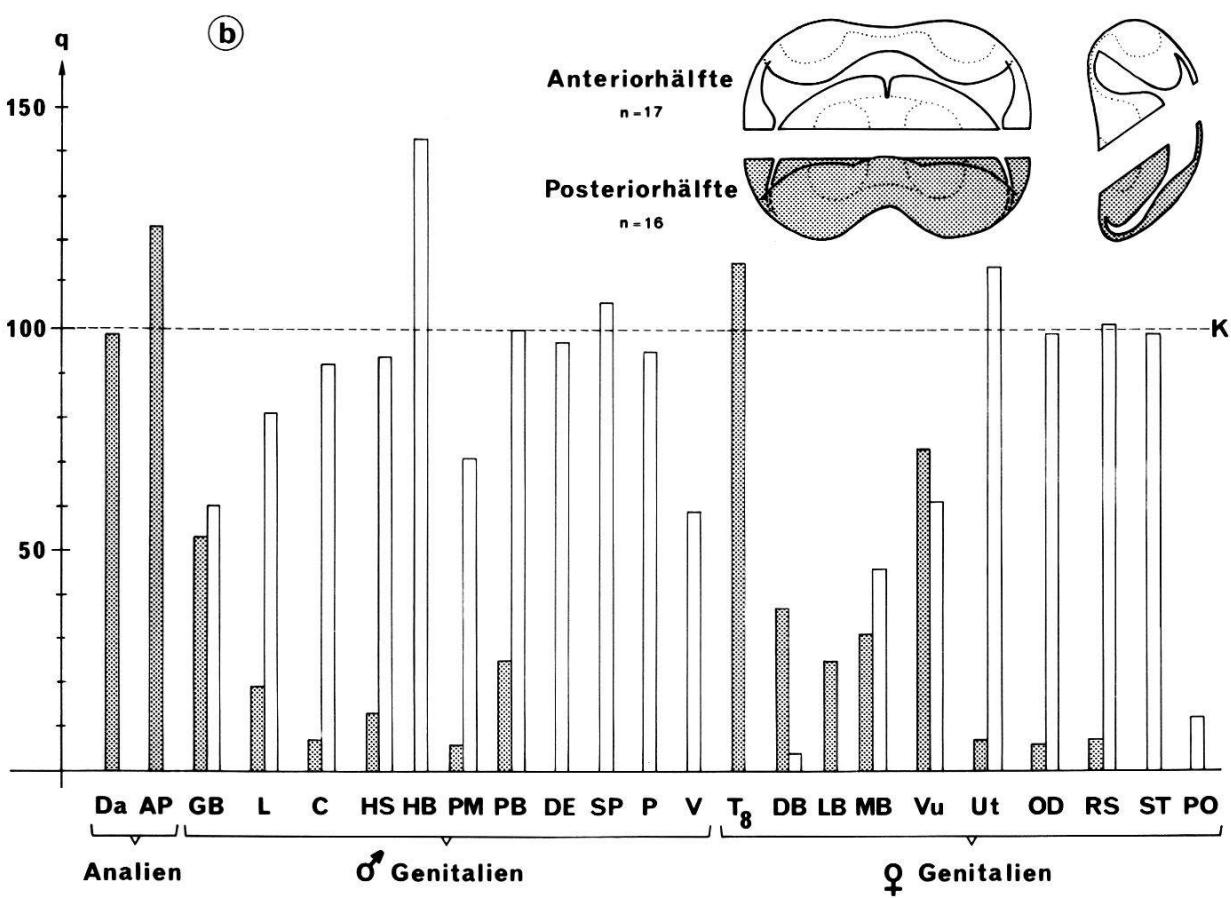
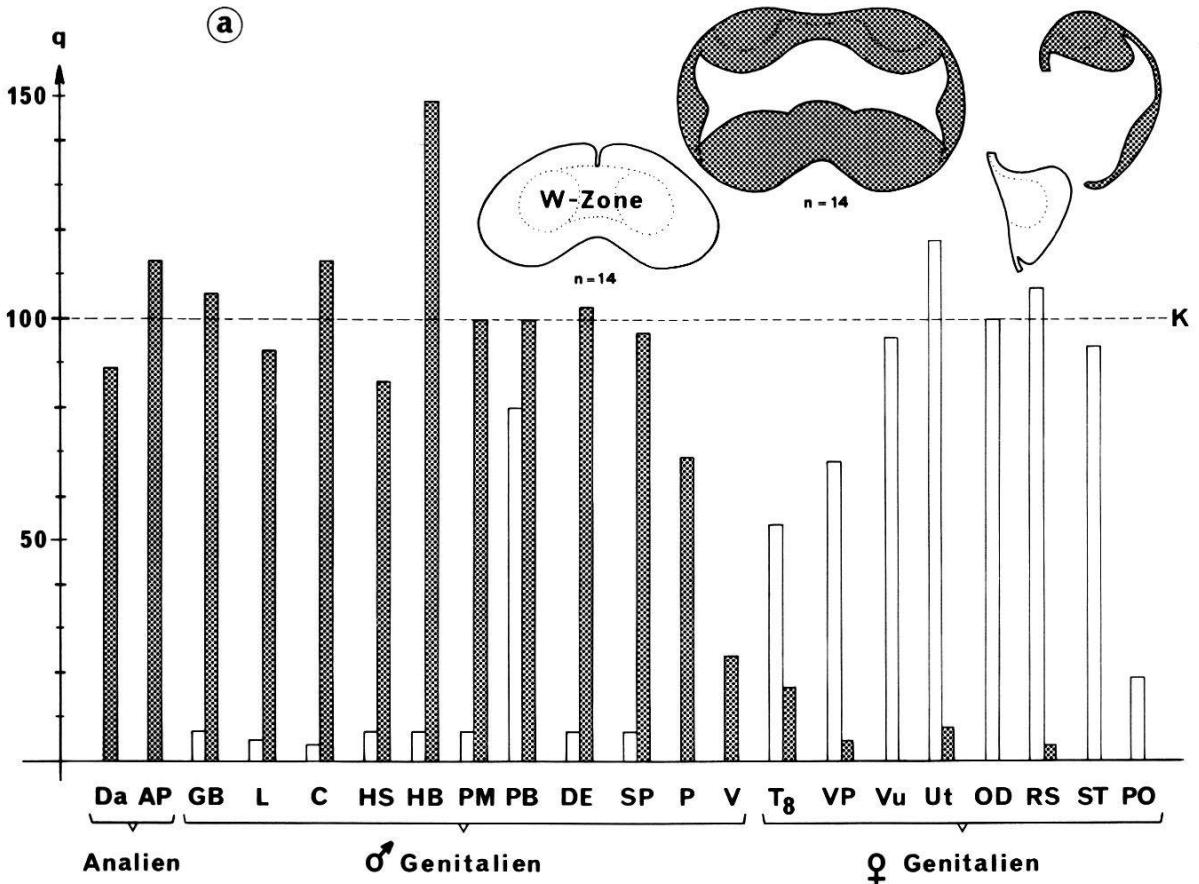
1. Eine Querteilung in Anterior- und Posteriorhälften (b).

2. Eine sagittale Dreiteilung in ein Median- und zwei Lateralstücke (c). Die genaue Schnittführung ist in Abb. 14b und c dargestellt. Von insgesamt 40 *intersex*-Genitalscheiben wurden 20 quer und 20 sagittal geteilt. Aus 89 geschlüpften Imagines konnten 86 Implantate freiseziert und mikroskopisch ausgewertet werden (Abb. 14b und c). Die Anlagen der *Analien* liegen also erwartungsgemäß im Posteriorstück, das offenbar sehr breite Enddarmprimordium median, jenes der Analplatten lateral. Die Anlagen der *männlichen Genitalien* entstanden aus dem Anteriorstück (Cranialbulbi) und haben dieselbe Orientierung wie in der männlichen Genitalscheibe (Ehrenspurger, 1972), und der Genitalbogen differenzierte sich sowohl in Anterior- wie in Posteriorhälften (Halbierung der Lateralbulbi). Die Anlagen der *weiblichen Genitalien* schließlich lassen sich in der W-Zone folgendermaßen lokalisieren: Die inneren Genitalien anterior-median, die Vulva

Abb. 14: Entwicklungsleistungen verschiedener *intersex*-Genitalscheibenfragmente:

- a) W-Zone und Restscheibe
- b) Anterior- und Posteriorhälfte
- c) Median- und Lateralstücke (Seite 184)

Ordinate: q-Werte (siehe S. 153) der Strukturelemente; für die Elemente des Penisapparates (HS, HB, PM, PB, sPA) sind nur die Frequenzwerte in % angegeben, gestrichelte Linie = Kontrolle (K, Ganzscheibentransplantation), n = Anzahl Transplantate. In c) ist die Ordinate um 90° gedreht, und die q-Werte sind unter den entsprechenden Genitalscheibenfragmenten angegeben.



C

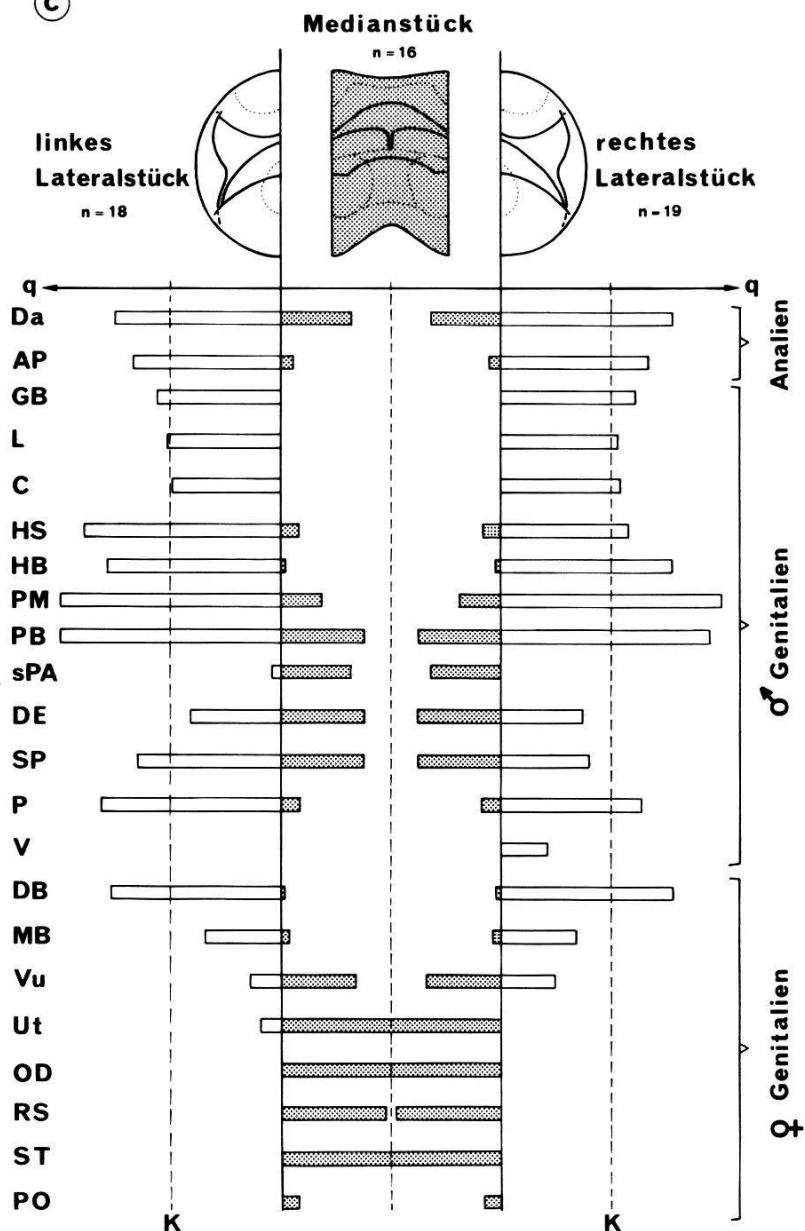


Abb. 14c

median, der 8. Tergit und die Vaginalplatten posterior-lateral. Rechnet man von Vaginalplatten differenzierenden Implantaten die q-Werte der Dorn- und Mikroborsten separat aus (Abb. 14b), so kann man die Vaginalplattenanlage sogar orientieren: Der in der weiblichen Fliege Mikroborsten tragende, dorsale Teil der Vaginalplatten würde demnach anteriorwärts in der Scheibe liegen. Ein Vergleich mit den Ergebnissen von Epper (1980) zeigt, daß der Anlageplan der Genitalien in der weiblichen Genitalscheibe ebenfalls für die W-Zone zutrifft, mit Ausnahme der im folgenden Kapitel und in der Diskussion noch zu besprechenden Abweichungen. Ein sehr kleines Rudiment von Penismantel oder meist Penisbasis trat in Medianstücken 10mal (63 %), im Lateralstück einmal (3 %), in der Anteriorhälfte 10mal (59 %) und in der Posteriorhälfte viermal (25 %) auf. Demnach müßte das Primordium eines sekundären Penisapparates im weiblichen Genitalprimordium anterior-median liegen (vgl. Kap. 4.7.).

### 3.4.3. Fragmentation der weiblichen Wildtyp-Genitalscheibe

Die hier dargelegten Befunde, wonach die W-Zone der *doublesex*- und *intersex*-Genitalscheibe Parovarien differenziert, zeigen einen Widerspruch zu Eppers (1980) weiblichem Anlageplan. Danach sollten die Anlagen der Parovarien in der Dorsalwand zwischen dem Analien- und dem unterdrückten männlichen Genitalprimordium liegen, und nicht in den Ventralbulbi, die ja der W-Zone entsprechen. Um das Problem klären zu können, wurde noch ein Fragmentationsexperiment mit der weiblichen Genitalscheibe durchgeführt. Ich sezierte aus 20 verpuppungsreifen weiblichen Wildtyp-Larven die Genitalscheiben, trennte die Dorsalwand zusammen mit den Seitenwänden von den Ventralbulbi ab und transplantierte diese beiden Stücke in gleich alte Wirtslarven. Bei dieser Fragmentation kam es darauf an, das weibliche Genitalprimordium möglichst sicher vom unterdrückten männlichen Primordium (Epper, 1980) und dem Analprimordium zu trennen. Gemäß Fragmentationsprotokoll war das sicher 16mal und weniger sicher 4mal gelungen.

Nach der Metamorphose konnten aus 33 geschlüpften Fliegen 29 Implantate freiseziert und mikroskopisch ausgewertet werden. Dabei geht aus Tab. 5 deutlich hervor, daß nach den Frequenzwerten beide Fragmente gleich häufig Parovarien produzierten. Die q-Werte zeigen sogar ein gewisses Überwiegen bei den Ventralbulbi, was zumindest die Aussage erlaubt, daß aus der Ventralschicht der weiblichen Wildtyp- und damit auch aus der W-Zone der Mutanten-Scheiben Parovarien entstehen können (vgl. Kap. 4.6.).

### 3.5. Der dreidimensionale Anlageplan der intersexuellen Genitalscheibe

Davon ausgehend, daß bei entsprechender genetischer Konstitution (z. B. *dsx/dsx* oder *XX; ix/ix*) alle drei Primordien, d. h. das Anal- und die beiden Genitalprimordien, in einem Tier zur Entwicklung kommen, war es ein Ziel dieser Arbeit, die räumliche Anordnung der bisexuellen Anlage in der Genitalscheibe der verpuppungsreifen mutanten Larven möglichst genau darzustellen. Der in Abb. 15 gezeichnete dreidimensionale Anlageplan läßt sich ableiten von den Ergebnissen der Fragmentationsexperimente an *doublesex*- und *intersex*-Genitalscheiben, von den Entwicklungsbeobachtungen während der Metamorphose (Kap. 3.7. und Abb. 29) sowie von den Angaben aus bestehenden Anlageplänen (Ehrenspurger, 1972; Littlefield und Bryant, 1979 a und b; Epper, 1980). Demnach ist die Anlage der Analien im dickeren, posterioren Teil der Dorsalwand zu lokalisieren, und in den paarigen Cranial- und Lateralbulbi liegen die Primordien der männlichen Genitalien. Ihre Anordnung entspricht jener in der männlichen Genitalscheibe (Abb. 16). Der besseren Übersicht wegen ist in Abb. 15c das relativ große Penisapparatusfeld nicht bis an den anterioren Scheibenrand gezeichnet. Dadurch sind das Ductus-Samenpumpenfeld sowie die paarigen Anlagen der Vasa deferentia und Paragonien besser sichtbar. Letztere entstehen vor allem aus der in den Cranial-

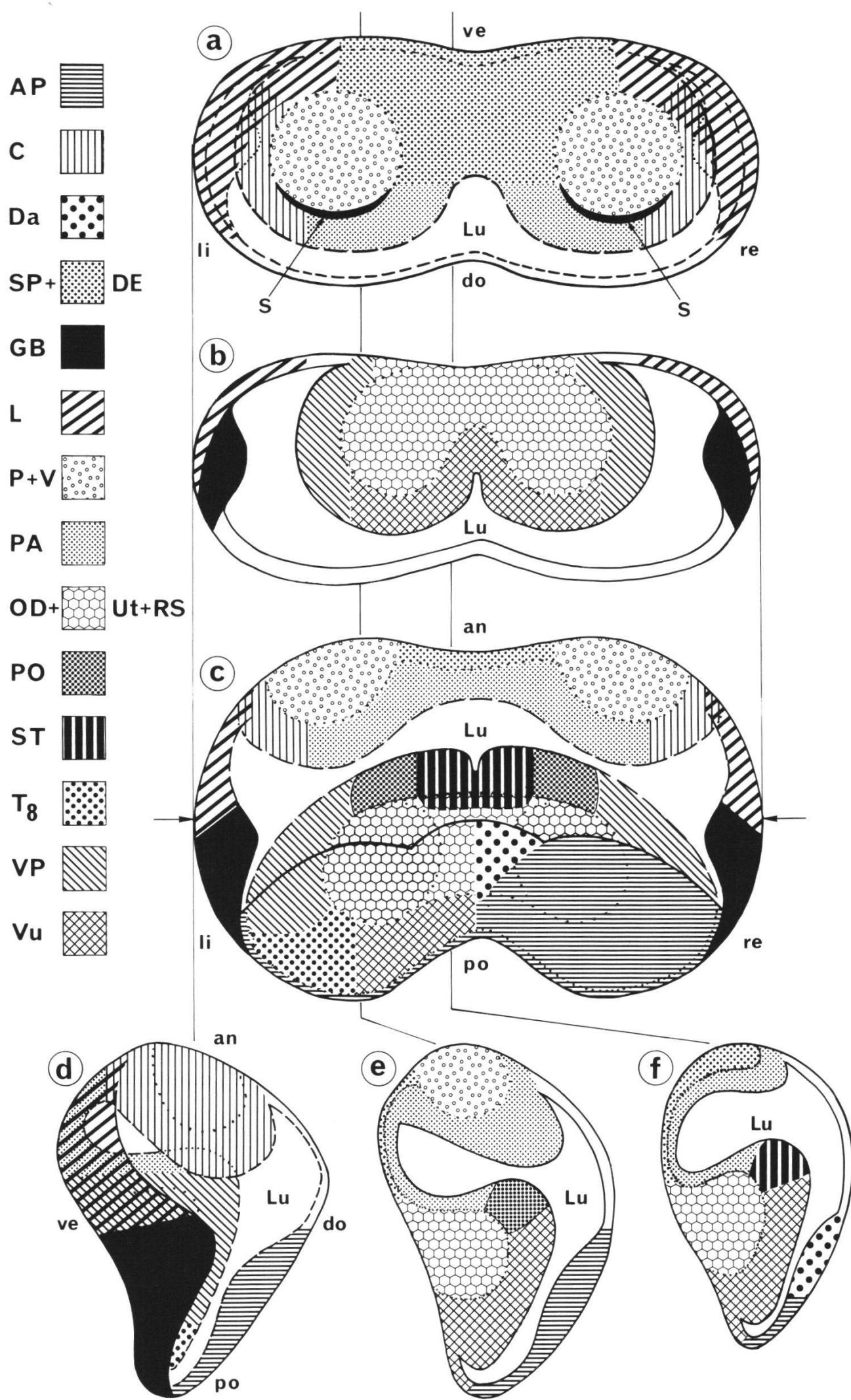


Abb. 15: Dreidimensionaler Anlageplan der intersexuellen Genitalscheibe in verpuppungsreifen *dsx*- oder *ix*-Larven:

- a) Cranialansicht
- b) Querschnitt (durch die Pfeilebene)
- c) Dorsalansicht (Cranialbulbi im Horizontalschnitt und linke Dorsalwandhälfte durchsichtig dargestellt, also ohne AP- und Da-Primordium)
- d) Linke Lateralansicht
- e) f) Paramedianschnitte

bulbi liegenden Masse adepithelialer Zellen, was man auch bei der Verfolgung der Entwicklung in der Puppe beobachten kann (Abb. 29). Ferner ist im Anlageplan (Abb. 15 c) die linke Dorsalwandhälfte durchsichtig dargestellt, damit die Lage der weiblichen Genitalien in der W-Zone erkennbar wird. Die Anlagen der weiblichen äußeren Genitalien sind lateral und posterior gegenüber den zentral und anterior liegenden inneren Genitalien. Die relative Lage von Uterus-, Oviductus- und Receptaculumprimordien kann aufgrund der Resultate von Fragmentationsexperimenten nicht angegeben werden. Puppenentwicklungsstadien weisen aber auf eine zentrale Lage von Uterus- und Receptaculumfeld hin, während für den Oviductus eventuell zwei laterale Zentren, verbunden über die Uterusanlage, in der W-Zone vorhanden sind (Abb. 29 d, e). Der größte Anteil adepithelialer Zellen (punktierter Linien in Abb. 14 b und c), oft auch als Myoblasten, also als Vorläuferzellen von Muskulatur der Weichteilorgane bezeichnet (Newby, 1942; Laugé, 1975; 1982), liegt auch zentral im weiblichen Genitalprimordium. Daher ist im Anlageplan (Abb. 15) ein großes, zentrales Uterus-Oviductus-Receptaculum-Feld ohne weitere Unterteilung eingezeichnet. Die Anlagen der Parovarien und Spermatheken müssen nach der *intersex*-Scheibenfragmentation im anterioren, mittleren Teil der W-Zone liegen. Für die Darstellung von paarigen Parovarienprimordien und einer dazwischenliegenden Spermathekenanlage habe ich die Resultate anderer Arbeiten (Graber, 1949; Hadorn und Chen, 1956; Ursprung, 1957; Littlefield und Bryant, 1979 a; Epper, 1980) benutzt. Das Primordium eines sekundären Penisapparates schließlich müßte im anterioren, medianen Teil der W-Zone liegen (S. 184), so daß eine Verbindung zwischen primärer und sekundärer Penisapparatanlage bestehen könnte. Dieser Darstellung eines großen, zusammenhängenden Penisapparatzeldes vom männlichen bis zum weiblichen Genitalprimordium im intersexuellen Anlageplan (Abb. 15 e, f) liegt die Vorstellung zugrunde, daß im *Blastodermstadium* eine größere, median liegende und die Anlagen der Segmente 8, 9 und 10 bis 11 verbindende Zellgruppe existieren könnte (vgl. Diskussion 4.7.).

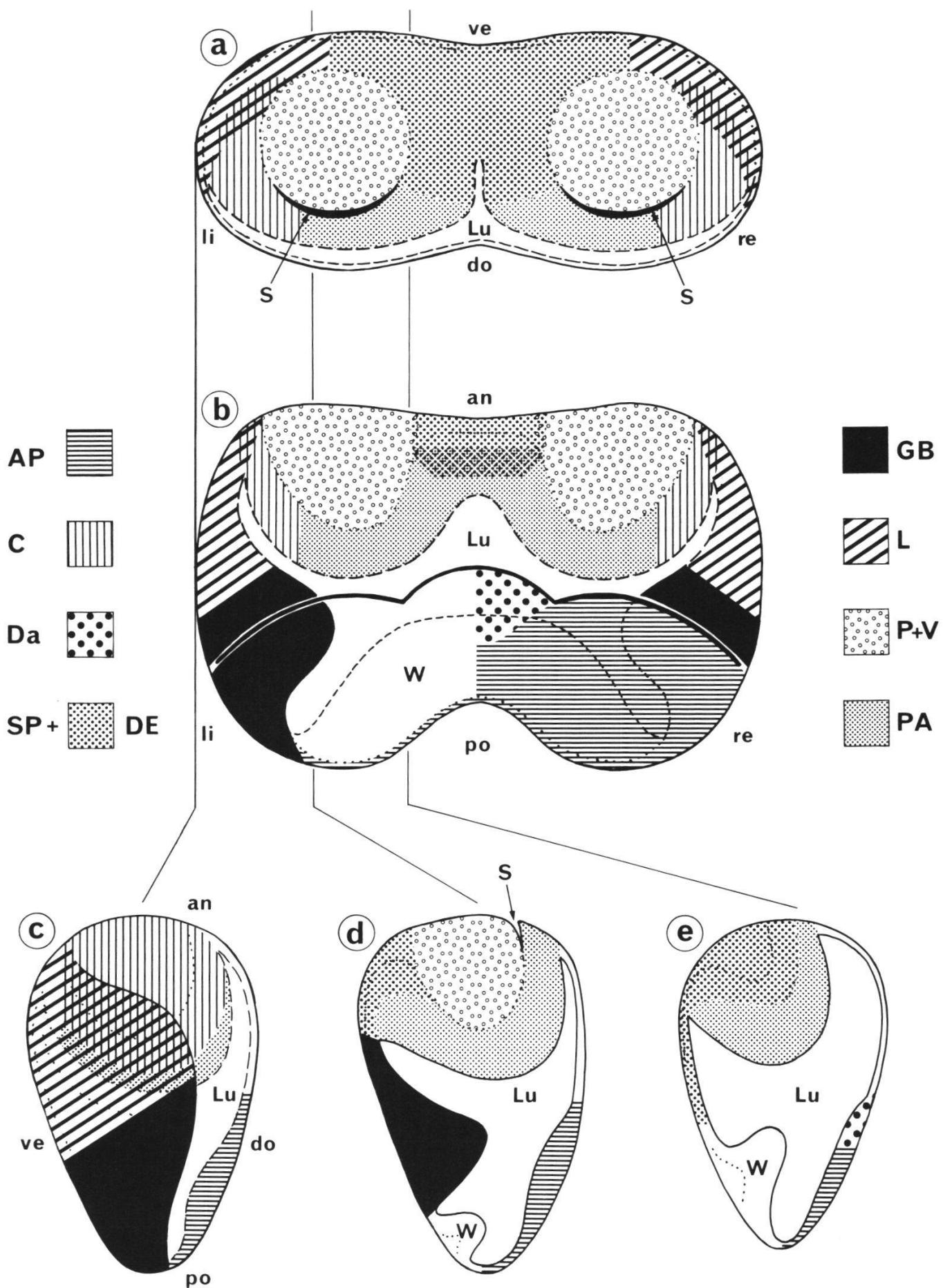


Abb. 16: Dreidimensionaler Anlageplan der Genitalscheibe in der verpuppungsreifen männlichen Larve (nach Ehrenspurger, 1972; verändert):

- a) Cranialansicht
- b) Dorsalansicht (vgl. Abb. 15)
- c) Linke Lateralansicht
- d) e) Paramedianschnitte

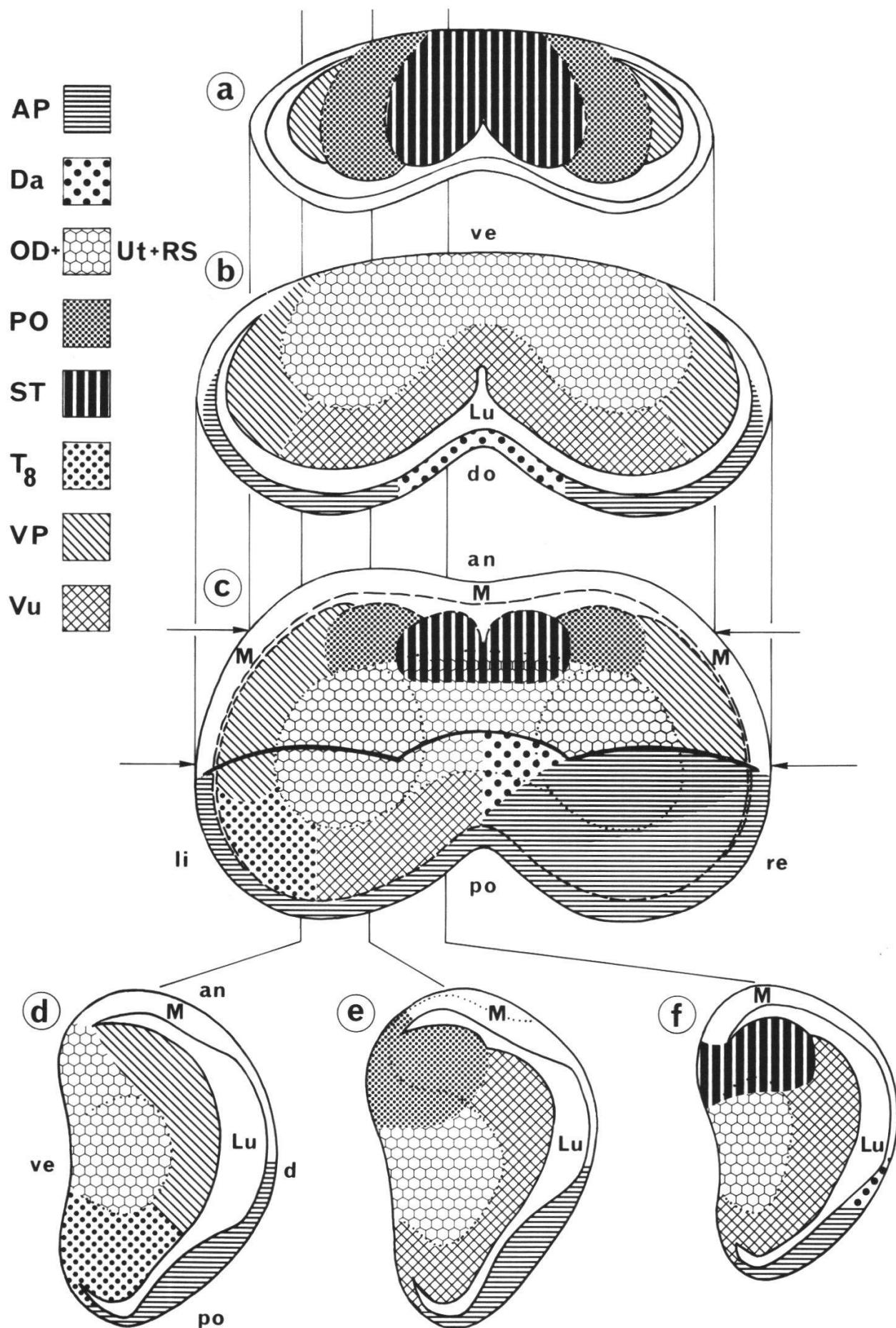


Abb. 17: Dreidimensionaler Anlageplan der Genitalscheibe in der verpuppungsreifen weiblichen Larve:

- a) Cranialansicht (nach Entfernung der M-Zone)
- b) Querschnitt (Dorsalwand und Ventralbulbi angeschnitten)
- c) Dorsalansicht (vgl. Abb. 15)
- d) e) f) Paramedianschnitte

### 3.6. Die Entwicklung der Genitalscheibe in der Larve

Laugé (1967) hat die Entwicklung der Genitalscheibe in histologischen Präparaten vom Embryo bis zum 3. Larvenstadium studiert und dabei erstmals am Ende des 2. Larvenstadiums einen kleinen morphologischen Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern festgestellt. Nun drängte sich eine Neubearbeitung der larvalen Genitalscheibenentwicklung auf, namentlich auch deshalb, weil wir heute die Genitalscheibe als ein *bisexuelles* System betrachten können, welches sich, je nach genetischer Konstitution, männlich oder weiblich differenziert. Von speziellem Interesse ist dabei die Entwicklung des weiblichen Genitalprimordiums im männlichen bzw. des männlichen Genitalprimordiums im weiblichen Geschlecht sowie die Entwicklung dieser Primordien in den in dieser Arbeit berücksichtigten Mutanten.

#### 3.6.1. Die Entwicklung der Wildtyp-Genitalscheiben

Sagittalschnittserien durch die Genitalscheibe von 48, 54, 60, 66, 72, 96 und 120 h alten Larven beider Geschlechter wurden mikroskopisch untersucht und von jedem Stadium mit der Camera lucida die Konturen je eines Median- und Paramedian-schnittes gezeichnet (Abb. 19, siehe S. 192/193). Männliche und weibliche Genitalscheibenschnitte sind im 3. Larvenstadium deutlich an drei verschiedenen Merkmalen unterscheidbar: Erstens an der Größe des weiblichen Genitalprimordiums (W-Zone), das im Weibchen natürlich viel stärker entwickelt ist; zweitens am angeschnittenen Lateralbulbus, der nur in den äußeren Paramedianschnitten der männlichen Genitalscheibe erscheint (Genitalbogenprimordium); drittens an der Größe und Form des Lumens, das bei der weiblichen schlitzförmig, bei der männlichen Scheibe dreieckig bis gabelförmig ist. An diesem letzten Merkmal sind die beiden Geschlechter sogar schon bei 60 h alten Genitalscheiben unterscheidbar und ab 66 h auch noch am kleinen, aber klar erkennbaren Lateralbulbus. In den ganz kleinen Scheiben von 48 und 54 h alten Larven hingegen ist noch kein morphologischer Unterschied feststellbar. In Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen (Laugé, 1967; 1975; Madhavan und Schneiderman, 1977) kann man eine rundliche, einzellschichtige Genitalscheibe mit einem kleinen Lumen beobachten. Nach Laugé (1967) entsteht sie embryonal durch Epidermiseinstülpung und ist histologisch schon im 22 bis 25 h alten Embryo (bei 20 °C Zuchttemperatur) sichtbar.

Die im Mikroskop ausgemessene 48 h alte Genitalscheibe (Höhe mal Länge mal Breite =  $20\mu \times 20\mu \times 60\text{--}65\mu$ ) erfährt bis zum Verpuppungsreifen Zustand ( $140\text{--}150\mu \times 70\text{--}100\mu \times 230\text{--}250\mu$ ) eine rund 120fache Volumenvergrößerung. Um diese Größenzunahme genauer erfassen zu können, wurde bei jedem Entwicklungsstadium die Zellzahl bestimmt, die als Maß für das larvale Wachstum der Genitalscheibe dient. Die Zellzahlen wurden bei 48 h alten Larven an zwei  $5\mu$ -Schnittserien, die 54-, 60- und 66stündigen an zwei bis fünf  $2.5\mu$ -Schnittserien und die 72-, 96- und 120stündigen Genitalscheiben je an einer  $5\mu$ - und  $2.5\mu$ -Schnitt-

serie ermittelt (Tab. 6). Ausgehend von den 64 Zellen der Genitalscheibe einer frisch geschlüpften Larve (Madhavan und Schneiderman, 1977) war es so möglich, die larvalen Wachstumskurven für die männliche und weibliche Genitalscheibe darzustellen (Abb. 18). Die verpuppungsreife männliche Scheibe erreicht einen

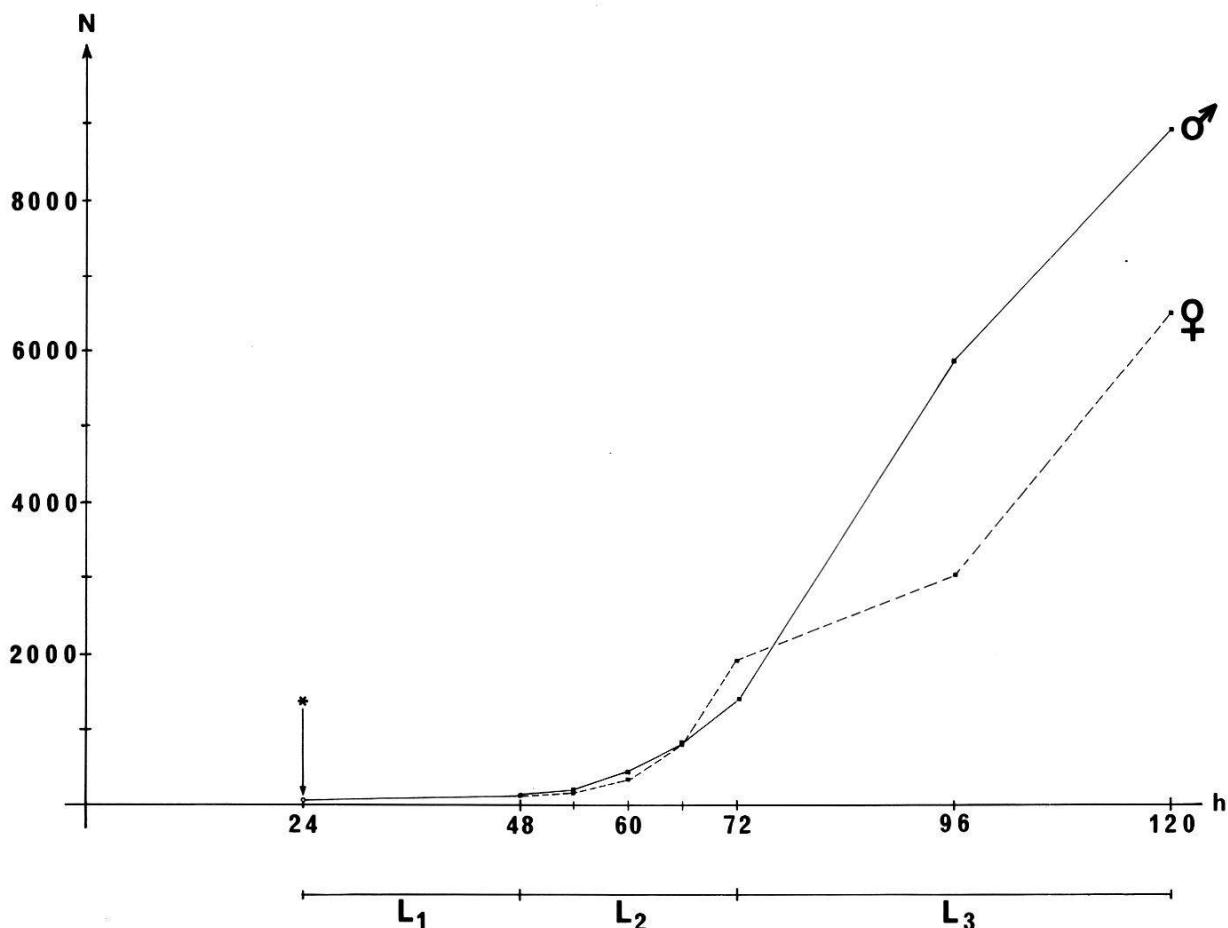


Abb. 18: Die Wachstumskurven der männlichen (♂) und weiblichen (♀) Genitalscheibe:

Ordinate: Anzahl Zellen (N), genaue Werte siehe Tab. 6

Abszisse: Alter in Stunden (h) nach Eiablage

$L_{1-3}$  = 1. bis 3. Larvenstadium

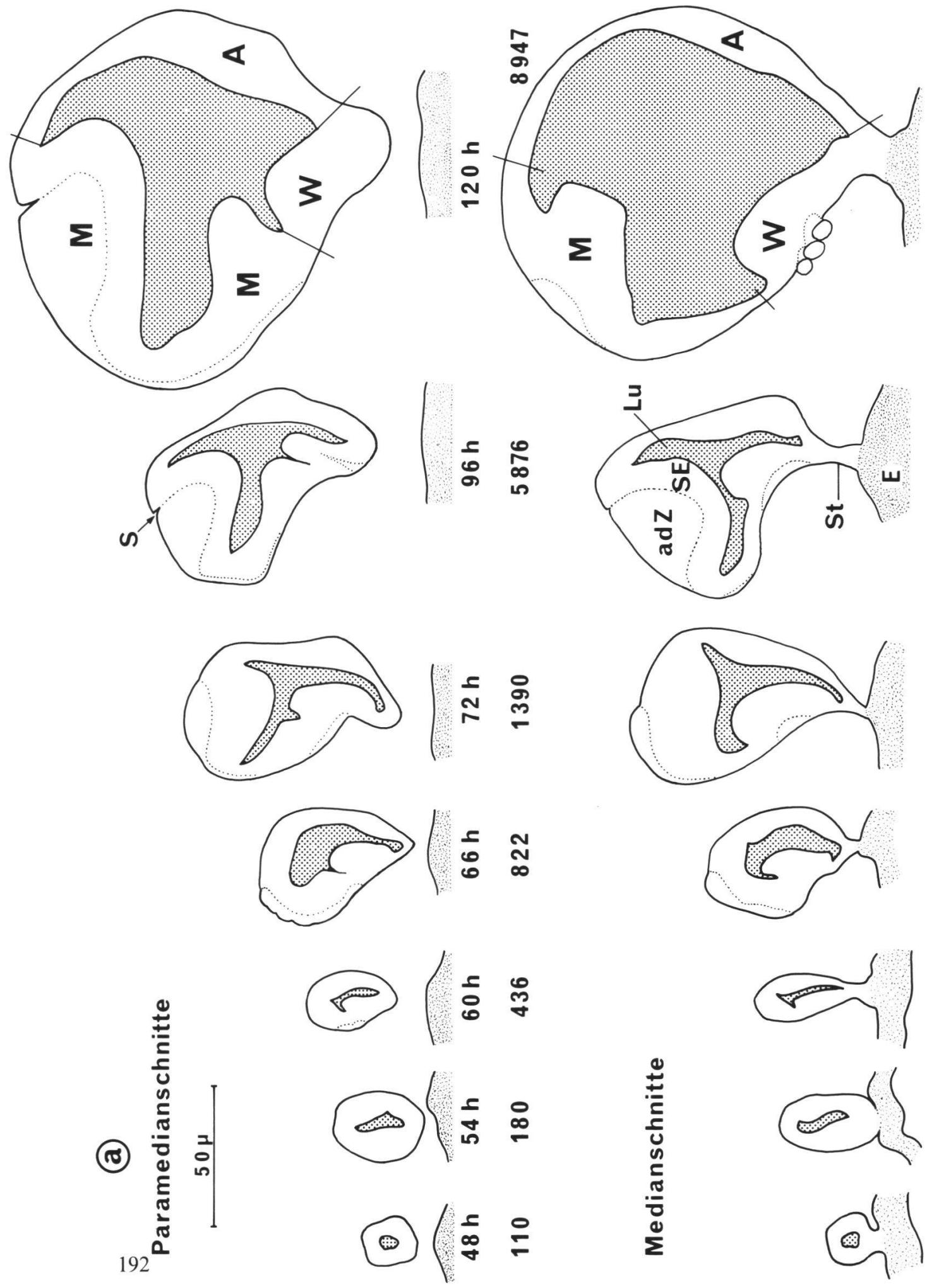
\*Wert (= 64 Zellen) nach Madhavan und Schneiderman, 1977

Wert von rund 9000 und die etwas kleinere weibliche Scheibe (vgl. Abb. 10) einen solchen von rund 7000 Zellen. Interessant ist die unterschiedliche Wachstumsdynamik in den beiden Geschlechtern. Wenn man nämlich die prozentuale Zunahme der Zellzahl von Stadium zu Stadium berechnet und graphisch darstellt, so erkennt man, daß die männliche Genitalscheibe in zwei großen Schüben je in der *ersten Hälfte* des 2. und 3. Larvenstadiums, die weibliche Scheibe hingegen je in der *zweiten Hälfte* des 2. und 3. Larvenstadiums wächst (Abb. 20 a).

192 **Paramedianschnitte**

(a)

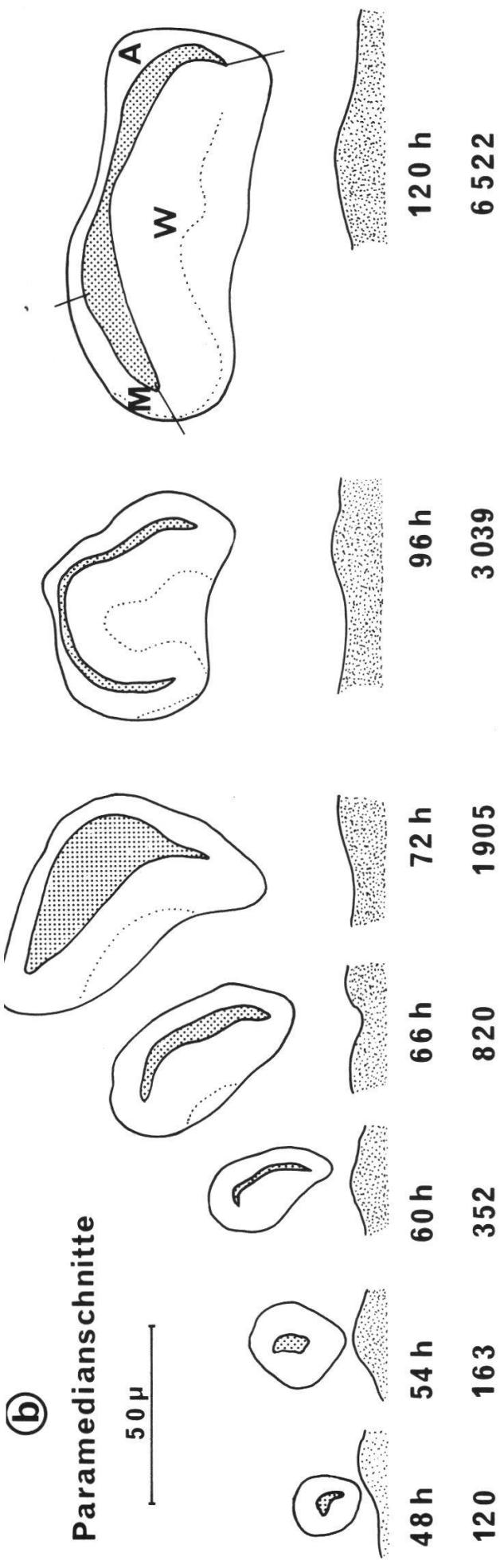
50  $\mu$



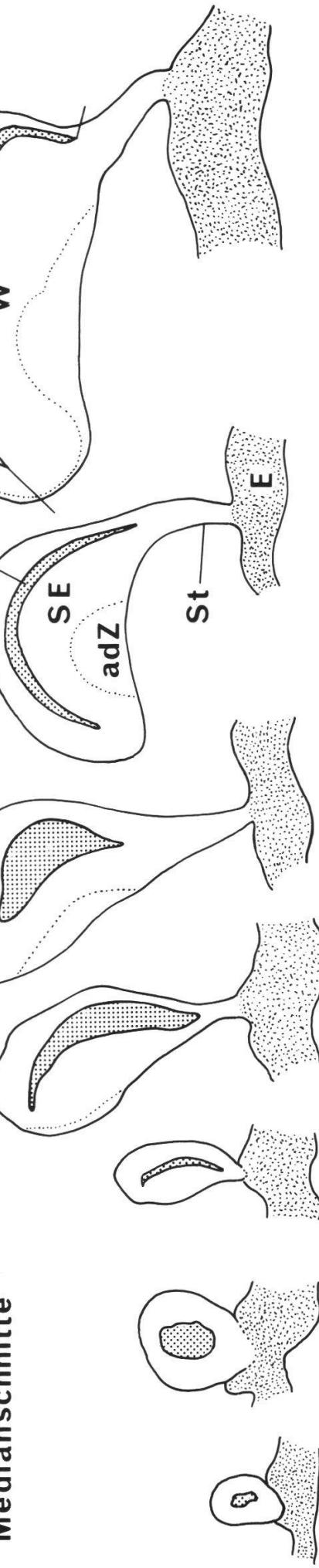
**(b)**

**Paramedianschnitte**

$50\mu$



**Medianschnitte**



*Abb. 19:* Die Entwicklung der Genitalscheibe in der Larve: Median- und Paramedianschnitte durch männliche (a) und weibliche (b) Larven: Die Camera-lucida-Zeichnungen demonstrieren, wie die Genitalscheibe in der zweiten Hälfte des 2. Larvenstadiums allmählich ihre typische Form erhält und wie sie im 3. Larvenstadium vor allem wächst. Die punktierte Linie gibt die Grenze zwischen Scheibenepithel und adepithelialen Zellen an. Die für die Tab. 8 nötige Unterteilung in Anal-(A), männliches (M) und weibliches (W) Genitalprimordium ist durch Striche in den ältesten Stadien angegeben. Altersangaben in Stunden (h) nach Eiablage, darunter die entsprechenden Zellzahlen aus Tab. 6

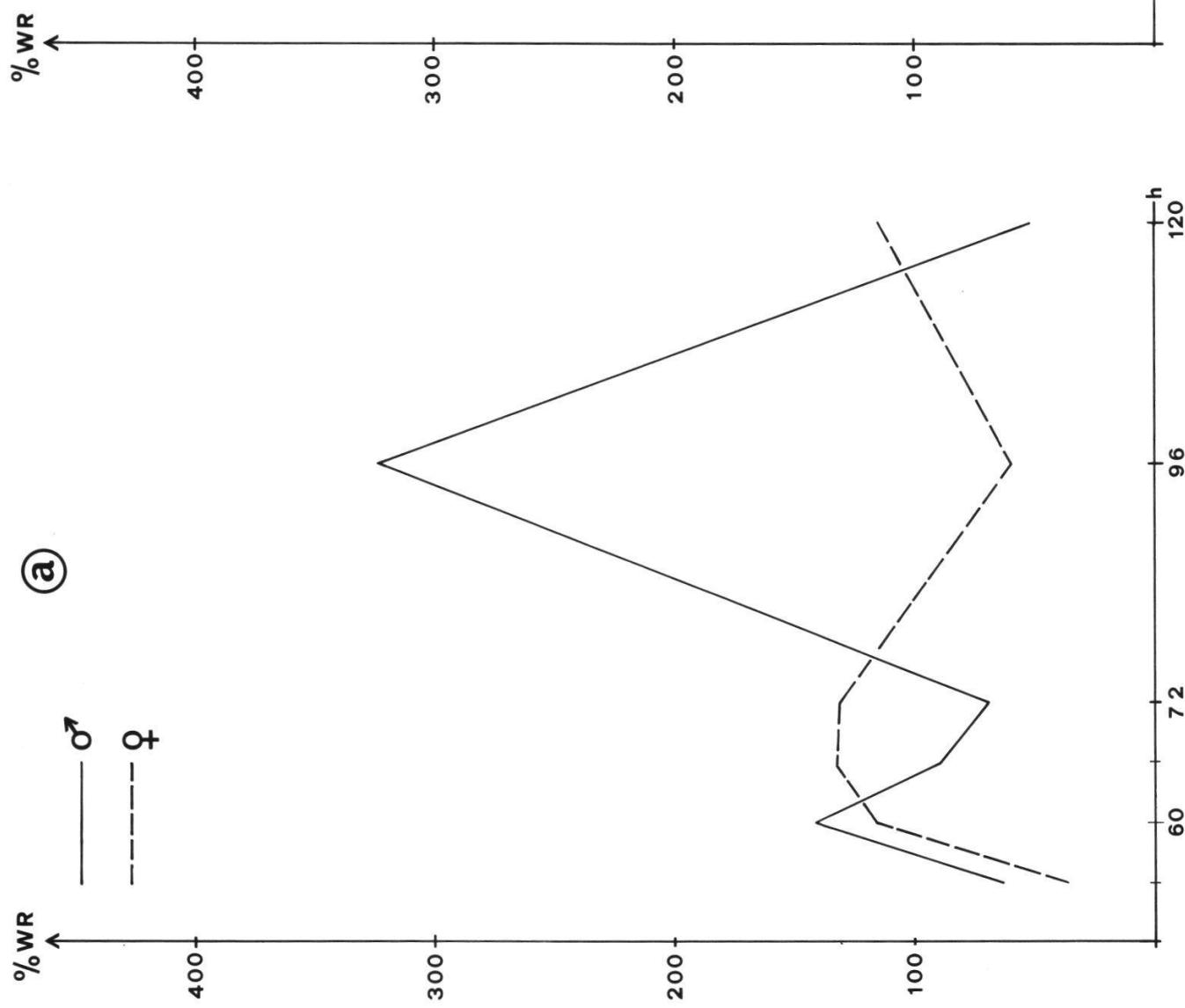


Abb. 20: Wachstumsraten verschiedener Genitalscheiben während des 2. und 3. Larvenstadiums: Abszisse: Alter in h nach Eiablage; Ordinate: % Wachstumsrate (WR), vgl. Text S. 191. a) Genitalscheiben des Wildtyps; b) Genitalscheiben der Mutanten *dsx* (*XX* und *XY* zusammengefaßt), *ix*, *tra*, *tra-2*

In einem weiteren Schritt wurde der prozentuale Anteil des weiblichen Genitalprimordiums (W-Zone) von der gesamten Zellzahl bei allen untersuchten Stadien bestimmt (Tab. 6). Dadurch wird die Zunahme der W-Zone in der weiblichen Scheibe besser ersichtlich, während sie in der männlichen Scheibe mit zunehmendem Alter relativ immer kleiner wird. Entsprechend umgekehrt wäre das prozentuale Wachstum des männlichen Genitalprimordiums. Die Unterteilung in Anal-, weibliches und männliches Genitalprimordium erfolgt nach den Ecken der Lumenspalten (vgl. Abb. 11). Die Grenze zwischen männlichem Genital- und Analprimordium konnte aber in der weiblichen Scheibe nur ungenau festgelegt werden, weshalb in Tab. 6 nur der prozentuale W-Zonen-Anteil berücksichtigt ist. Die Unterteilung in W-Zone und Restscheibe bei der 54 h alten Genitalscheibe konnte ebenfalls nur ungefähr vorgenommen werden, da ja in diesem Stadium die beiden Geschlechter noch nicht unterscheidbar sind. Die Werte von 30 % bei der männlichen und 35 % bei der weiblichen Scheibe zeigen aber immerhin, daß beide Geschlechter etwa vom gleichen Startpunkt ausgehen müssen. Ferner sind im Gegensatz zu Laugé (1975; 1982) und Madhavan und Schneiderman (1977) die *adepithelialen Zellen* nicht erst im beginnenden 3. Larvenstadium, sondern bereits sicher im 2. Larvenstadium, in der 66- und z. T. sogar in der 60stündigen Genitalscheibe feststellbar (vgl. Abb. 26). Die Grenze zwischen dem Genitalscheibenepithel und den *adepithelialen Zellen* ist in Abb. 19 durch eine punktierte Linie dargestellt. Sowohl im männlichen wie im weiblichen Genitalprimordium der Genitalscheiben beider Geschlechter finden wir solch rundliche bis spindelförmige, bisweilen sehr locker angeordnete Zellen. Diese Beobachtung bestätigt auch auf morphologischem Wege die Homologisierung der W-Zone der männlichen Genitalscheibe mit dem weiblichen Genitalprimordium (vgl. Abb. 25). Auf die Frage der Herkunft der *adepithelialen Zellen* soll in der Diskussion näher eingetreten werden.

### 3.6.2. Die Entwicklung der Genitalscheibe in den Mutanten *dsx*, *ix*, *tra* und *tra-2*

Wie schon beim Wildtyp wurden auch von den *XY;dsx/dsx-*, *XX;dsx/dsx-*, *XX;ix/ix-*, *XX;tra-tra-* und *XX;tra-2/tra-2*-Larven der Stadien 48, 54, 60, 66, 72, 96 und 120 h Sagittalschnittserien durch die Genitalscheibe hergestellt und mikroskopisch ausgewertet. In Abb. 21 ist von jedem Stadium aller Genotypen je ein Schnitt in einer Foto festgehalten, und die Resultate der Zellzahlbestimmungen finden wir in Tab. 6 zusammengestellt. Die *dsx*-Scheiben zeigen schon ab 60 h eine männliche Form mit einem gegenüber dem normalen Männchen leicht vergrößerten weiblichen Genitalprimordium. In der *ix*- und den beiden *transformer*-Scheiben aber ist aufgrund der Form des Genitalscheibenlumens eine männliche Morphologie erst ab 66 h klar erkennbar (Abb. 21). Vergleicht man die Wachstumsraten der Mutanten mit jenen des Wildtyps (Abb. 20 b), so fällt die grundsätzlich männliche Wachstumsdynamik auf. Die *intersex*-Scheibe weist allerdings im 2. Larvenstadium ein eher weibliches Wachstumsverhalten auf, ja sie zeigt von den Zellzahlen (Tab. 6) her gesehen eine deutliche Wachstumsverzögerung in der zweiten Hälfte des 2. Larvenstadiums. Und schon in der 48stündigen Larve scheint

$\text{p}^{\text{O}} \text{XX; tra-2}$

$\text{p}^{\text{O}} \text{XX; tra}$

$\text{♀} \text{XX; ix}$

$\text{♀} \text{XX; dsx}$

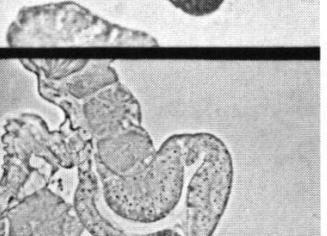
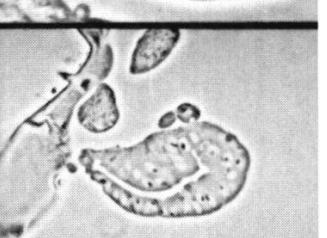
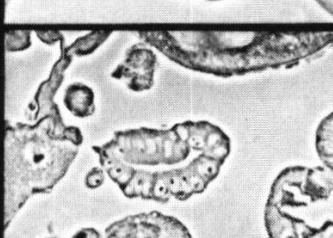
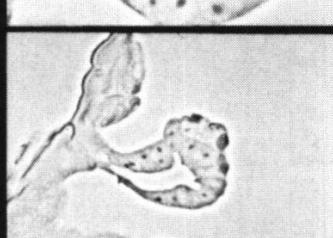
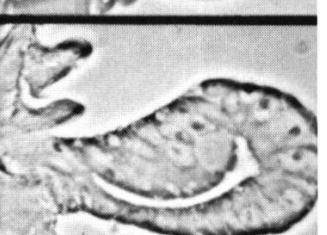
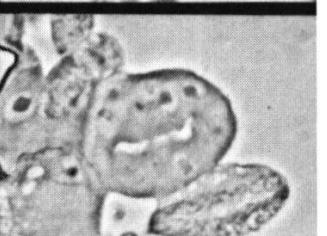
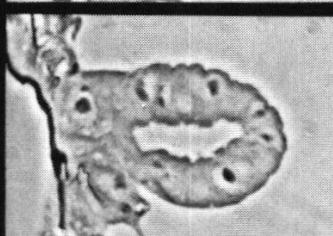
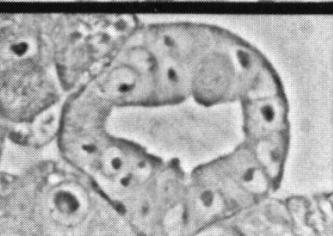
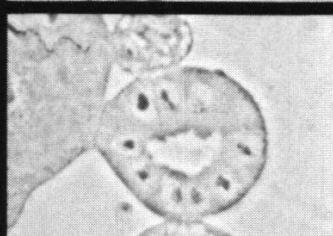
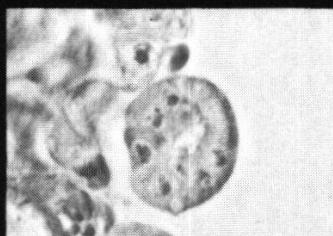
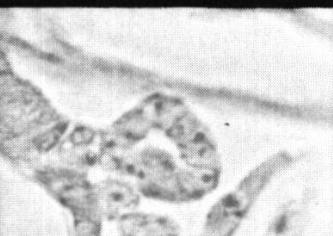
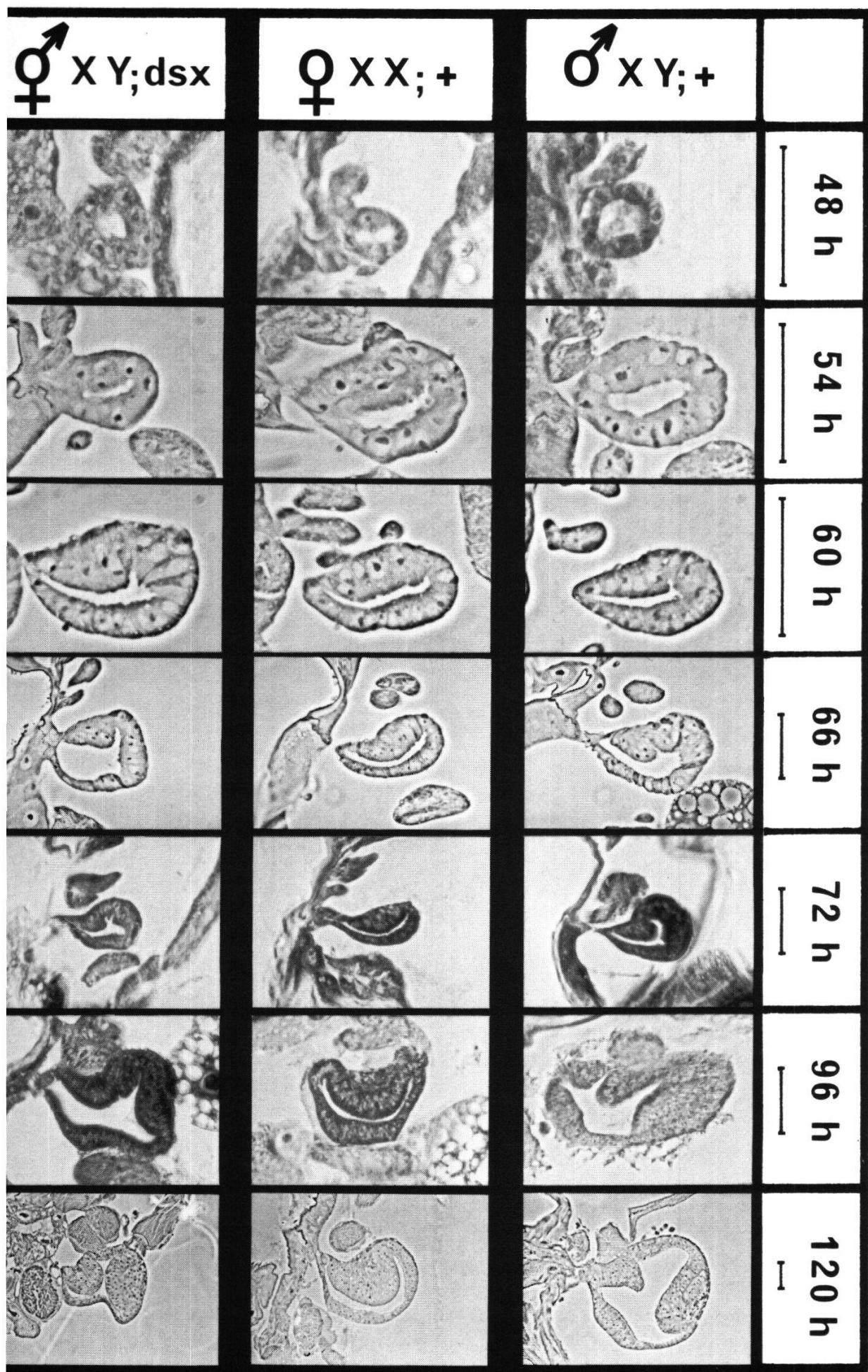


Abb. 21: Vergleich der larvalen Genitalscheibenentwicklung verschiedener Genotypen:  
 Die 48, 72 und 96 h alten Stadien stammen von Paraplast- ( $5\mu$ ), die übrigen von Epon- ( $2.5\mu$ )-Sagittalschnittserien  
 Vergleichsstrecke =  $30\mu$ , für den absoluten Größenvergleich vgl. Abb. 19  
 $p\delta$  = Pseudomännchen



die Genitalscheibe viel kleiner zu sein (wenn sie überhaupt schon gebildet worden ist?), konnte doch in 10 verschiedenen Sagittalschnittserien von 48 h alten  $XX; ix/ix$ -Larven nur in *einer* Serie eine etwa 35 bis 40  $\mu$  breite Genitalscheibe sicher entdeckt werden.

Das relative Wachstum der W-Zone ist je nach Genotyp stark verschieden (Abb. 22). Bei einem anfänglichen Anteil von durchschnittlich 30 % W-Zone

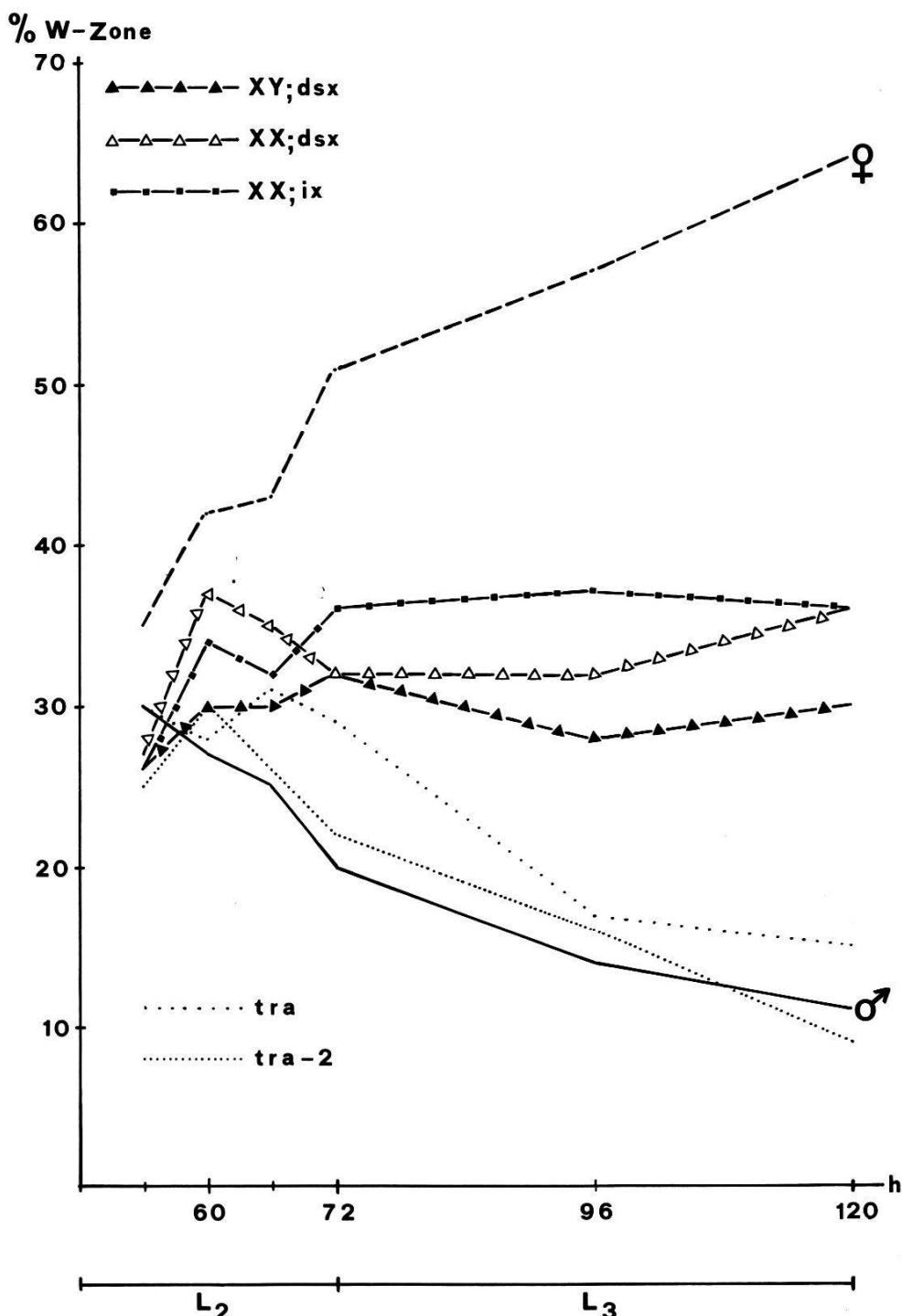


Abb. 22: Das relative Wachstum der W-Zone in verschiedenen Genitalscheiben: Abszisse: Alter in h nach Eiablage,  $L_2$  und  $L_3$  = 2. und 3. Larvenstadium. Ordinate: W-Zonen-Anteil in % der Zellzahl der ganzen Genitalscheibe (= 100 %). Genaue Werte vgl. Tab. 6

verläuft deren Wachstumskurve bei den *transformer*-Scheiben parallel zu jener der männlichen Genitalscheibe, bei den *doublesex*- und *intersex*-Scheiben intermediär, wobei  $XX; ix/ix$  und  $XX; dsx/dsx$  schwach weiblicher sind als  $XY; dsx/dsx$ . Interessant ist auch die Tatsache, daß vor allem in der *tra/tra*-Scheibe die W-Zone etwas größer wird als in der männlichen Wildtyp-Genitalscheibe (vgl. S. 173). Zusammenfassend können wir aus diesen Beobachtungen schließen, daß die Genprodukte der Wildallele  $dsx^+$ ,  $ix^+$ ,  $tra^+$  und  $tra-2^+$  für eine normale sexuelle Entwicklung schon früh nötig sind, zumindest ab Mitte des 2. Larvenstadiums, jenes von  $dsx^+$  eventuell schon früher.

### 3.7. Die Entwicklung der Genitalscheibe während der Metamorphose

Wie die verschiedenen experimentellen Untersuchungen zur Bestimmung von Anlageplänen gezeigt haben, ist die Genitalscheibe gegen Ende der larvalen Periode mosaikartig in verschiedene Anlagebereiche gegliedert (Hadorn und Gloor, 1946; Hadorn *et al.*, 1949; Ursprung, 1957, 1959; Ehrensperger, 1972). Die anschließenden Differenzierungsvorgänge laufen vor allem in den ersten 50 Stunden der Metamorphose ab, während in der zweiten Hälfte der Puppenphase die inneren Organe ihre definitive Form und Größe erhalten sowie die äußeren Genitalien und Analien sklerotisiert und pigmentiert werden. Die Morphogenese des männlichen Genitalapparates (Ehrensperger, 1972) sowie des weiblichen und  $dsx^D$ -Genitalapparates (Epper, 1980) wurde anhand von *in situ* präparierten Genitalprimordien detailliert skizziert und beschrieben. In dieser Arbeit sollen jene Beobachtungen noch durch Untersuchungen an den Mutanten *dsx* und *ix* ergänzt werden. Aus verschiedenen alten Puppen wurden die Anlagen der Terminalien freiseziert und gezeichnet. Einige davon sind in Abb. 29 (siehe Falzblatt S. 235 ff.) dargestellt, zusammen mit Abbildungen der männlichen Entwicklungsstadien als Vergleich (Ehrensperger, 1972).

Die erste, etwa 5 bis 10 Stunden dauernde Phase der pupalen Entwicklung zeichnet sich durch eine Genitalscheibenstreckung in anterior-posteriorer Richtung aus. Dadurch wird das Lumen stark vergrößert, was in Schnittserien durch die junge Puppe deutlich sichtbar ist. Auffällig ist in manchen Schnitten eine gewisse Konzentration der Zellkerne gegen die Mitte der säulenartigen Zellen des Scheibenepithels (Abb. 23). Vielleicht ist das die Folge einer Zellstreckung, welche so die ganze Scheibe größer werden läßt. Poodry und Schneiderman (1970) postulierten, daß die Morphogenese des Beines im Vorpuppenstadium auf einer Änderung der Zellform beruhe. Sicher geht aber auch noch eine weitere Wachstumsphase durch Zellvermehrung einher, enthielt doch beispielsweise eine  $XX; ix/ix$ -Genitalscheibe aus einer weißen Vorpuppe 13 344 Zellen (Mittel aus zwei 5  $\mu$ -Schnittserien), was einer Zunahme von 45 % gegenüber der verpuppungsreifen *intersex*-Scheibe entspricht. Dabei steigt der W-Zonen-Anteil nochmals etwas an, nämlich auf 38 %.

In der ersten, 10stündigen Puppenphase treten bei der männlichen wie bei der intersexuellen Genitalscheibe die rundlichen Pakete adepithelialer Zellen mit den

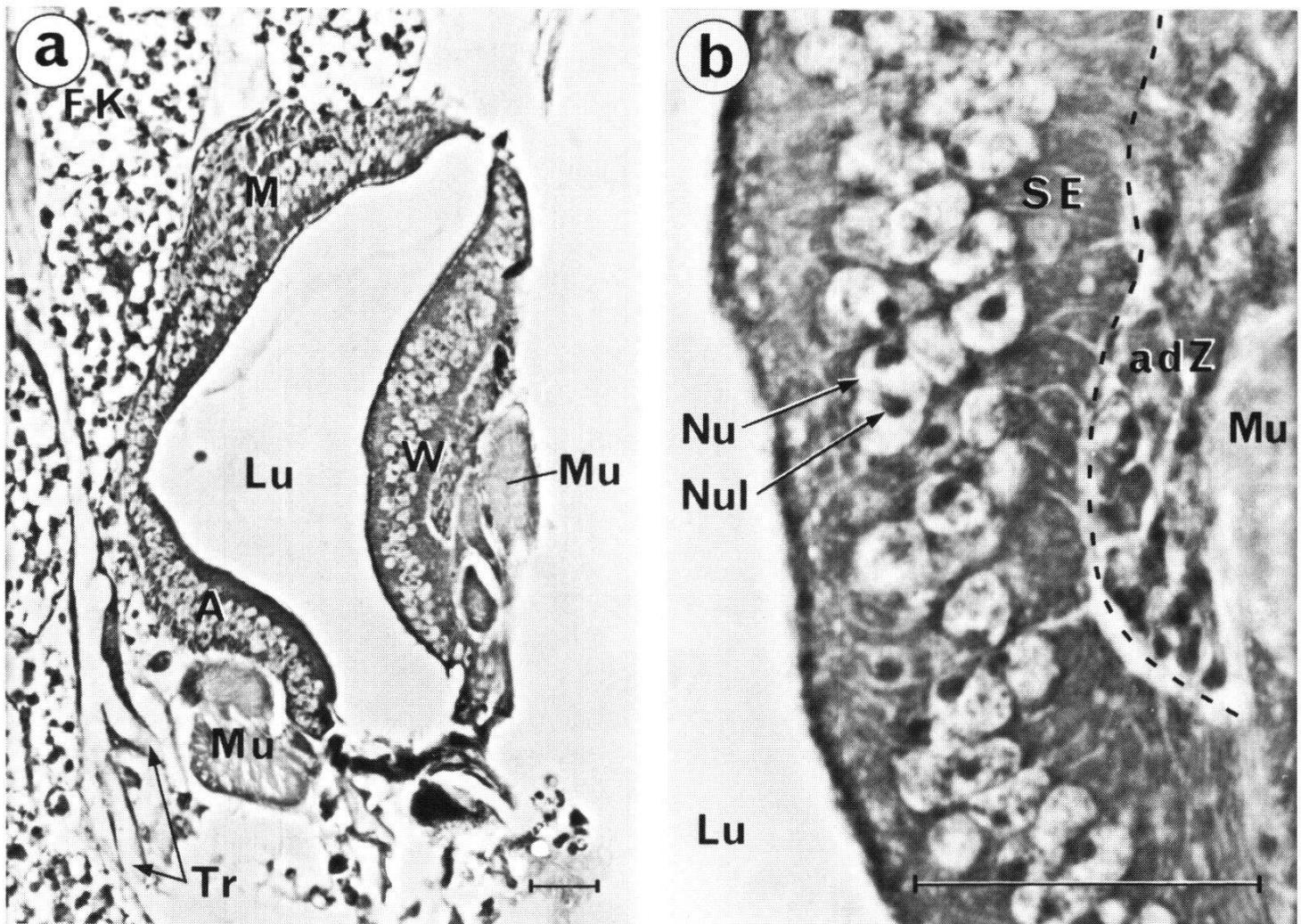


Abb. 23: Intersex-Genitalscheibe einer weißen Vorpuppe:

- a)  $5\mu$  dicker Paramedianschnitt
- b) Detail von a): W-Zone vergrößert

Die gestrichelte Linie deutet die Grenze zwischen SE und adZ an;  
Vergleichsstrecke =  $20\mu$ , Erklärung im Text

Anlagen der Paragonien, Vasa deferentia, Ductus und Samenpumpe langsam aus den Cranialbulbi heraus. Sowohl bei der *doublesex*- als auch bei der *intersex*-Entwicklung konnte ich schon im Stadium 5 das Auswachsen der großen W-Zone beobachten, die ebenfalls ihre adepithelialen Zellen austreten lässt. Unterdessen hat sich auch die Genitalscheibe zwischen Dorsalwand (Analprimordium) und W-Zone geöffnet. Sie bleibt über den am weiblichen Genitalprimordium ansetzenden Stiel mindestens noch bis 10 h nach Verpuppungsbeginn mit der Epidermis verbunden. Hier liegt schon ein wesentlicher Unterschied zum Evaginationsprozeß der Beinscheibe, deren Stiel offenbar einen Hohlraum besitzt. Dieser wird für die Ausstülpung des Beines durch entsprechende Veränderungen der larvalen Epidermis schon nach 5 bis 6 h gänzlich geöffnet (Poodry und Schneiderman, 1970).

Demgegenüber ist in keiner meiner über 80 Sagittalschnittserien durch verpuppungsreife Larven eine Fortsetzung des Genitalscheibenlumens in den Stiel hinein festzustellen. Schon Newby (1942) hat in frühen Puppenstadien von *Drosophila virilis* beobachtet, daß sich die Genitalscheibe nicht durch den Stiel hindurch öffnet.

Mit der Öffnung der Genitalscheibe kann nun der Evaginationsprozeß beginnen. Dies betrifft vor allem die äußeren Hartteile. Zuerst evaginieren die Analplattenanlagen in die durch Pfeile angegebene Richtung (Abb. 29 b, c Stadium 5 und 10). Der Kontakt des Enddarmprimordiums zur Rectalampulle des imaginalen Darms erfolgt zwischen 20 bis 25 h nach Pupariumsbildung. Die Beobachtung, daß beim normalen Männchen der Genitalbogen aus den paarigen Lateralbulbi entsteht, die seitlich evaginieren und dorsocranial über den Analplatten zum Bogen zusammenwachsen (Ehrenspurger, 1972), wurde durch die klonale Analyse von Dübendorfer und Nöthiger (1982) bestätigt. Links-rechts überlappende Genitalklone zeigten stets Verbindungen über die ventralen Elemente (Lateralplatten, Claspers) und nie über die dorsale Brücke des Genitalbogens. Bei *dsx* und *ix* stülpen sich seitlich aus der W-Zone auch noch die Anlagen des 8. Tergiten, sozusagen parallel zu den Genitalbogenprimordien aus. Ferner sind die lateralen Oberflächen häufig von einer Masse adepithelialer Zellen überdeckt, die offenbar leicht aus den Cranialbulbi, sich vermutlich noch vermehrend, herausfallen. Epper (1980) konnte bei der *dsx<sup>D</sup>*-Entwicklung ein ähnliches Gebilde ausmachen. Diesen «additional bulbus» deutete er als zusätzlich entstehendes Paragonium (vgl. S. 174). Der gesamte Evaginationsprozeß bis zur Bildung der typischen Elemente des Genitalapparates und den erstmals sichtbaren Borsten dauert 30 bis 40 Stunden lang.

Während der Evaginationsphase wachsen auch die Anlagen der Gonodukte den anterior gelegenen Gonadenanlagen entgegen und stellen im Männchen den Kontakt zu den Testes etwa in der 31. Stunde (Ehrenspurger, 1972), im Weibchen zu den Ovarien etwa in der 36. Stunde (Epper, 1980) nach Pupariumsbildung her. Diese Kontaktnahme mit Gonadenanlagen konnte in keiner *doublesex*- oder *intersex*-Puppe, jedenfalls nicht in den ersten 50 Stunden, beobachtet werden. Dies ist sicher auch eine Folge der teilweise beträchtlichen Unterentwicklung der Gonodukte (Abb. 29 e: Stadium 45 und 50) bzw. der Gonadenanlagen. Letztere sind allerdings schon in verpuppungsreifen Larven wesentlich kleiner als die Hodenanlagen normaler Männchen, aber doch etwas größer als die Eierstockanlagen normaler Weibchen. Diese intermediäre Ausbildung der Gonadenanlagen war interessanterweise sogar in beiden *transformer*-Mutanten feststellbar (Tab. 7). Die von Schmid (1977) in *dsx/dsx*-Fliegen gefundenen weißen oder selten gelblich gefärbten Klumpen (= «atypical gonads» von Hildreth, 1965) waren meist an den Oviduktenden oder an den Vasa deferentia befestigt. Sie sind häufig noch von Fettkörpern umgeben (vgl. Abb. 4). In diesen Fällen muß also die Kontaktnahme mit den Gonodukten erst in der zweiten Hälfte der Metamorphose erfolgt sein. Dasselbe dürfte auch für die von Andersen (1979) in *XX; ix/ix*-Fliegen gefundenen degenerierten Ovarien der Fall gewesen sein. Hingegen enthalten *transformer*-

Pseudomännchen an den Vasa befestigte, gelb pigmentierte und spiralisierte Hoden variabler Größe, die meist kleiner sind als in normalen Männchen (bei *XX; tra/tra*: Sturtevant, 1945) oder sogar eine große Variabilität aufweisen (bei *XX; tra-2/tra-2*: Watanabe, 1975).

Die Entstehung der inneren weiblichen Genitalien aus der W-Zone konnte vor allem bei *intersex*-Puppenstadien gut beobachtet werden. Sie dürfte dem weiblichen Primordium entsprechen, das Newby (1942) bei der Mutante *intersex* von *Drosophila virilis* als sekundäre Genitalscheibe bezeichnet hat. Die Anlagen des Oviductus mit seinen paarigen Enden, des Receptaculums sowie häufig von zwei Spermatheken waren in der Regel leicht auszumachen (Abb. 29e: Stadium 25, 45 und 50). Parovarien konnten nicht festgestellt oder nicht mit Sicherheit von kleinen Fettkörperklümpchen unterschieden werden. Sie sind ja auch, wenn sie z. B. in *dsx/dsx*-Fliegen gefunden wurden, wegen ihrer sehr kurzen Schläuchlein nur schwer und erst nach der Hämalaun-Eosin-Färbung sicher beobachtbar.

Die Entwicklung der inneren männlichen Genitalien muß hingegen schon früh gestört sein. Große unförmige Samenpumpen, die sich vom Genitalsegment nicht trennen, und z. T. kleine, bisweilen vom Ductus losgelöste Paragonien wurden beobachtet (Abb. 29e: Stadium 50).

Der Evaginationsprozeß der äußeren Genitalien und der Analplatten wird z. B. bei *XX; ix/ix*-Individuen häufig durch eine das posteriore Ende überziehende, durchsichtige Haut stark beeinträchtigt (Abb. 29e: Stadien 25, 45 und 50). Sie hat gegen den Hinterpol stets eine große Öffnung. Woraus diese Haut genau entsteht, konnte ich nicht feststellen. Sie entspricht jedenfalls nicht der pupalen Cuticula (Poodry und Schneiderman, 1970), die immer innerhalb des Puppentönnchens über dem ganzen Abdomen liegt und schon ab Stadium 10 stets vorhanden ist. Diese den Evaginationsprozeß hindernde Haut dürfte für die bei den geschlüpften *doublesex*- und *intersex*-Fliegen häufig ausgebliebene Ausstülpung des Anal-Genitalsegmentes verantwortlich sein. Die Entstehung eines bei diesen Genotypen öfters beobachteten «genital knob», der meist innere weibliche Gewebe enthält (vgl. S. 164), konnte bis zum Stadium 50 nicht festgestellt werden. Zur Klärung der Entwicklung dieses Gebildes bedarf es noch weiterer Untersuchungen, vor allem an älteren Puppenstadien.

## 4. Diskussion

### 4.1. Fragmentations- und Transplantationstechnik

Ursprung (1959) hat einen zweidimensionalen Anlageplan der männlichen Genitalscheibe aufstellen können, nachdem er durch UV-Strahlen Zellen in bestimmten Regionen abgetötet und durch Transplantation solch bestrahlter Scheiben in Wirtslarven nach der Metamorphose die Differenzierungsleistungen der überlebenden Zellen untersucht hatte. Die UV-Strahlen ließen sich zwar genau definierbar in bestimmten Bandbreiten auf die Genitalscheiben projizieren, doch blieb

unbekannt, wie tief sie eingedrungen waren, oder ob sie eventuell noch unerwünschte Nebenwirkungen gehabt haben. Daher bevorzuge ich eine präzis durchgeführte Fragmentation, weil durch sie das Ziel eines dreidimensionalen Anlageplanes erreichbar ist. Die Fragmentation der *dsx*-Scheibe in 10 definierbare Teile gelang sogar noch besser als bei der männlichen Genitalscheibe. Verpuppungsreife *doublesex*- und übrigens auch *intersex*-Scheiben haben ein größeres Lumen. Die einzelnen Bulbi sind lockerer angeordnet und daher mit den Wolframnadeln besser zugänglich. Die Schnittführung gelingt dadurch sauberer, was sich auch in den genaueren Resultaten widerspiegelt (Abb. 12). Demnach müßte eine Fragmentation von Scheiben aus weißen Vorpuppen am besten gelingen, denn durch die Streckung ist das Lumen noch größer geworden (siehe S. 199). Allerdings ist auch Vorsicht geboten, wenn sich die Scheibe für den Evaginationsprozeß bereits geöffnet haben sollte, weil dann beim Heraussezieren der Genitalscheibe die schon aufgeworfenen Analplatten unerwünschterweise abgetrennt werden könnten.

Die Größe der kleinsten Fragmente beträgt nach meiner früheren Schätzung an der männlichen Genitalscheibe etwa 1/30 der gesamten Scheibe (Ehrenspurger, 1972). Solch kleine Teile, die noch rund 300 Zellen enthalten, dürften alle Manipulationen bis zur Transplantation nur mit Mühe überlebt haben, denn aus den Wirtslarven konnte ich öfters nur dunkelbraune Klümpchen nekrotischen Gewebes freisezieren. Deshalb wurden die Genitalscheibenfragmente vor ihrer Transplantation noch in Beinscheiben eingepackt (Nöthiger, 1964). Das von der Beinscheibe völlig eingeschlossene Genitalscheibenstückchen läßt sich nämlich in seiner Differenzierung qualitativ nicht beeinträchtigen. So hatten alle, große (Abb. 12: FrNr 9 und 10) wie kleine (FrNr 1 und 2) Genitalscheibenfragmente etwa gleich große Überlebensraten, so daß die Fragmentgröße für das Überleben weniger wichtig war. Vermutlich bringt aber das Einpacken in eine gleichsam als «Träger» funktionierende Beinscheibe eine größere Ausbeute, weil so die kleinen Genitalscheibenfragmente weniger häufig verlorengehen. Interessanterweise gelang es durch das Einpacken in halbe Beinscheiben, die Überlebensrate von Genitalscheibenfragmenten noch weiter zu erhöhen. So überlebten von 112 transplantierten Genitalscheibenstückchen mit einer ganzen Beinscheibenhülle deren 54 (48 %) und von 253 mit einer halben Beinscheibenhülle deren 177 (70 %). Als Nebenversuch transplantierte ich noch 25 Genitalscheibenfragmente ohne jede Imaginalscheibenhülle, von denen aber nur 7 (28 %) überlebten. Das Einpacken in Beinscheiben bringt also auf jeden Fall eine starke Erhöhung der Überlebensrate.

#### 4.2. Die drei Hauptprimordien in der Genitalscheibe

Nöthiger *et al.* (1977) postulierten aufgrund ihrer Untersuchungen an Gynandriiden die Existenz von drei verschiedenen Primordien für die *embryonale* Anlage der Genitalscheibe, nämlich ein Anal- und je ein männliches und weibliches Genitalprimordium. Diese Annahme widerspricht der Auffassung, daß Teile der Genitalien beider Geschlechter einander homolog wären, z. B. Claspers und

Vaginalplatten (Kroeger, 1959). Dann müßten nämlich männliche und weibliche Genitalien aus der gleichen Anlage hervorgehen.

Dübendorfer (1970, 1971) und Emmert (1972 a und b) konnten an *Musca*, *Phormia* und *Calliphora* zeigen, daß beim Weibchen dieser *Dipteren* die Anlagen der Genitalien in zwei kleineren Lateralgenitalscheiben (= Nebengenitalscheiben) und jene der Analien in einer größeren Medianscheibe lokalisiert sind. Beim Männchen hingegen geht der vollständige Genitalapparat samt Analien aus der medianen Genitalscheibe hervor, während die Nebengenitalscheiben nur den Tergosterniten 7 + 8 (entspricht dem T<sub>8</sub> von *Drosophila*) aufbauen. Weil also die Primordien des 8. Abdominalsegments in den Nebengenitalscheiben, die des 9., 10. und 11. Segments in der Medianscheibe liegen, haben sie angenommen, daß die einzige Genitalscheibe von *Drosophila* eine Sammelanlage fusionierter, ursprünglich getrennter Abdominalblasteme der Segmente 8 bis 11 sein könnte (Dübendorfer, 1971; Emmert, 1972 a). Dazu paßte das Modell von Nöthiger *et al.* (1977) ausgezeichnet. Demnach sollten die drei Primordien des *Blastoderms* die Anlagen des 8. Segments (weibliche Genitalien), des 9. (männliche Genitalien) sowie des 10. und 11. Segments (Analien) enthalten. Diese Hypothese erfuhr seither weitere Unterstützung durch Experimente an der weiblichen und der *dsxD*-Genitalscheibe (Epper, 1981; Epper und Nöthiger, 1982), und wurde auch bestätigt mit Analysen von Gynandermosaiken (Schüpbach *et al.*, 1978; Janning *et al.*, 1980) oder mit klonalen Analysen nach röntgeninduzierter somatischer Rekombination an *XX; tra/+* - bzw. *XX; tra-2/+* -Tieren (Wieschaus und Nöthiger, 1982).

Ausgehend von diesen drei embryonalen, hier als *Hauptprimordien* bezeichneten Anlagen des *Blastoderms*, war die Verfolgung der Entwicklung der Genitalscheibe von der Larve bis zur Puppe von besonderem Interesse. In den Sagittalschnittserien ist die ungefähre Abgrenzung dieser Hauptprimordien erst ab 60 h (Mitte 2. Larvenstadium) erkennbar, also zu jenem Zeitpunkt, in dem auch männliche und weibliche Genitalscheiben unterscheidbar sind (Abb. 19).

Entsprechen aber diese visuell feststellbaren auch tatsächlich den entwicklungsphysiologischen Grenzen? Anal- und Genitalprimordium wenigstens sind schon ab *Blastoderm*-stadium klonal getrennt, im männlichen wie im weiblichen *Embryo* (Ulrich, 1971; Schüpbach *et al.*, 1978; Dübendorfer und Nöthiger, 1982; Wieschaus und Nöthiger, 1982). Auch unter gewissen experimentellen Bedingungen wird diese offenbar sehr stabile Determination zu Analien und Genitalien sichtbar. Duplizierende Halbscheiben bilden Analien und Genitalien aus zwei getrennten Regenerationsblastemen nach (Ulrich, 1971; Nöthiger, 1976). Das ist von der Genitalscheibenmorphologie her auch verständlich, denn diese beiden Anlagen sind räumlich getrennt (Abb. 16 und 17). Eindrücklich ist aber, daß diese Determination in Analien und Genitalien sogar über Jahre hinaus bestehen bleibt, nämlich wenn Fragmente in Dauerkulturen gehalten werden (Hadorn, 1966; Mindek, 1968).

Im Laufe der Embryonalentwicklung erfolgt die Determination in Analien und Genitalien also schon sehr früh. Die Trennungslinie könnte der Segmentgrenze 9/10 entsprechen (Nöthiger *et al.*, 1977; Dübendorfer und Nöthiger, 1982). Hinge-

gen ist die Abgrenzung in männliches und weibliches Genitalprimordium bis jetzt nicht eindeutig feststellbar gewesen. Weil sich im normalen Weibchen oder Männchen oder *transformer*-Pseudomännchen nur das eine der beiden Genitalprimordien differenziert, während das andere reprimiert bleibt, erlaubten die Zellklonanalysen von Wieschaus und Nöthiger (1982) nur indirekte Schlußfolgerungen. Wenn sie in weiblichen Fliegen männliche Genitalstrukturen und gleichzeitig auch Vaginalplattendefekte beobachteten, so interpretierten sie diese als Folge von ins weibliche Genitalprimordium hineingewachsenen und hier reprimierten *transformer*-Klonen. Eine klonale Analyse an *dsx*-, *dsx<sup>D</sup>*- oder *ix*-Tieren, bei denen sich beide Genitalprimordien entwickeln, könnte hingegen aufschlußreich sein. Deswegen sollte auch zunächst das morphologisch sichtbare Wachstum dieser drei Hauptprimordien in der Wildtyp- und mutanten Scheibe verfolgt werden. In Tab. 8 sind von den Stadien 54 h bis 120 h die Zellzahlen der weiblichen und männlichen Genitalscheiben nach Primordiumsanteil zusammengestellt, obschon die Angaben für die 54 h alten und für das männliche Genital- und Analprimordium der weiblichen Scheiben nur approximativ sein können (siehe S. 195). Schüpbach *et al.* (1978) haben die Anzahl der Genitalscheiben-Vorläuferzellen für das *Blastoderm* auf 11–13 geschätzt. Nimmt man für die Genitalscheibe einen Zellteilungszyklus von etwa 12 h an (Dübendorfer und Nöthiger, 1982), so ergäbe das für die 54stündige Genitalscheibe einen Wert von 176–208 Zellen, was mit meiner festgestellten Zellzahl gut übereinstimmt (Tab. 8: 54 h: ♂ 180, ♀ 163). Die Angaben von Dübendorfer und Nöthiger (1982) von 14–17 Zellen im *Blastoderm* ergäben für die 54 h alte Scheibe 224–272 Zellen, wären also etwas hoch geschätzt. Hingegen stimmt ihre Angabe von 3–4 Zellen für das weibliche Genitalprimordium sehr gut, bekäme man doch aus dieser Schätzung für die W-Zone einen Wert von 48–64 Zellen (Tab. 8: 54 h: 57 Zellen in der ♂ und 54 Zellen in der ♀ Scheibe).

Verfolgt man die Entwicklung der Genitalscheiben weiter, so kann man den Primordiengrößen der verschiedenen Larvenstadien ansehen, daß sie nicht gleichmäßig exponentiell wachsen (Tab. 8). Die von Wieschaus und Nöthiger (1982) vermuteten Unterschiede in der Wachstumsdynamik der drei Hauptprimordien sind besonders in der zweiten Hälfte des 2. Larvenstadiums sichtbar (Abb. 24). In der weiblichen Scheibe zeigt nämlich das weibliche Genitalprimordium zwischen 66 h und 72 h einen kleinen Wachstumsschub, das männliche Genitalprimordium hingegen unterscheidet sich kaum von der Ganzscheibe. Und im Gegensatz zur Wachstumsdynamik der ganzen Genitalscheibe weist auch das männliche Genitalprimordium in der männlichen Scheibe einen – wenn auch geringen – Wachstumsschub auf. Demgegenüber gleichen sich im 3. Larvenstadium die Kurvenbilder der Einzelprimordien stark und entsprechen dem Bild der ganzen Genitalscheiben. Doch wächst in der männlichen Scheibe das männliche Genitalprimordium viel stärker an als das weibliche Genitalprimordium, und entsprechend umgekehrt verhält es sich in der weiblichen Scheibe. Dies stimmt mit der Vorstellung überein, daß sich, je nach Karyotyp, das eine Genitalprimordium entwickelt und das andere reprimiert bleibt. Die Wachstumsdynamik des Analprimordiums schließlich entspricht etwa jener der ganzen Scheibe, im 2. wie im 3. Larvenstadium.

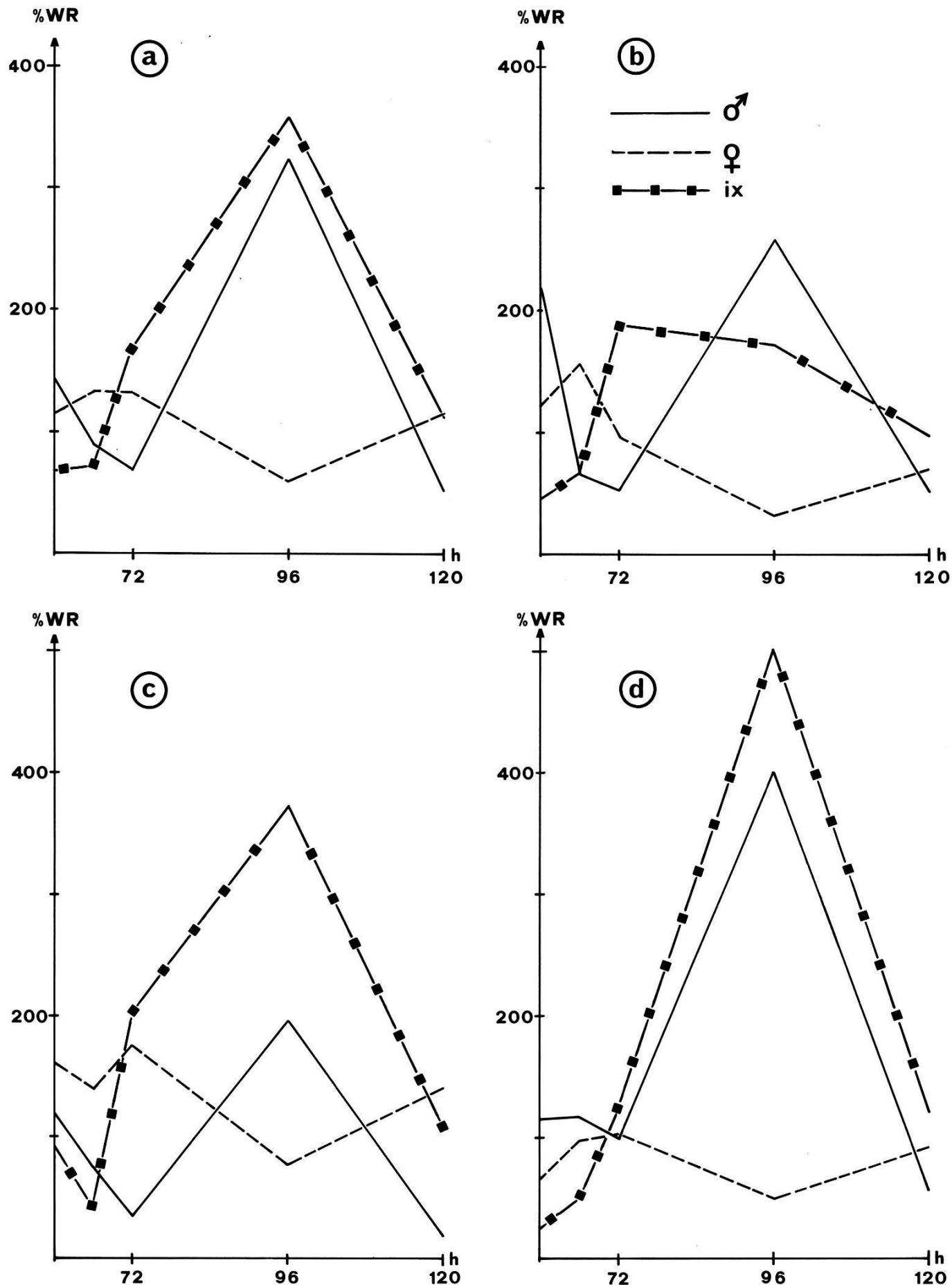
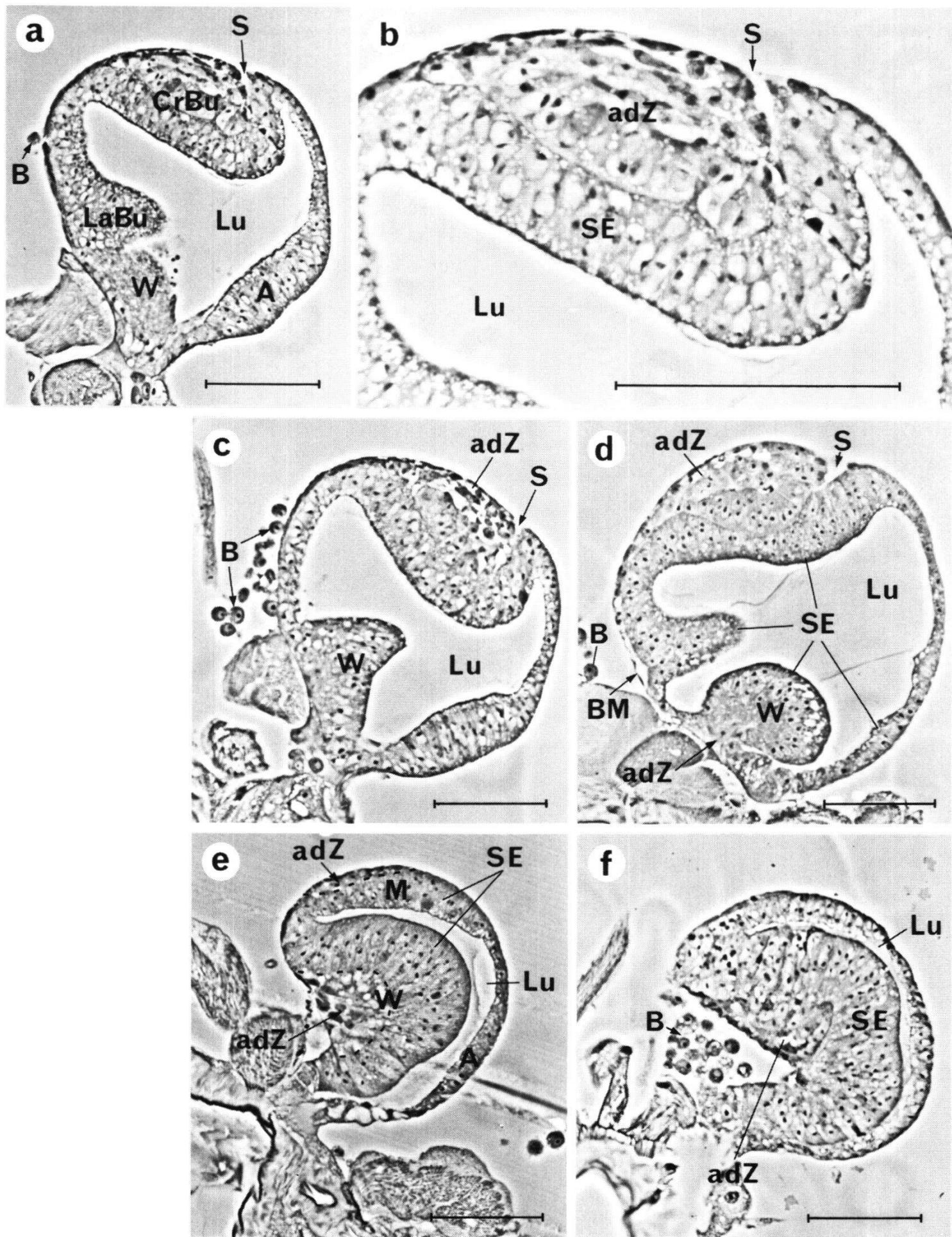


Abb. 24: Die Wastumsdynamik der drei Hauptprimordien in der männlichen (♂), weiblichen (♀) und intersex (ix)-Genitalscheibe: Abszisse: Alter in h nach Eiablage, Ordinate: % Wachstumsrate (WR), vgl. Text S. 191 ff. a) Ganze Genitalscheiben. b) Analprimordien. c) Weibliche Genitalprimordien. d) Männliche Genitalprimordien

Betrachtet man das Wachstum der Hauptprimordien in den mutanten Scheiben einzeln, so kann man, wie schon für die ganze Scheibe (Abb. 20b), eine grundsätzlich männliche Dynamik feststellen, allerdings mit einigen Abweichungen. So ist in der *dsx*-Scheibe der große Wachstumsschub im 2. Larvenstadium durch starkes Wachstum der W-Zone bedingt. Demgegenüber wird bei beiden *transformer*-Scheiben der große Wachstumsschub im 3. Larvenstadium durch starkes Wachstum des männlichen Genitalprimordiums hervorgerufen. Dies macht die Beobachtung von Wieschaus und Nöthiger (1982) verständlich, daß nämlich die in 72 h alten Larven induzierten männlichen Genitalklone (*tra/tra* oder *tra-2/tra-2*) in XX-Tieren stets wesentlich größer waren als in XY-Tieren. Unter den Mutanten fällt aber die *ix*-Scheibe besonders auf, weshalb nur ihre Hauptprimordien in Abb. 24 berücksichtigt sind: Nach einer relativ geringen Größenzunahme im 2. Larvenstadium wachsen beide Genitalprimordien sehr stark an, als müßten sie den Entwicklungsrückstand der ganzen Scheibe (vgl. S. 195 ff) wieder wettmachen. Das Analprimordium aber weist zwischen 72 h und 120 h keinen Wachstumsschub mehr auf und wäre also näher beim weiblichen Wachstumsverhalten. Diese Beobachtung könnte auch zum eher weiblich ausgeprägten Borstenmuster der Analplatten in der *intersex*-Fliege passen (vgl. S. 164).

#### 4.3. Bedeutung und Herkunft der adepithelialen Zellen

Schon die vielen verschiedenen Bezeichnungen, *Myoblasten* (Pérez, 1910; Laugé, 1975; 1982; Lawrence und Brower, 1982), *Mesenchymzellen* (Auerbach, 1936), *Mesodermzellen* (Newby, 1942; El-Shatoury, 1955a, c) *Oikocyten* (El-Shatoury und Waddington, 1957a), *äußere Epithelzellen* (Ursprung und Schabtach, 1968) oder *Promyoblasten* (Reed *et al.*, 1975) weisen auf die Schwierigkeiten und auf die kontroversen Meinungen über die Bedeutung und Herkunft dieser Zellen hin. Poodry und Schneiderman (1970) haben mit dem Begriff «*adepithiale Zellen*» vor allem auf ihre Lage in den Imaginalscheiben aufmerksam gemacht. Ihre detaillierte elektronenmikroskopische Analyse der Beinscheibe zeigt, daß die adepithelialen Zellen im Gegensatz zu jenen des Scheibenepithels keine Mikrovilli besitzen und keine apikal-basale Polarität aufweisen. Sie haben eine amöboide Form mit kurzen, fadenförmigen Ausstülpungen, was auf eine mögliche Beweglichkeit hindeutet. Mit Verpuppungsbeginn zeigen sie längere Fortsätze und richten sich in der Längsachse des entstehenden Beines aus. Einige werden jetzt länglich, bekommen wieder kürzere Fortsätze und stellen mit dem basalen Ende der Scheibenepithzel- len Kontakte («*gap junctions*») her. Daneben liegen noch isolierte Zellen mit sehr langen, dünnen Fortsätzen. Ähnlich ist die Situation in der 120 h alten Genitalscheibe. Bereits im Lichtmikroskop kann man, in Übereinstimmung mit Laugé (1975), verschieden geformte adepithiale Zellen beobachten, nämlich dem Scheibenepithel eng anliegende, die wie diese kompakt angeordnet sind, sowie längliche, spindelförmige und locker an der Peripherie liegende Zellen. Letztere sind kleiner und erscheinen im Phasenkontrast stets dunkler als erstere (Abb. 25 a–d).



Poodry und Schneiderman (1970) haben ferner sechs Stunden nach Verpuppungsbeginn in Beinprimordien manche in der Längsachse orientierte adepithelialen Zellen gefunden, die Mikrotubuli enthielten und Kontakt zu den Epidermiszellen hergestellt hatten. Ebenso konnten sie in metamorphosierten Beinscheibentransplantaten an der Epidermis inserierende Muskelzellen nachweisen. Sie deuteten daher, was schon lange vermutet worden war, die adepithelialen Zellen als Vorläuferzellen von imaginaler Muskulatur. Weitere Untersuchungen von Ursprung *et al.* (1972) und die detaillierte elektronenmikroskopische Analyse an Beinprimordien der Puppe von Reed *et al.* (1975) haben diese Hypothese bestätigt. Die Fragmentationsexperimente an der männlichen Genitalscheibe (Ehrenspurger, 1972) und die neuen an der *dsx*-Scheibe (Abb. 12) sowie die Entwicklungsbeobachtungen (Abb. 29) zeigen, daß die muskelhaltigen männlichen Genitalien aus den Cranialbulbi, der Zone mit der größten Maße adepithelialer Zellen, entstehen. Interessant sind auch die Befunde von Nöthiger und Oberlander (1967). Sie konnten in dieser Region der männlichen Genitalscheibe, die sie mindestens acht Tage lang in Abdomina weiblicher Fliegen kultiviert hatten, eine rhythmisch pulsierende Zellgruppe beobachten. Diese Region vermochte offenbar ohne Metamorphose kontraktile Zellen zu bilden. Sie dürfte, nach der Beschreibung der Autoren zu schließen, etwa dem Ductus-Samenpumpenfeld (Abb. 16) entsprechen.

In der Frage nach der Herkunft der adepithelialen Zellen stehen sich zwei Ansichten gegenüber: (1) Die adepithelialen Zellen wandern aus der Hämolymphe in die Imaginalscheiben ein (El-Shatoury, 1955 a, c; El-Shatoury und Waddington, 1957 a; Laugé 1975) und stammen vom Verbindungsgewebe zu larvaler Muskulatur (Newby, 1942) oder von den Lymphdrysen (El-Shatoury, 1955 a, c) ab. (2) Die adepithelialen Zellen sind Abkömmlinge des Scheibenepithels, d. h. das imaginale «Mesoderm» trennt sich in Form von «adepithelialen Zellen» erst anfangs des 3. Larvenstadiums vom Scheibenepithel («Ektoderm»), gleichsam als «verspätete Gastrulation» (Madhavan und Schneiderman, 1977; Poodry, 1980). Neuere Untersuchungen von Brower *et al.* (1981) widerlegen diese Hypothese. Sie konnten mit ihren klonalen Analysen an der noch undifferenzierten Flügelscheibe nachweisen, daß Scheibenepithel- und adepithiale Zellen eindeutig aus zwei verschiedenen Gruppen von Vorläuferzellen hervorgehen. Laugé (1975) beobachtete an Sagittalschnitten des frühen 3. Larvenstadiums mehrere, frei in der Hämolymphe liegende, spindelförmige Zellen, die sich offenbar an der Ventralseite der Genitalscheibe angesammelt hatten. Einige dieser adepithelialen Zellen («Myoblasten»)

Abb. 25: Adepitheliale Zellen in der 120 h alten Genitalscheibe: Sagittalschnitte im Phasenkontrast:

- Äußerer Paramedianschnitt (mit LaBu) durch die männliche Genitalscheibe
- Detail von a): Cranialbulbus vergrößert
- Innerer Paramedianschnitt (ohne LaBu) derselben Scheibe
- Äußerer Paramedianschnitt (mit LaBu) durch eine *XX; tra-2/tra-2*-Genitalscheibe
- f) Paramedianschnitte durch eine weibliche Genitalscheibe

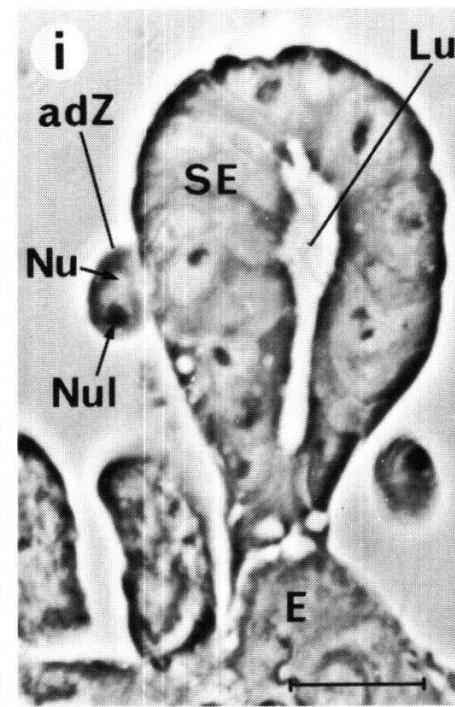
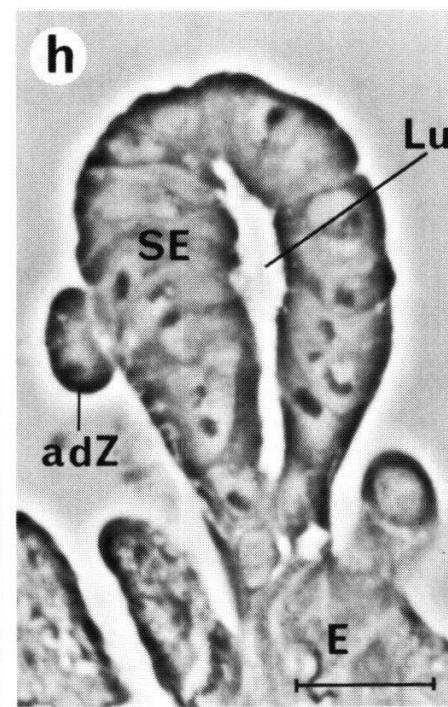
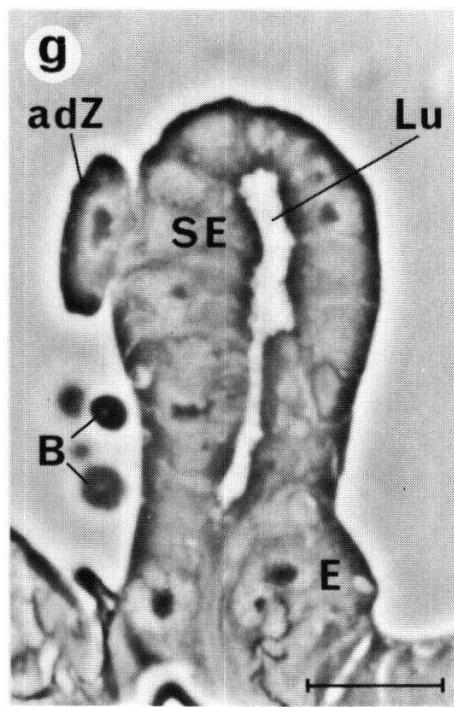
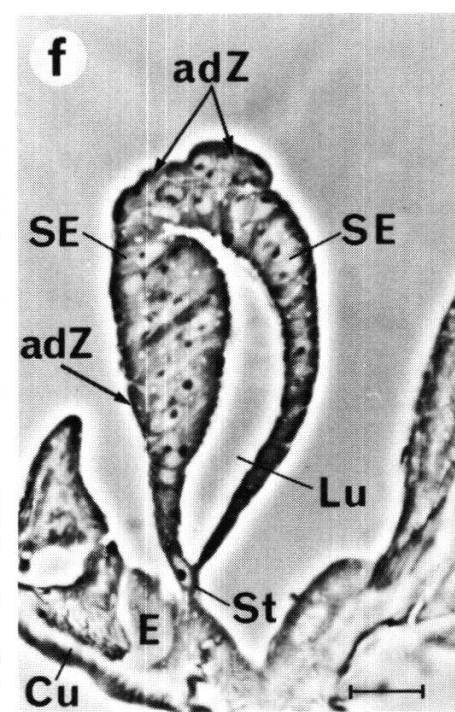
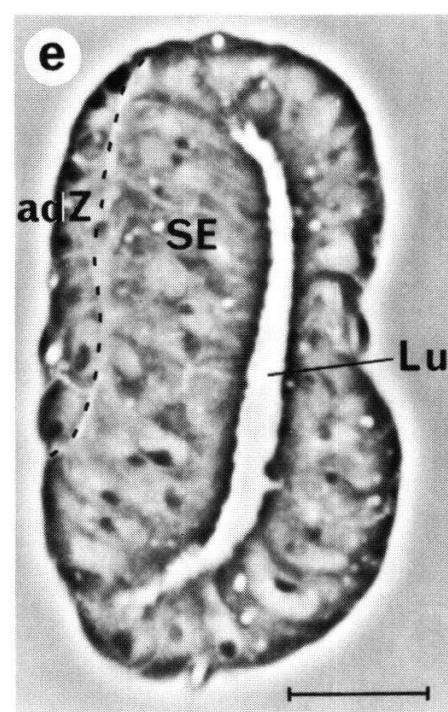
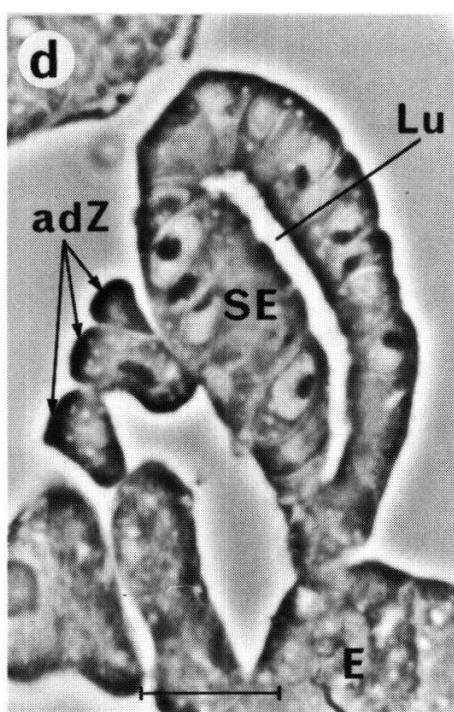
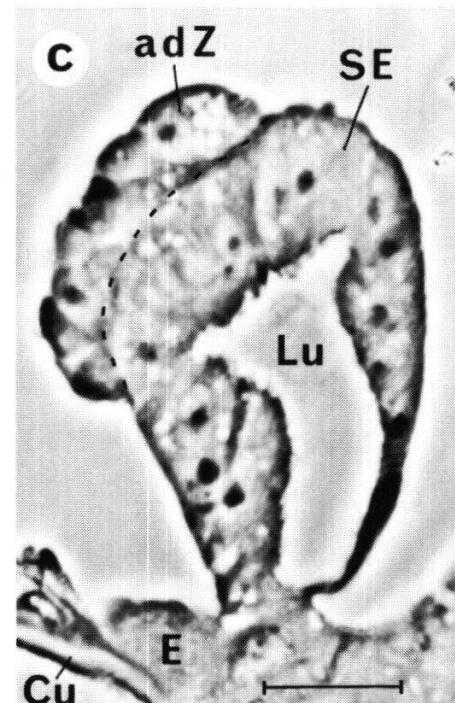
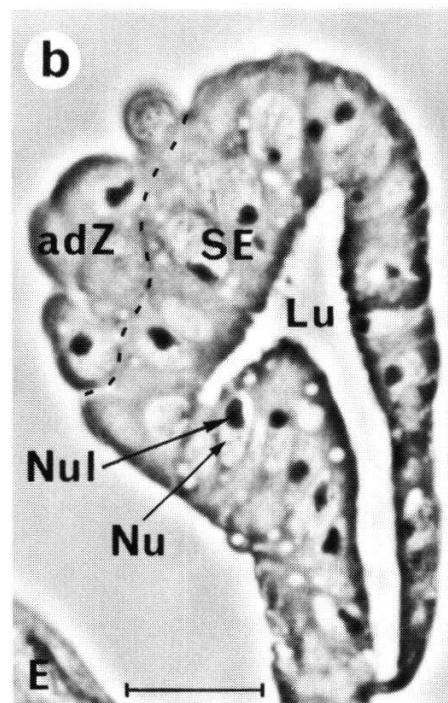
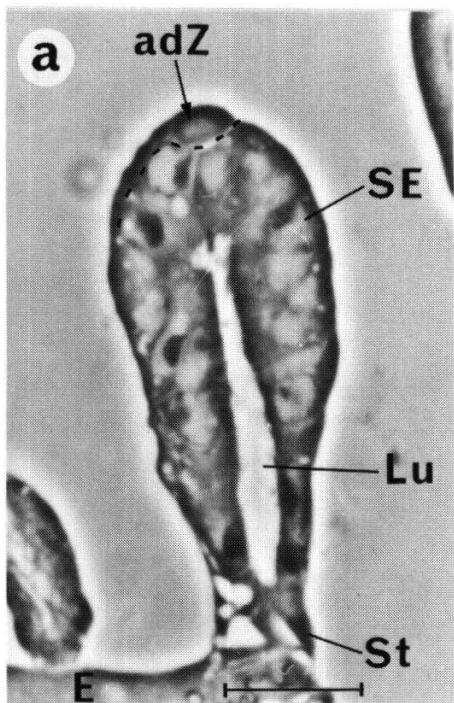
Die gestrichelte Linie deutet die Grenze zwischen adZ und SE an, Vergleichstrecke = 50  $\mu$ , Erklärung im Text

klebten an der Ventralschicht der Scheibe. Sie schienen nicht durch Teilung von Epithelzellen hervorzugehen, denn diese zeigten Mitosestadien immer nur an ihrem apikalen Pol, also gegen das Scheibenlumen hin, und teilten sich stets parallel zur Scheibenepitheloberfläche. Letztere Beobachtung wurde durch die Befunde von Madhavan und Schneiderman (1977) bestätigt. Aufgrund von meinen Beobachtungen würde ich die Ansicht von Laugé (1975) unterstützen, nur daß sich solche adepitheliale Zellen nicht erst anfangs des 3. sondern bereits ab Mitte des 2. Larvenstadiums oder schon früher an der Ventralseite der Genitalscheibe ansammeln (Abb. 26). Ich konnte in mehreren Schnittserien von 60–66 h alten Larven Gruppen von ca. 10–12 Zellen je an zwei Stellen des zukünftigen weiblichen (Abb. 26 d, g–i) und männlichen Genitalprimordiums (Abb. 26 b, c, f) feststellen, und zwar in der männlichen, weiblichen wie auch in der mutanten Scheibe (z. B. ix). Einige Zellen saßen derart eng auf den Scheibenepithelzellen, daß man hier bereits Zellkontakte hätte vermuten können (Abb. 26 g–i).

Abb. 26: Adepitheliale Zellen in der Genitalscheibe des 2. Larvenstadiums: Sagittalschnitte im Phasenkontrast:

- a) Medianschnitt durch die männliche, 60 h alte Larve
- b) Medianschnitt durch die männliche, 66 h alte Larve
- c) Medianschnitt durch die  $XX; tra-2/tra-2$ , 66 h alte Larve
- d) Paramedianschnitt durch die weibliche, 60 h alte Larve
- e) Paramedianschnitt durch die weibliche, 66 h alte Larve
- f) Medianschnitt durch die weibliche, 66 h alte Larve
- g) bis i) Paramedianschnitte durch dieselbe Genitalscheibe einer 60 h alten  $XX; ix/ix$ -Larve

Die gestrichelte Linie deutet die Grenze zwischen adZ und SE an, Vergleichsstrecke =  $10\mu$ , Erklärung im Text



Aber erst genaue elektronenmikroskopische Untersuchungen würden sichere Aussagen erlauben und wahrscheinlich folgende Fragen klären können: Welcher Art wären diese Kontakte? Wie können diese Zellen die «richtige» Genitalscheibenstelle finden? Wie durchstoßen sie anschließend die Basalmembran, sofern in der jungen Genitalscheibe überhaupt eine solche vorhanden ist? (Letztere Frage war mit meinen Schnittserien nicht eindeutig zu beantworten.) Welche Rolle spielen dabei die sog. Blutzellen, die bei der Morphogenese des Beines eventuell degenerierende Zellen, z.B. larvale Muskelzellbestandteile, «phagocytieren» (Poodry und Schneiderman, 1970)? Sie traten relativ häufig an der Ventralseite der Genitalscheiben von 120 h alten Larven auf (Abb. 25). Besteht ein direkter Zusammenhang zwischen den Blutzellen und den adepithelialen Zellen? Weiter bleibt die Frage offen, woher denn diese einwandernden Zellen kommen. Sind sie vielleicht Dervivate des embryonalen Mesoderms? Die Gynanderanalysen von Hotta und Benzer (1972) weisen darauf hin, daß im Blastodermanlageplan die Zentren («Foci») der indirekten Flugmuskelprimordien in der ventralen Mesodermregion liegen müssen. Allerdings entsteht diese Muskulatur nicht aus der Flügelscheibe. Interessant sind auch die neuesten Experimente von Lawrence und Brower (1982). Sie demonstrieren, daß sich die aus der *Flügelscheibe* ektomierte Region der adepithelialen Zellen nach Transplantation in Larven an der Bildung der Flug- und *Abdominalmuskeln* des Wirtes beteiligen kann. Das bedeutet, daß die Myoblasten wandern können und sich im Gegensatz zum ektodermalen Epithel der Flügelscheibe zu ganz anderer imaginaler Muskulatur zu differenzieren vermögen.

**Zusammenfassend:** Adepithiale Zellen könnten vom Mesoderm her stammen. Sie wandern im Laufe der Larvenperiode in die Imaginalscheiben ein, wo sie sich vermehren, aber noch indifferent («mesodermal») bleiben, bis sich mit Verpuppungsbeginn die ektodermalen Epithelzellen langsam differenzieren und die adepithelialen Zellen zur Bildung von entsprechend organspezifischer Muskulatur veranlassen.

#### 4.4. Morphologie, Entwicklungsleistung und Determinationszustand der Genitalscheibe

Die 120 h alte Genitalscheibe stellt, nach den Fragmentierungsexperimenten zu schließen, ein Mosaik verschieden determinierter Blasteme dar (Hadorn und Gloor, 1946; Hadorn *et al.*, 1949; Ursprung, 1957, 1959; Ehrenspurger, 1972). Die Genitalscheibenmorphologie wird durch die beiden Geschlechtsmutanten *dsx* und *ix* deutlich verändert (Abb. 9, 10). Die in der Larve schon früh erkennbare Wirkung dieser Mutation ermöglicht es, die beispielsweise für *doublesex* charakteristische Vielfalt der Ausprägung bereits an der Genitalscheibenanatomie festzustellen. Dieser an und für sich selbstverständliche Zusammenhang zwischen Morphologie und Entwicklungsmuster wurde auch von Reinhardt und Sanchez (1982) an der männlichen und weiblichen Genitalscheibe von *In(1)sx*-Larven des späten 3. Stadiums festgestellt. Jetzt, da man den Anlageplan (Abb. 15) kennt, wäre im Ganzscheibentransplantationsexperiment die Entwicklungsleistung einer Genitalscheibe grob voraussagbar (vgl. Tab. 4). Angaben *qualitativer* Art, nämlich, ob eine Scheibe z. B. nur eine Clasper- und eine Lateralplattenanlage oder nur die Hälfte des Genitalbogens enthalte, können vor allem bei Links-rechts-Asymmetrien gemacht werden. Ebenso enthalten große W-Zonen praktisch immer die Anlagen von Vaginalplatten, Uterus, Oviductus und Receptaculum seminis. Mit der neuen Möglichkeit, Imaginalscheibenzellen genetisch zu markieren und noch vor der Metamorphose histochemisch sichtbar zu machen (Brower *et al.*, 1981; Kuhn *et al.*, 1983), ist sogar eine klonale Analyse der undifferenzierten Genitalscheibe durchführbar. Zusammen mit morphologischen Beobachtungen könnten neue Erkenntnisse über Determinationsprozesse und Morphogenese der Genitalscheibe gewonnen werden.

Voraussagen über *quantitative* Entwicklungsleistungen dürften hingegen schwieriger sein. Aus den insgesamt 14 links-rechts-asymmetrischen *dsx*-Scheiben von Tab. 4 entstanden vier Genitalapparate mit zwei Claspers, zwei Lateralplatten und einem normalgroßen Genitalbogen. In zwei dieser vier Fälle wurden auch fast vollständige innere männliche Genitalien gebildet, obwohl bei diesen Genitalscheiben Cranial- und Lateralbulbus der einen Seite ziemlich klein gewesen waren. Quantitative Mehrleistungen waren ferner – wie schon bei den Fragmentierungsexperimenten an der männlichen Genitalscheibe (Ehrenspurger, 1972) – auch bei der *dsx*-Scheibe zu beobachten. Auffällig war die starke Proliferation des Genitalbogenblastems (Abb. 12), dies, obwohl die Wirtslarven bei der Transplantation verpuppungsreif waren. Vergleicht man die Ganzscheibentransplantate (Tab. 3) mit den entsprechenden *in situ*-Genitalapparaten (Tab. 2), so wird vor allem in der männlichen Ganzscheibentransplantation die um rund einen Drittel erhöhte Produktion von Genitalbogenborsten ersichtlich (q-Wert = 130, Kontrolle = 100). Vielleicht besteht ein Zusammenhang zwischen der bei transplantierten Ganzscheiben ausbleibenden Evagination und dem sozusagen ungehemmten Weiterwachsen der Lateralbulbi, bevor die Differenzierungsprozesse einsetzen. In der Puppe vergrößern sich während der ersten 25–30 h die beiden Genitalbogen-

blasteme besonders stark, bis sie dorsal über den Analplatten zusammenwachsen (Abb. 29). Dieses Verschmelzen der Genitalbogenhälften war übrigens in den Ganzscheibentransplantaten nicht auszumachen. Sie blieben stets durch ein dünnes, schwach chitinisiertes, aber durchsichtiges Häutchen voneinander getrennt (Pfeil in Abb. 27a). Vergleicht man die quantitativen Leistungen der Genitalbogenblasteme in den verschiedenen Genotypen, so zeigen die transplantierten  $XY; dsx/dsx$ - (q = 118) und  $XX; ix/ix$ -Scheiben (q = 112) ebenfalls Mehrleistungen gegenüber den entsprechenden *in situ*-Scheiben. Hingegen ist bei der  $XX; dsx/dsx$ -Scheibe keine Mehrleistung (q = 100) oder sogar eine schwache Minderleistung (q = 97.5) festzustellen, wenn es sich um eine *dsx*-Scheibe mit großer W-Zone handelte. Vielleicht wurde hier wegen des großen weiblichen Genitalprimordiums das Wachstum und die Differenzierung der Genitalbogenprimordien gehemmt.

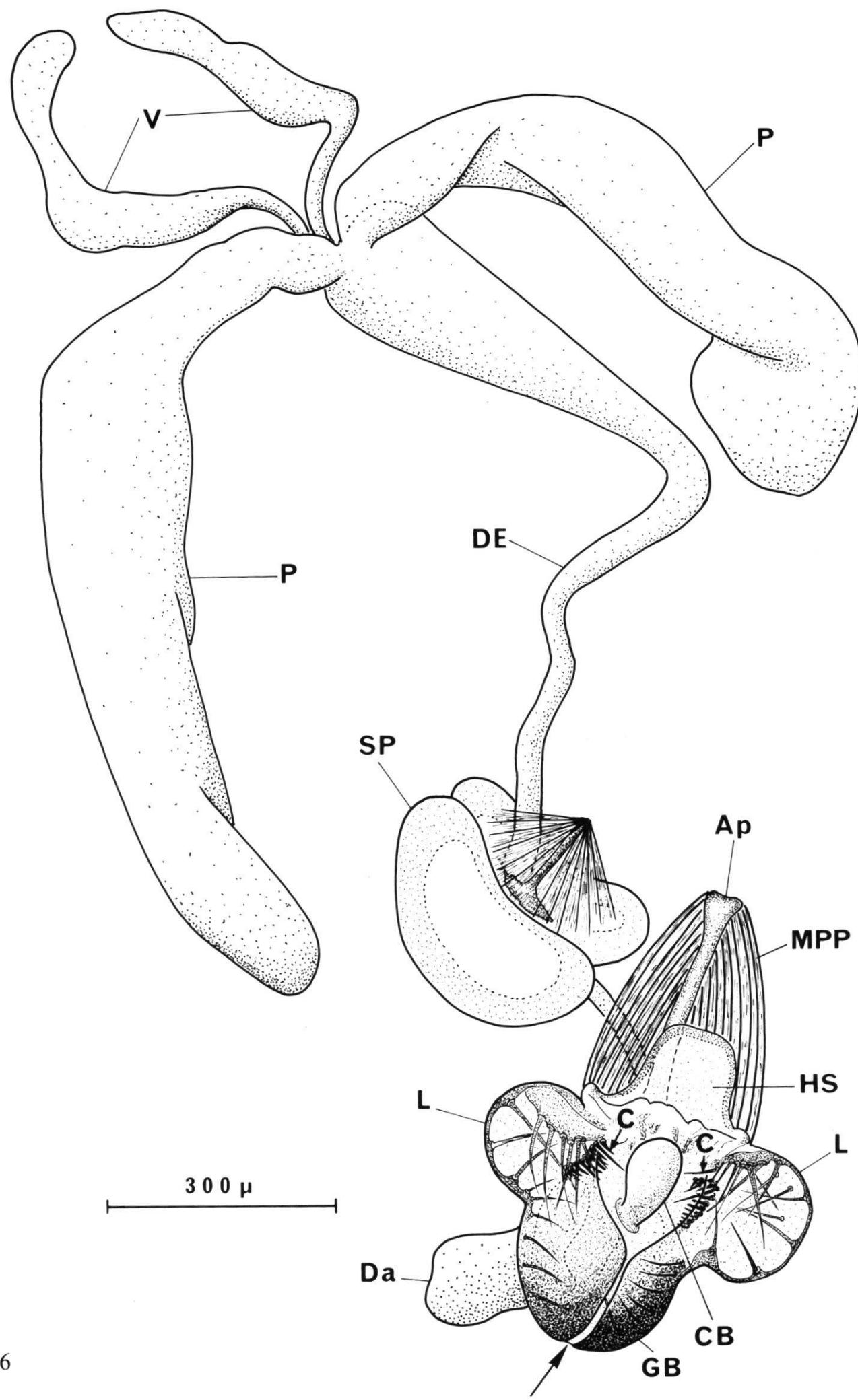
Schließlich sind bei der Mutante *doublesex* die Mehrbildungen von Paragonien nach Ganzscheibentransplantation (siehe S. 174) und *in situ* (Schmid, 1977) nicht an der Genitalscheibenmorphologie ablesbar. Zwei der 14 asymmetrischen Scheiben (Tab. 4) hatten nämlich drei Paragonien gebildet. Ebenso entstand ein drittes Paragonium bei sechs der total 74 Ganzscheibentransplantate und gleichzeitig bei vier auch ein drittes Vas deferens. Drei dieser Paragonien (1 mit Vas deferens) waren frei, also vom Transplantat losgelöst, und drei (je mit Vas deferens) am Oviductus angewachsen. Eigenartig ist aber, daß diese beiden Organe offenbar vom weiblichen Genitalprimordium gebildet werden können (Epper, 1981), d. h. beim *dsx*-Fragmentationsexperiment (Abb. 12) auch von den Fragmenten Nr. 5 (in 13 %) und Nr. 6 (in 8 %). Weil die Fragmente Nr. 5 und 6 sowie 9 und 10 zwar benachbart, aber weit auseinanderliegen, mit den Wolframnadeln gut zugänglich und daher voneinander trennbar waren, dürfte für diese überraschende Mehrbildung nicht ungenaue Schnittführung verantwortlich gemacht werden. Vielmehr könnte sie eine Folge von sich übermäßig teilenden adepithelialen Zellen sein. Diese sind ja an der Bildung der Paragonien und Vasa deferentia maßgeblich beteiligt (Abb. 29) und kommen im weiblichen Genitalprimordium ebenfalls vor (Abb. 11 c, d, e). In der Flügelscheibe sind sie vor Verpuppungsbeginn noch nicht segmentspezifisch determiniert und können in andere Anlagen einwandern (Lawrence und Brower, 1982). Dazu paßt auch die Beobachtung, daß solche Zellen aus den Cranialbulbi heraustreten und seitlich an der Genitalscheibe hinunterwandern können (siehe S. 201). Ferner besitzen im Gegensatz zu Ductus ejaculatorius und Samenpumpe die Paragonien und Vasa auf ihrer Innenseite, also gegen ihr Lumen hin, keine Cuticula (Bairati, 1968), die der früheren Intima (Miller, 1950) entspricht. Aufgrund von seinen genauen elektronenoptischen Untersuchungen hat daher Bairati (1968) Samenpumpe und Ductus als Derivate des Ektoderm- und Mesoderms bezeichnet, hingegen den rein *mesodermalen* Ursprung von Paragonien und Vasa nicht ausgeschlossen. Dann wäre es auch verständlich, warum Dübendorfer und Nöthiger (1982) in den männlichen Genitalklonen einen Zusammenhang nur zwischen äußeren Genitalien einerseits sowie Ductus und Samenpumpe andererseits gefunden haben. Der einzige Klon, der sich vollständig über

beide Paragonien erstreckt hatte, zeigte mit den übrigen Weichteilen oder den äußeren Genitalien keinerlei Überlappung. Wenn in einer klonalen Analyse ein Klon gleichzeitig Paragonien und die Abdominal- oder Beinmuskulatur erfassen würde, wäre die ausschließlich mesodermale Herkunft der Paragonien zwingender zu postulieren. Für die Vasa wäre das schwieriger, denn sie werden *in situ* immer von gelben, mesodermalen Hüllzellen des Hodens überwachsen (Stern und Hadorn, 1939).

#### 4.5. Die reprimierten Genitalprimordien

Die Fragmentationsexperimente mit der männlichen Genitalscheibe haben gezeigt, daß die W-Zone keine der bekannten Strukturelemente des männlichen Genitalapparates produziert. Mit Hilfe der Entwicklungsbeobachtungen *in situ* wurde sie aber als Anlage der zwischen Genitalbogen und 6. Tergiten vorhandenen Intersegmentalhaut gedeutet (Ehrenspurger, 1972). Die auf S. 175 erwähnte Nebenbeobachtung führt zur Vermutung, daß die von den männlichen  $XY; dsx/+$ -Ganzscheiben gebildete Chitinblase aus der W-Zone entstehen könnte. Eine nochmalige Durchsicht der Präparate aus meiner früheren Arbeit hat bei den acht  $XY; +/+$ -Ganzscheibentransplantaten noch vier solche Chitinblasen zutage gefördert. Zusätzliche  $XY; +/+-$  und  $XY; ix/+$ -Scheiben, die nebenher transplantiert wurden, wiesen weitere sechs auf, so daß von total 29 männlichen Ganzscheibentransplantaten 20 eine Chitinblase produziert hatten. Diese ragten stets genau an der Stelle aus dem Transplantat heraus, wo im  $dsx$ - oder  $ix$ -Ganzscheibentransplantat die weiblichen Genitalien ansetzten. Sie waren nur über ein dünnes, durchsichtiges Häutchen mit dem übrigen Transplantat verbunden, so daß sie vermutlich bei unsorgfältiger Präparation aus dem Wirtsabdomen (bei rund einem Drittel) leicht verlorengehen konnten. Alle diese Chitinblasen enthielten keinerlei Borsten, doch wurde bei entsprechend starker Vergrößerung die für die borstenlosen  $T_8$ -Plättchen der männlichen *in situ*-Genitalapparate (Abb. 2 und 6) typische körnige Struktur ausnahmslos gefunden (Abb. 27c). Dies würde bedeuten, daß das weibliche Genitalprimordium in der männlichen Genitalscheibe gar nicht vollständig reprimiert wäre, sondern daß es die zwei kleinen  $T_8$ -Rudimente (Glechauf, 1936; Ferris, 1950; Bryant und Hsei, 1977) und die Intersegmentalhaut (Ehrenspurger, 1972) bildet. Dadurch käme der W-Zone auch im Männchen eine Differenzierungsfunktion zu.

Ein mit der männlichen Wildtypscheibe durchgeführtes Kontrollexperiment sei hier noch kurz erwähnt (Nöthiger und Ehrenspurger, unveröff.). Aus 118 h alten männlichen Wildtyp-Larven wurden die Genitalscheiben herausseziert, dann die W-Zone ektomiert und W-Zone und Rest der Scheibe durch Transplantation in 96 h alte Wirtslarven getrennt der Metamorphose unterworfen. Aus 7 geschlüpften Fliegen, die Restscheiben enthielten, wurde je ein vollständiger männlicher Genitalapparat (einer mit nur 1 ½ Analplatten, einer mit 2 Apodemen) freiseziert. Von den 8 geschlüpften Fliegen, die die W-Zone enthielten, hatten 5 überhaupt kein

**a**

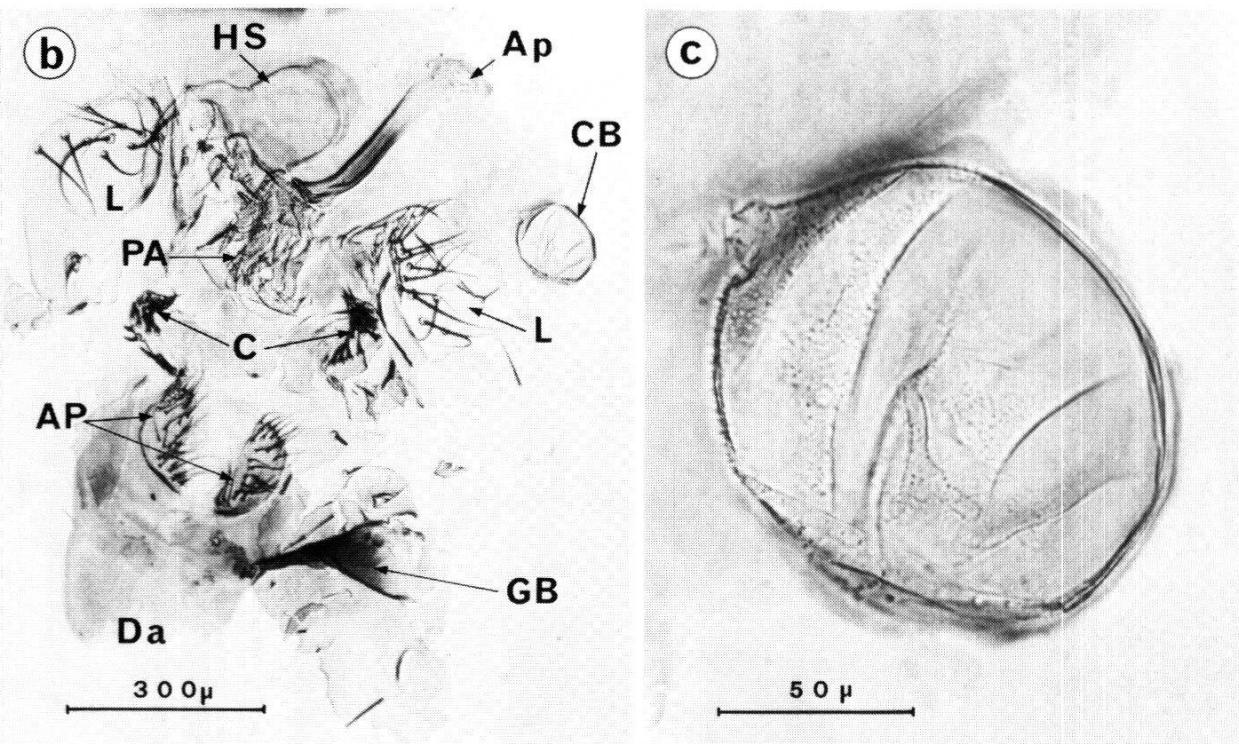


Abb. 27: Metamorphosiertes Ganzscheibentransplantat einer männlichen Genitalscheibe:

- a) Zeichnung eines Totalpräparates
- b) Mikropräparat der Hartteile
- c) Chitinblase (CB) von b) vergrößert

Transplantat und 3 je eine Chitinblase. Von diesen war eine mit einem ganz kleinen Samenpumpenfragment und eine mit einer Genitalbogenblase assoziiert. Darin waren 9 Genitalbogenborsten. Erstaunlicherweise enthielt aber die «T<sub>8</sub>-Chitinblase» desselben Transplantates zwei schöne dicke Borsten, die von ihrer gedrungenen Form her eher als Dornborsten der Vaginalplatten und nicht als Clasper-Kammzähne zu identifizieren waren. Diese überraschende Beobachtung müßte aber zuerst mit einer umfassenden Wiederholung dieses Experiments reproduziert werden, um die Aussage zu erlauben, daß XY-Zellen des Wildtyps weibliche Strukturen differenzieren können. Bis jetzt ist dies erst mit den Zellen der XY; *dsx/dsx*-Scheibe möglich gewesen (Kap. 3.4.). Es wäre ferner auch denkbar, in einem Regenerationsexperiment die reprimierte W-Zone einer XY-Scheibe zu aktivieren. Nach Befunden von Littlefield und Bryant (1979 b) zu schließen, könnte die W-Zone einer männlichen Genitalscheibe durch Mischung mit Fragmenten der weiblichen Genitalscheibe männliche Analien regenerieren.

Eine analoge Bildung des reprimierten männlichen Genitalprimordiums in der weiblichen Genitalscheibe konnte bis jetzt nicht gefunden werden (vgl. dazu Kap. 4.7.).

#### 4.6. Vergleich verschiedener Genitalscheiben-Anlagepläne

Aufgrund der Angaben in den von Littlefield und Bryant (1979 a) und Epper (1980) aufgestellten Anlageplänen sowie den Resultaten der Fragmentierungsexperimente mit der *dsx*-, *ix*- und Wildtyp-Scheibe wurde ein neuer Anlageplan der weiblichen Genitalscheibe gezeichnet (Abb. 17). Die Verwendung der gleichen graphischen Symbole für die entsprechenden Strukturelemente macht so einen Vergleich mit den Anlageplänen der intersexuellen (Abb. 15) und der männlichen Genitalscheibe (Abb. 16) leichter. Gegenüber den früher publizierten Anlageplänen fallen in Abb. 17 folgende Änderungen auf: Die Vaginalplattenprimordien sind weiter lateral und die Anlagen der beiden 8. Tergite weiter posterior. Den Ergebnissen von Hadorn und Gloor (1946), Gruber (1949), Hadorn und Chen (1956) und Ursprung (1957) folgend ist nur eine Anlage der Spermatheken, zentral und anterior, sowie kleiner dargestellt, denn links und rechts von ihr liegen die paarigen Parovarienprimordien. Dies ist auch der Hauptunterschied zum Anlageplan von Epper, der die Parovarienanlagen in der Dorsalwand, zwischen reprimiertem männlichem Genitalprimordium (= RMP) und Analprimordium eingezeichnet hat (Epper, 1980: Fig. 9 a, c). Diese Darstellung basiert auf den Resultaten seiner Fragmentierungsexperimente an der weiblichen Genitalscheibe. Verschiedenartige Zweiteilungen der Scheibe führten zu einer «Einkreisung» der Parovarienprimordien (Epper, 1980: Tab. 1). Doch fehlt gerade das entscheidende Experiment, nämlich die Trennung von Dorsalwand (RMP + Parovarien- + Analprimordium) und Ventralbulbi (weibliches Genitalprimordium). Nur so könnte man sicher die Parovarienanlagen entweder in der Dorsalwand oder in den Ventralbulbi lokalisieren. Aus Tab. 5 geht hervor, daß sie aber an der anterioren Schnittstelle, also zwischen männlichem und weiblichem Genitalprimordium, liegen müssen (Abb. 17). Betrachtet man ein weibliches Ganzscheibentransplantat (Abb. 28), so erkennt man sogleich, daß die Parovarien dort ansetzen, wo auch die Spermatheken dorsal an der Uterus-Oviductus-Grenze entspringen. Weil bei der transplantierten Imaginalscheibe der Evaginationsprozeß ausbleibt, darf man annehmen, daß die metamorphosierenden Primordien in der Genitalscheibe ihre relative Lage zueinander nicht verändern können (Ehrenspurger, 1972; Bryant und Hsei, 1977). Eine in der Dorsalwand der Scheibe zwischen RMP und Analprimordium liegende Parovarienanlage (heller Pfeil in Abb. 28) müßte daher das RMP, eine Zellgruppe etwa von der Größe  $\frac{1}{6}$  der ganzen Scheibe (Tab. 8), überspringen, um an den richtigen Ort zu gelangen. Das hätte dann auch bei den total 14 *dsx*-Ganzscheibentransplantaten, die Parovarien gebildet hatten, geschehen müssen, und zwar über das sich hier differenzierende männliche Genitalprimordium hinweg. Dies wäre jedoch entwicklungsphysiologisch kaum denkbar. Einzelne Zellen, wie z. B. adipithiale Zellen (Lawrence und Brower, 1982), oder die Polzellen vor und während der Gastrulation (Bownes, 1982) oder die Zellen der Neuralleiste bei Amphibienkeimen (Hadorn, 1961) können von ihrer Anlage auswandern, aber kaum ganze Organanlagen von metamorphosierenden Imaginalscheiben.

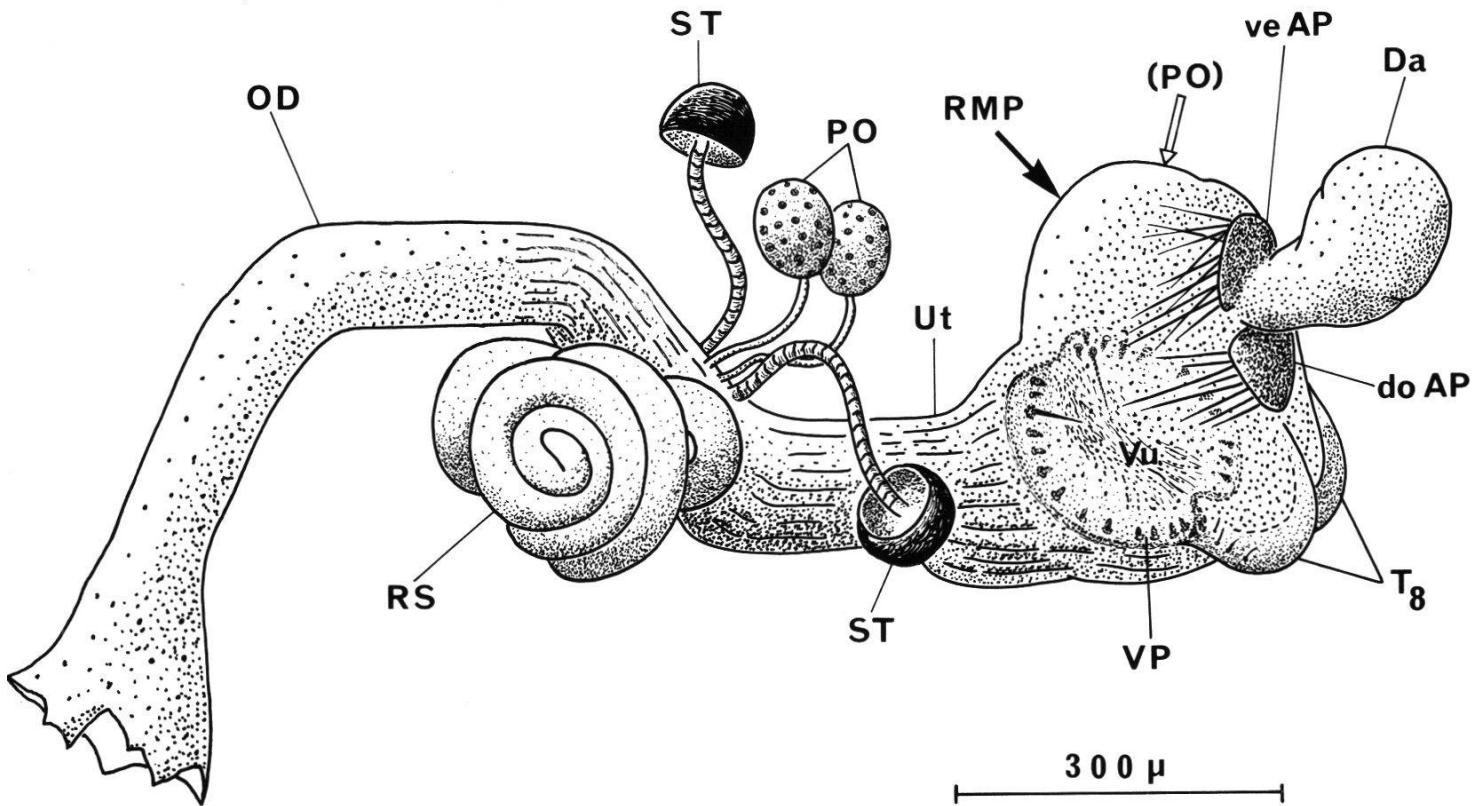


Abb. 28: Metamorphosiertes Ganzscheibentransplantat einer weiblichen Genitalscheibe (linke Lateralansicht), halbschematisch:

Die Pfeile geben die Stellen an, wo nach Epper (1980) die Parovariananlage (PO) und das reprimierte männliche Genitalprimordium (= RMP) in der «Genitalscheibe» liegen würden  
Erklärung im Text

Ferner sollen nach Ursprung (1957) die Parovarienprimordien eher tiefer, also möglicherweise in der Ventralschicht und nicht in der Dorsalwand liegen. Bei medianer Defektsetzung mit UV-Strahlen beobachtete er nach kurzer Bestrahlungsdauer fast keinen, nach längerer Bestrahlungsdauer fast vollständigen Ausfall der Parovarien. Allerdings weiß man nicht, ob das Überleben dieser Organanlagen einer «Alles oder Nichts»-Regel folgt, daß sie also erst bei Erreichen eines bestimmten Schwellenwertes absterben. Die Befunde an andern Dipteren hingegen sprechen wieder mehr für in der Nähe des Analprimordiums liegende Parovariananlagen. Bei *Musca* wurden sie in der Medianscheibe, neben dem Analprimordium, lokalisiert (Dübendorfer, 1971). Auch bei *Calliphora* sind sie in der Medianscheibe, die nach Emmert (1972 b) auch noch die Analien und ein Stück Genitalien, die Vagina, produziert. In welchem der drei Hauptprimordien von *Drosophila* liegen nun aber die Parovariananlagen wirklich? Um eine mögliche Antwort auf diese Frage zu finden, seien im folgenden Kapitel noch die neuesten Arbeiten der Gynander- und klonalen Analysen diskutiert.

#### 4.7. In welchem Segment der Blastodermanlage befinden sich die Parovarienprimordien?

Nach den Resultaten von Dübendorfer und Nöthiger (1982) zu schließen, sind die Parovarien bis mindestens 30 h nach Eiablage mit den Analien klonal verbunden und von Anfang an von den weiblichen Genitalien getrennt. Darauf weisen auch die Gynanderanalysen hin (Schüpbach *et al.*, 1978). Wenn, wie in den publizierten Abbildungen sichtbar (Dübendorfer, 1977; Wieschaus, 1978; Dübendorfer und Nöthiger, 1982), die Parovarienklone sich jeweils über mindestens ein ganzes Organ erstrecken, so könnte man wiederum vermuten, daß es sich bei den fraglichen Klonen um Mesodermklone handelt (vgl. S. 214f). Aber da man bis heute noch keine genaue Kenntnisse über den histologischen Feinbau der weiblichen Weichteile hat, ist ein Vergleich mit den Paragonien des Männchens nicht angebracht. Und die relativ hohe Frequenz des gleichzeitigen Auftretens von Parovarien- und Analplattenklonen (Dübendorfer und Nöthiger, 1982) spricht vielmehr gegen einen rein mesodermalen Ursprung der Parovarien.

Im Blastodermanlageplan (Schüpbach *et al.*, 1978: Fig. 2 und 3) liegen die Anlagen der Parovarien näher beim Anal- als beim weiblichen Genitalprimordium. Ihre Lage könnte aber etwa mit dem männlichen Genitalprimordium zusammenfallen. Der Abstand vom Analplattenprimordium zum Parovarienprimordium des Weibchens beträgt nämlich 4.5–6.7 sturts und zum Hypandriumprimordium des Männchens 5.1–5.9 sturts (Schüpbach *et al.*, 1978: Tab. 1 und 5). Berücksichtigt man die Maximalabstände, so wäre sogar in posteriorer Richtung eine Reihenfolge von Parovarien – Hypandrium – Dorsanalplattenanlage denkbar, was zum Anlageplan (Abb. 17) passen würde. Nimmt man ferner in der von Wieschaus und Nöthiger (1982: Fig. 4) vorgeschlagenen Blastodermanlage ein in der Medianen liegendes Feld an, das alle drei Hauptprimordien miteinander verbindet, dann würde auch zwischen einer im weiblichen Primordium liegenden Parovarienanlage und dem Analprimordium eine direkte Beziehung bestehen. Dieses Feld könnte der Penisapparatanlage entsprechen, die in der 120 h alten *dsx*- oder *ix*-Genitalscheibe männliches und weibliches Genitalprimordium verbindet (Abb. 15). Der ins weibliche Primordium überlappende Teil produziert dann den sekundären Penisapparat und aus dem ins Analprimordium übergreifenden Teil wären die von Wieschaus und Nöthiger (1982) beschriebenen Penisklone entstanden, die klonale Beziehung zu den Analplatten aufwiesen. Wenn man alle Beispiele von *dsx*- und *ix*-Genitalapparaten (Tab. 2 und 3), die einen sekundären Penisapparat produziert hatten, addiert, so trat von total 46 Fällen nur einmal ein Hypandriumschildfragment auf. Alle andern 45 enthielten, wie die Anal-Penisklone von Wieschaus und Nöthiger (1982), ausschließlich Peniselemente, nämlich Fragmente von Penis, Penismantel und Dorsalparameren. Darum müßte das mediane Verbindungsfeld der Blastodermanlage ein Penisfeld sein. Dieses wäre ferner nur innerhalb des 9. Segmentes seitlich von der Hypandriumanlage umgeben. Dadurch würde das männliche Genitalprimordium schon embryonal in eine linke und rechte Hälfte getrennt, was ebenfalls zur Situation in der 120 h alten Genitalscheibe passen könnte.

Schließlich bleibt noch eine weitere Hypothese: Die Parovarienanlage liege im männlichen Genitalprimordium selbst, und zwar an seinem anterioren Ende. Die im Weibchen entstehenden Parovarien wären folglich eine Bildung des nur teilweise reprimierten männlichen Genitalprimordiums, analog der  $T_8$ -Plättchen im Männchen, die aus dem nur teilweise reprimierten weiblichen Genitalprimordium hervorgehen (vgl. S. 215f.). Allerdings müßten sich dann im intersexuellen Tier Parovarien und männliche Genitalien oder wenigstens Teile davon gegenseitig ausschließen. Dies ist aber nicht der Fall: Von den insgesamt 16 Ganzscheiben-transplantaten (14 *dsx* und 2 *ix*), die Parovarien produziert hatten, enthielten alle irgendwelche männliche Genitalien, acht davon waren allerdings ohne Paragonien oder Vasa deferentia. In vier dieser 16 Fälle waren gleichzeitig zwei Parovarien und zwei Paragonien mit fast vollständigen männlichen Genitalien entstanden. Es bleibt also weiterhin unklar, wo genau die Parovarienprimordien in der Blastodermanlage zu lokalisieren sind. Vielleicht könnte diese Frage mit einer klonalen Analyse am intersexuellen Tier beantwortet werden.

### Literaturverzeichnis

- ANDERSEN, N. (1979). Der Einfluß des Alleles *intersex* auf die Geschlechtsdifferenzierung von *Drosophila melanogaster*. Diplomarbeit, Zool. Institut der Universität Zürich, Schweiz.
- AUERBACH, C. (1936). The Development of the Legs, Wings, and Halteres in Wild Type and some Mutant Strains of *Drosophila melanogaster*. Trans. Roy. Soc. Edin., Vol. LVIII, Part III, (No 27), 787–815.
- BAIRATI, A. (1968). Structure and ultrastructure of the male reproductive system in *Drosophila melanogaster* Meig. 2. The genital duct and accessory glands. *Monitore Zool. Ital. (N.S.)* 2, 105–182.
- BAKER, B. S., RIDGE, K. A. (1980). Sex and the single cell. I. On the action of major loci affecting sex determination in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 94, 383–423.
- BODENSTEIN, D. (1950) The postembryonic development of *Drosophila*. In: «Biology of *Drosophila*» (Ed. M. Demerec), pp. 267–367. J. Wiley, New York.
- BOWNES, M. (1982). Embryogenesis. In: «A handbook of *Drosophila* development» (Ed. R. Ransom) pp. 67–94. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam, New York, Oxford.
- BRIDGES, C.B. (1922). The origin of variation in sexual and sexlimited characters. *Amer. Nat.* 56, 51–63.
- BROWER, D. L., LAWRENCE, P. A., WILCOX, M. (1981). Clonal Analysis of the Undifferentiated Wing Disk of *Drosophila*. *Develop. Biol.* 86, 448–455.
- BRYANT, P. J. (1975). Pattern formation in the imaginal wing disc of *Drosophila melanogaster*: fate map, regeneration and duplication. *J. Exp. Zool.* 193, 49–78.
- BRYANT, P. J. (1978). Pattern formation in imaginal discs. In: «The Genetics and Biology of *Drosophila*», Vol. 2c. (Eds. M. Ashburner and T. R. F. Wright) pp. 229–335. Academic Press, London, New York.
- BRYANT, P. J., HSEI, B. W. (1977). Pattern Formation in Asymmetrical and Symmetrical Imaginal Discs of *Drosophila melanogaster*. *Amer. Zool.* 17, 595–611.
- BURCK, H. C. (1969). Histologische Technik: Leitfaden für die Herstellung mikroskopischer Präparate in Unterricht und Praxis, 2. Aufl., Georg Thieme Verlag. Stuttgart.
- DOBZHANSKY, TH. (1930). Studies on the intersexes and supersexes in *Drosophila melanogaster*. *Isv. Bur. Genet. (Leningrad)* 8, 91–158.

- DÜBENDORFER, A. (1970). Entwicklungsleistungen transplantiertcr Genital- und Analanlagen von *Musca domestica* und *Phormia regina*. *Experientia* (Basel) 26, 1158–1160.
- DÜBENDORFER, A. (1971). Untersuchungen zum Anlageplan und Determinationszustand der weiblichen Genital- und Analprimordien von *Musca domestica* L. *Wilhelm Roux's Arch.* 168, 142–168.
- DÜBENDORFER, K. (1977). Die Entwicklung der männlichen und weiblichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster*: Eine klonale Analyse. Dissertation, Zool. Institut der Universität Zürich, Schweiz.
- DÜBENDORFER, K., NÖTHIGER, R. (1982). A clonal analysis of cell lineage and growth in the male and female genital disc of *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* 191, 42–55.
- EHRENSPERGER, P. (1970). Rekonstruktion der männlichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster*. Unveröff. Institutsarbeit, Zool. Institut der Universität Zürich, Schweiz.
- EHRENSPERGER, P. (1972). Transplantationsexperimente und Entwicklungsbeobachtungen *in situ* zur Bestimmung des dreidimensionalen Anlageplanes der männlichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster*. Diplomarbeit, Zool. Institut der Universität Zürich, Schweiz.
- EICHENBERGER-GLINZ, S. (1979). Intercellular Junctions During Development and in Tissue Cultures of *Drosophila melanogaster*: An Electron-Microscopic Study. *Wilhelm Roux's Arch.* 186, 333–349.
- EL-SHATOURY, H. H. (1955a). The structure of the lymph glands of *Drosophila* larvae. *Wilhelm Roux's Arch.* 147, 489–495.
- EL-SHATOURY, H. H. (1955c). Lethal no-differentiation and the development of the imaginal discs during the larval stage in *Drosophila*. *Wilhelm Roux's Arch.* 147, 523–538.
- EL-SHATOURY, H. H., WADDINGTON, C. H. (1957a). Functions of the Lymph Gland Cells during the Larval Period in *Drosophila*. *J. Embryol. Exp. Morphol.* 5, 122–133.
- EMMERT, W. (1972a). Entwicklungsleistungen abdominaler Imaginalscheiben von *Calliphora erythrocephala* (Insecta, Diptera). Experimentelle Untersuchungen zur Morphologie des Abdomens. *Wilhelm Roux's Arch.* 169, 87–133.
- EMMERT, W. (1972b). Experimente zur Bestimmung des Anlageplans der männlichen und der weiblichen Genital-Imaginalscheibe von *Calliphora* (Insecta, Diptera). *Wilhelm Roux's Arch.* 171, 109–120.
- EPHRUSSI, B., BEADLE, G. W. (1936). A technique of transplantation for *Drosophila*. *Amer. Naturalist.* 70, 218–225.
- EPPER, F. (1980). The genital disc of *Drosophila melanogaster*: a developmental and genetic analysis of its sexual dimorphism. Dissertation, Zool. Institut der Universität Zürich, Schweiz.
- EPPER, F. (1981). Morphological Analysis and Fate Map of the Intersexual Genital Disc of the Mutant *Doublesex-dominant* of *Drosophila melanogaster*. *Develop. Biol.* 88, 104–114.
- EPPER, F., NÖTHIGER, R. (1982). Genetic and Developmental Evidence for a Repressed Genital Primordium in *Drosophila melanogaster*. *Develop. Biol.* 94, 163–175.
- FELS, P., FRISCHKNECHT, H. R., SUTTER, P. (1967). Dissoziationsmethode zur Bestimmung der Zellzahl bei Imaginalscheiben von *Drosophila melanogaster*. Unveröff. Institutsarbeit, Zool. Institut der Universität Zürich, Schweiz.
- FERRIS, G. F. (1950). External morphology of the adult. In: «Biology of *Drosophila*» (Ed. M. Demerec), pp. 368–419. J. Wiley, New York.
- FUJIHARA, T., KAWABE, M., OISHI, K. (1978). A sex-transformation gene in *Drosophila melanogaster*. *J. Hered.* 69, 229–236.
- GEHRING, W. (1966). Übertragung und Änderung der Determinationsqualitäten in Antennenscheiben-Kulturen von *Drosophila melanogaster*. *J. Embryol. exp. Morph.* 15, 77–111.

- GEHRING, W. J. and NÖTHIGER, R. (1973). The imaginal discs of *Drosophila*. In: «Developmental Systems: Insects», Vol. 2 (Eds. S. Counce and C. H. Waddington), pp. 212–290. Academic Press, London and New York.
- GLEICHAUF, R. (1936). Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von *Drosophila melanogaster* (Meigen). *Z. Zool.* 148, 1–66.
- GRABER, H. (1949). Genetische, entwicklungsphysiologische und morphogenetische Untersuchungen an der Mutante «spermatheca» (*spt*) von *Drosophila melanogaster*. *Z. ind. Abst. u. Vererbungslehre* 83, 106–135.
- HADORN, E. (1961). Experimentelle Entwicklungsforschung an Amphibien. Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- HADORN, E. (1966). Konstanz, Wechsel und Typus der Determination und Differenzierung in Zellen aus männlichen Genitalanlagen von *Drosophila melanogaster* nach Dauer- kultur *in vivo*. *Develop. Biol.* 13, 424–509.
- HADORN, E., GLOOR, H. (1946). Transplantationen zur Bestimmung des Anlagentypus in der weiblichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila*. *Rev. Suisse Zool.* 53, 495–501.
- HADORN, E., BERTANI, G., GALLERA, J. (1949). Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* 144, 31–70.
- HADORN, E., CHEN, P. S. (1956). Die Feldorganisation der Spermatheken-Anlage bei *Drosophila melanogaster*. *Rev. Suisse Zool.* 63, 268–277.
- HADORN E., BUCK, D. (1962). Über Entwicklungsleistungen transplantiertes Teilstücke von Flügel-Imaginalscheiben von *Drosophila melanogaster*. *Rev. Suisse Zool.* 69, 301–310.
- HILDRETH, P. E. (1965). *Doublesex*, a recessive gene that transforms both males and females of *Drosophila* into intersexes. *Genetics* 51, 639–678.
- HOTTA, Y., BENZER, S. (1972). Mapping of Behaviour in *Drosophila* Mosaics. *Nature* 240, 527–535.
- JANNING, W., NÖTHIGER, R., LABHART, C. (1980). Genetische Mosaiken zur Analyse der Genitalprimordien von *Drosophila*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 1980, 347.
- JUNGI, TH. (1967). Histologische Untersuchungen an Imaginalscheiben von *Drosophila melanogaster*. Unveröff. Institutsarbeit, Zool. Institut der Universität Zürich, Schweiz.
- KROEGER, H. (1959). The genetic control of genital morphology in *Drosophila*. A study of the external genitalia of sex mosaics. *Wilhelm Roux's Arch.* 151, 301–322.
- KUHN, D. T., FOGERTY, S. C., ESKENS, A. A. C., SPREY, TH. E. (1983). Developmental Compartments in the *Drosophila melanogaster* Wing Disc. *Develop. Biol.* 95, 399–413.
- LAUGÉ, G. (1967). Origine et croissance du disque génital de *Drosophila melanogaster* Meig., C.R. Acad. Sci. Paris, 265, 814–817.
- LAUGÉ, G. (1975). Mise en place d'éléments mésodermiques dans le disque génital de *Drosophila melanogaster* Meig., C. R. Acad. Sci. Paris, 280, 339–342.
- LAUGÉ, G. (1980). Sex Determination. In: «The Genetics and Biology of *Drosophila*», Vol. 2d. (Eds. M. Ashburner and T. R. F. Wright) pp. 33–106. Academic Press, London, New York.
- LAUGÉ, G. (1982). Development of the genitalia and analia. In: «A handbook of *Drosophila* development» (Ed. R. Ransom) pp. 237–263. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam, New York, Oxford.
- LAWRENCE, P. A., BROWER, D. L. (1982). Myoblasts from *Drosophila* wing disks can contribute to developing muscles throughout the fly. *Nature* 295, 55–57.
- LINDSLEY, D. L., GRELL, E. H. (1968). Genetic variation in *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Washington Publ. 627.
- LITTLEFIELD, C. L., BRYANT, P. J. (1979 a). Prospective fates and regulative capacities of fragments of the female genital disc of *Drosophila melanogaster*. *Develop. Biol.* 70, 127–148.

- LITTLEFIELD, C. L., BRYANT, P. J. (1979 b). Sexual homologies and intercalation between parts of the male and female genital discs of *Drosophila melanogaster*. *Develop. Biol.* *70*, 180–194.
- MADHAVAN, M. M., SCHNEIDERMAN, H. A. (1977). Histological analysis of the dynamics of growth of imaginal discs and histoblast nests during larval development of *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* *183*, 269–305.
- MILLER, A. (1950). The internal anatomy and histology of the imago of *Drosophila melanogaster*. In: «Biology of *Drosophila*» (Ed. M. Demerec) pp. 420–534. J. Wiley, New York.
- MINDEK, G. (1968). Proliferations- und Transdeterminationsleistungen der weiblichen Genital-Imaginalscheiben von *Drosophila melanogaster* nach Kultur *in vivo*. *Wilhelm Roux's Arch.* *161*, 249–280.
- MORGAN, T. H., REDFIELD, H., MORGAN, L. V. (1943). Maintenance of a *Drosophila* stock center, in connection with investigations on the constitution of the germinal material in relation to heredity. *Carnegie Instn. Washington, Yearb.* *42*, 171–174.
- MORGAN, T. H., STURTEVANT, A. H. (1943). Maintenance of a *Drosophila* stock center, in connection with investigations on the constitution of the germinal material in relation to heredity. *Carnegie Instn. Washington, Yearb.* *43*, 164–165.
- NEWBY, W. W. (1942). A study of intersexes produced by a dominant mutation in *Drosophila virilis*. *Univ. Texas Publ.* *4228*, 113–145.
- NÖTHIGER, R. (1964). Differenzierungsleistungen in Kombination, hergestellt aus Imaginalscheiben verschiedener Arten, Geschlechter und Körpersegmente von *Drosophila*. *Wilhelm Roux's Arch.* *155*, 269–301.
- NÖTHIGER, R. (1972). The larval development of imaginal disks. In: «The Biology of Imaginal Disks» (Eds. H. Ursprung and R. Nöthiger) pp. 1–34. Springer-Verlag, New York – Heidelberg – Berlin.
- NÖTHIGER, R. (1976). Clonal analysis in imaginal discs. In «Insect development» (Ed. P. A. Lawrence) pp. 109–117. Symp. Royal Entomol. Soc. London, vol. 8. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- NÖTHIGER, R., OBERLANDER, H. (1967). Differentiation of Pulsating Regions in Genital Imaginal Discs after Culture *in Vivo* (*Drosophila melanogaster*). *J. Exp. Zool.* *164*, 61–68.
- NÖTHIGER, R., DÜBENDORFER, A., EPPER, F. (1977). Gynandromorphs reveal two separate primordia for male and female genitalia in *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* *181*, 367–373.
- OUWENEEL, W. J. (1970). Normal and abnormal determination in the imaginal discs of *Drosophila* with special reference to the eye discs. *Acta Embryologiae Experimentalis*, 95–119.
- PÉREZ, C. (1910). Recherches histologiques sur la métamorphose des muscides *Calliphora erythrocephala* Mg. *Arch. Zool. exp. gén.*, *4*, 1–274.
- POODRY, C. A. (1980). Imaginal Discs: Morphology and Development. In: «The Genetic and Biology of *Drosophila*». Vol. 2d. (Eds. M. Ashburner and T. R. F. Wright) pp. 407–441. Academic Press, London, New York.
- POODRY, C. A., SCHNEIDERMAN, H. A. (1970). The Ultrastructure of the Developing Leg of *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* *166*, 1–44.
- REED, C. T., MURPHY, C., FRISTROM, D. (1975). The Ultrastructure of the Differentiating Pupal Leg of *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* *178*, 285–302.
- REINHARDT, C. A., HODGKIN, N. M., BRYANT, P. J. (1977). Wound healing in the imaginal discs of *Drosophila*. I. Scanning electron microscopy of normal and healing wing discs. *Develop. Biol.* *60*, 238–257.
- REINHARDT, C. A., SANCHEZ, L. (1982). Effects of the «Sexcomless» Chromosome (*In(1)sx*) on Males and Females of *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* *191*, 264–269.

- ROOST, M. (1978). Das Zusammenwirken geschlechtsbestimmender Gene bei *Drosophila melanogaster* unter besonderer Berücksichtigung der Mutation *doublesex-Dominant*. Diplomarbeit, Zool. Institut der Universität Zürich, Schweiz.
- SCHMID, H. (1977). Die Auswirkungen der Mutation «*doublesex*» auf die Genitalien und Analien von *Drosophila melanogaster*. Diplomarbeit, Zool. Institut der Universität Zürich, Schweiz.
- SCHUBIGER, G. (1968). Anlageplan, Determinationszustand und Transdeterminationsleistungen der männlichen Vorderbeinscheibe von *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* 160, 9–40.
- SCHÜPBACH, T., WIESCHAUS, E., NÖTHIGER, R. (1978). The Embryonic Organization of the Genital Disc Studied in Genetic Mosaics of *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* 185, 249–270.
- STERN, C. (1941). The growth of testes in *Drosophila*. I. The relation between *vasa deferens* and testis within various species. *J. Exp. Zool.* 87, 113–158.
- STERN, C., HADORN, E. (1939). The relation between the color of testes and *vasa efferentia* in *Drosophila*. *Genetics*, 24, 162–179.
- STRASBURGER, E. H. (1935). *Drosophila melanogaster* Meig: Eine Einführung in den Bau und die Entwicklung. Verlag Julius Springer, Berlin.
- STURTEVANT, A. H. (1945). A gene in *Drosophila melanogaster* that transforms females into males. *Genetics*, 30, 297–299.
- ULRICH, E. (1971). Cell lineage, Determination und Regulation in der weiblichen Genital-imaginale Scheibe von *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* 167, 64–82.
- URSPRUNG, H. (1957). Untersuchungen zum Anlagemuster der weiblichen Genitalscheibe von *Drosophila melanogaster* durch UV-Strahlenstich. *Rev. Suisse Zool.* 64, 303–316.
- URSPRUNG, H. (1959). Fragmentierungs- und Bestrahlungsversuche zur Bestimmung von Determinationszustand und Anlageplan der Genitalscheiben von *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* 151, 504–558.
- URSPRUNG, H. (1967). In vivo Culture of *Drosophila melanogaster* Imaginal Discs. In: «Methods in Developmental Biology» (Eds. F. H. Wilt and N. K. Wessels) pp. 485–492. Copyright by Thomas Y. Crowell Company, New York.
- URSPRUNG, H. (1972). The fine structure of imaginal disks. In: «The Biology of Imaginal Disks» (Eds. H. Ursprung and R. Nöthiger). Springer-Verlag, New York – Heidelberg – London.
- URSPRUNG, H., SCHABTACH, E. (1968). The fine structure of the male *Drosophila* genital disk during late larval and early pupal development. *Wilhelm Roux's Arch.* 160, 243–254.
- URSPRUNG, H., CONSCIENCE-EGLI, M., FOX, D. J., WALLIMANN, T. (1972). Origin of Leg Musculature during *Drosophila* Metamorphosis. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69, 2812–2813.
- VOGEL, O. (1977). Regionalisation of Segment-Forming Capacities during Early Embryogenesis in *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux's Arch.* 182, 9–32.
- WATANABE, T. K. (1975). A new sex-transforming gene on the second chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Japan J. Genet.* 50, 269–271.
- WIESCHAUS, E. (1978). Cell lineage relationships in the *Drosophila* embryo. In: «Genetic Mosaics and Cell Differentiation» (Ed. W. J. Gehring), Results and Problems in Cell Differentiation, Vol. 9, pp. 97–118. Springer, Berlin.
- WIESCHAUS, E., NÖTHIGER, R. (1982). The Role of the *Transformer* Genes in the Development of Genitalia and Analia of *Drosophila melanogaster*. *Develop. Biol.* 90, 320–334.
- WILDERMUTH, H. R. (1970). Determination and transdetermination in cells of the fruitfly. *Sci. Prog. Oxf.* 58, 329–358.

## Tabellenverzeichnis

- Tabelle 1:* Die quantitative Bewertung der Weichteile bei der Auswertung von Genitalapparaten (S. 227)
- Tabelle 2:* Quantitativer Vergleich der *in situ*-Terminalien von verschiedenen Genotypen (S. 228)
- Tabelle 3:* Vergleich der Entwicklungsleistungen verschiedener Ganzscheibentransplantate (S. 229)
- Tabelle 4:* Vergleich der Entwicklungsleistungen verschiedener *doublesex*-Ganzscheibentransplantate (S. 230)
- Tabelle 5:* Entwicklungsleistungen der Dorsal- und Ventralschicht aus der weiblichen *Wildtyp*-Genitalscheibe (S. 231)
- Tabelle 6:* Zellzahlen und prozentualer W-Zonen-Anteil verschiedener Genitalscheiben aller untersuchten Genotypen (S. 232)
- Tabelle 7:* Vergleich der Größe der Gonadenanlagen von verpuppungsreifen Larven verschiedener Genotypen (S. 233)
- Tabelle 8:* Zellzahlen der Hauptprimordien in verschiedenen alten männlichen und weiblichen Genitalscheiben (S. 234)

**Tabelle 1:** Die quantitative Bewertung der Weichteile bei der Auswertung von Genitalapparaten (siehe S.153):  
 Die Messokulareinheit (MOE) wurde mit einem Objektivmikrometer geeicht: 1 MOE = 15,38  $\mu$

Organ	MOE	Wert	MOE	Wert	MOE	Wert	MOE	Wert
Enddarm	10 - 15	1	5 - 10	0.5	1 - 5	0.2	-	-
Ductus ejaculatorius	70 - 90	2	50 - 70	1.5	25 - 50	1	10 - 25	0.5
Samenpumpe	20 - 25	1.5	15 - 20	1	1 - 15	0.5	-	-
Samenpumpensklerit	8 - 10	0.5	5 - 8	0.3	1 - 5	0.2	-	-
2 Paragonien	50 - 70	2 x 2	30 - 50	1.5	15 - 30	1	1 - 15	0.5
2 Vasa deferentia	20 - 30	2 x 1	10 - 20	0.5	1 - 10	0.2	-	-
Total (in situ)		10						
Vulva	10 - 15	1	5 - 10	0.5	1 - 5	0.2	-	-
Uterus	10 - 25	1	5 - 15	0.5	1 - 5	0.2		
Oviductus	20 - 30	2	10 - 20	1.5	5 - 10	1	1 - 5	0.5
Receptaculum seminis	10 - 12	2	5 - 10	1.5	3 - 5	1	1 - 3	0.5
2 Spermatheken	4 - 5	2 x 1	3 - 4	0.7	1 - 3	0.5	-	-
2 Parovarien	4 - 5	2 x 1	3 - 4	0.7	1 - 3	0.5	-	-
Total (in situ)		10						

**Tabelle 2:** Quantitativer Vergleich verschiedener *in situ*-Geschlechtsapparate: n = Anzahl untersuchter Tiere; f = Frequenz in %;  $\bar{x}$  = mittlere Borstenzahl bzw. Weichteilwert gem. Tab. 1;  $\sigma$  = Standardabweichung; \* Struktur vorhanden, aber ohne Borsten

Genotyp																		
XY;dsx/+ n = 15			XX;dsx/+ n = 15			XY;dsx/dsx n = 20			XX;dsx/dsx n = 22			XX;ix/ix n = 17			XX;tra/tra n = 15			
f	$\bar{x}$	$\sigma$	f	$\bar{x}$	$\sigma$	f	$\bar{x}$	$\sigma$	f	$\bar{x}$	$\sigma$	f	$\bar{x}$	$\sigma$	f	$\bar{x}$	$\sigma$	
Strukturelemente																		
Enddarm	100	1.0	0.0	100	1.0	0.0	100	1.0	0.0	100	1.0	0.0	100	1.0	0.0	100	1.0	0.0
Borsten	100	71.0	3.6	100	38.0	2.9	100	45.3	2.2	100	48.3	3.8	100	39.3	2.3	100	73.9	4.7
Langborsten	-	-	-	100	6.0	0.0	85	1.7	0.5	100	2.0	0.4	88	1.5	0.5	7	2.0	0.0
Genitalbogen	100	9.4	2.0	-	-	-	100	11.2	2.1	100	13.0	2.9	100	11.7	2.0	100	13.5	1.7
Lateralplatten	100	47.9	2.0	-	-	-	100	41.7	3.6	100	39.0	7.0	100	32.9	4.3	100	44.7	2.3
Claspers	100	52.5	3.9	-	-	-	100	43.4	3.4	100	42.8	5.3	100	42.6	3.0	100	48.8	2.0
HySchild	100	-	-	-	-	-	100	-	-	100	-	-	82	-	-	100	-	-
HyPorsten	100	6.9	1.0	-	-	-	100	5.0	2.5	95	4.2	2.8	100	2.9	1.6	100	7.5	1.1
Apodem	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-
Penismantel	100	-	-	-	-	-	100	-	-	100	-	-	100	-	-	100	-	-
Penis	100	-	-	-	-	-	100	-	-	100	-	-	94	-	-	100	-	-
Parameren	100	-	-	-	-	-	90	-	-	93	-	-	-	-	-	100	-	-
dorsale ventrale	100	-	-	-	-	-	10	-	-	7	-	-	-	-	-	100	-	-
Ductus ejaculatorius	100	2.0	0.0	-	-	-	100	1.7	0.3	100	1.6	0.5	53	0.5	0.0	100	2.0	0.2
Samenpumpe	100	1.5	0.0	-	-	-	100	1.4	0.2	95	1.3	0.4	53	0.6	0.2	100	1.5	0.0
Samenpumpensklir	100	0.5	0.0	-	-	-	100	0.4	0.1	95	0.4	0.1	76	0.3	0.1	100	0.5	0.0
Paragonien	100	4.0	0.0	-	-	-	98	3.5	0.9	91	3.1	0.9	47	1.5	0.6	100	3.6	0.6
Vasa deferentia	100	2.0	0.0	-	-	-	91	1.8	0.5	82	1.6	0.6	18	0.7	0.3	93	2.0	0.7
8. Tergit	53	0.0*	-	100	5.9	2.4	100	1.0	1.2	100	3.1	2.2	100	0.7	1.0	80	0.0*	-
Vaginalplatten	-	-	-	100	31.5	2.4	85	13.7	6.8	95	15.8	7.6	100	9.9	3.8	-	-	-
Vulva	-	-	-	100	1.0	0.0	80	0.2	0.1	86	0.3	0.1	100	0.3	0.2	-	-	-
Uterus	-	-	-	100	1.0	0.0	10	0.4	0.2	73	0.5	0.2	47	0.8	0.3	-	-	-
Oviductus	-	-	-	100	2.0	0.0	5	2.0	0.0	50	1.5	0.5	47	1.5	0.5	-	-	-
Receptaculum	-	-	-	100	2.0	0.0	5	1.0	0.0	32	1.9	0.4	47	1.8	0.5	-	-	-
Spermatheken	-	-	-	100	2.0	0.0	-	-	-	9	1.0	0.0	74	1.7	0.4	-	-	-
Parovarien	-	-	-	100	2.0	0.0	-	-	-	9	1.3	0.4	6	1.0	0.0	-	-	-
Sekundärer Penisapparat	-	-	-	-	-	-	10	-	-	50	-	-	18	-	-	-	-	-

**Tabelle 3:** Vergleich der Entwicklungsleistungen verschiedener Ganzscheibentransplantate: Alter der Spender: 120±2h; Alter der Wirte: 119±1h; n = Anzahl untersuchter Transplantate; GW = grosse W-Zone; \* Chitinblase, vgl. Abb. 27, Kap. 4.5.

Genotyp																								
XX;dsx/+				XY;dsx/+				XY;dsx/dsx				XX;dsx/dsx				dsx/dsx GW				XX;ix/ix n = 10				
Strukturelemente		n = 15		n = 17		n = 38		n = 36		n = 19		n = 19		n = 19		n = 19		n = 19		n = 19		n = 19		
Typ	Enddarm	f	—	♂	♀	—	♂	f	—	♂	—	f	—	♂	—	f	—	♂	—	f	—	♂	—	
Anal- platte	Enddarm	100	1.1	0.2	100	0.8	0.4	100	0.9	0.3	94	0.8	0.3	100	0.9	0.2	100	0.9	0.2	100	0.9	0.2	100	0.9
	Borsten	100	—	100	—	—	89	—	—	83	—	—	89	—	—	80	—	—	80	—	—	80	—	
Anal- platte	Langborsten	100	68.5	5.3	100	36.5	3.3	100	43.7	6.9	100	44.4	7.0	100	44.4	6.8	100	28.0	4.6	100	28.0	4.6	100	28.0
	Genitalbogen	100	3.0	0.0	100	5.7	0.9	89	2.4	1.3	97	2.4	1.8	100	2.8	1.6	60	1.0	0.9	60	1.0	0.9	60	1.0
Anal- platte	Lateralplatten	100	12.2	3.7	—	—	100	13.2	3.8	100	12.9	5.1	100	11.8	4.8	100	13.1	6.8	100	13.1	6.8	100	13.1	
	Claspers	100	48.4	9.4	—	—	100	48.3	18.2	94	42.2	14.1	95	45.6	16.8	100	42.6	14.5	100	42.6	14.5	100	42.6	
Penis- Apodem	HySchild	100	—	—	—	—	92	—	—	92	—	—	95	—	—	70	—	—	70	—	—	70	—	
	HyPorsten	100	7.1	0.9	—	—	97	8.0	4.9	89	6.9	4.4	84	8.8	2.8	90	3.2	1.7	90	3.2	1.7	90	3.2	
Penis- Apodem	Apodem	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	Penismantel	100	—	—	—	—	100	—	—	100	—	—	100	—	—	100	—	—	100	—	—	100	—	
Penis- Apodem	Peniszähnchen	100	—	—	—	—	100	—	—	55	—	—	69	—	—	89	—	—	100	—	—	100	—	
	Dorsale Parameren	100	—	—	—	—	97	—	—	16	—	—	14	—	—	94	—	—	100	—	—	100	—	
Penis- Apodem	ventrale Parameren	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	—	100	—	—	100	—	
	Ductus ejaculatorius	100	1.8	0.3	—	—	95	1.5	0.6	94	1.2	0.5	100	1.3	0.5	100	1.2	0.2	100	1.2	0.2	100	1.2	
Samenpumpe	Samenpumpe	100	1.5	0.0	—	—	100	1.2	0.4	97	1.2	0.4	100	1.3	0.2	100	1.3	0.4	100	1.3	0.4	100	1.3	
	Samenpumpensklirit	100	0.5	0.0	—	—	97	0.4	0.1	97	0.4	0.1	95	0.4	0.1	95	0.4	0.1	100	0.4	0.1	100	0.4	
Paragonien	Paragonien	100	3.9	0.4	—	—	92	2.7	1.1	75	2.8	1.7	95	2.7	1.9	70	2.0	1.2	70	2.0	1.2	70	2.0	
	Vasa deferentia	100	1.9	0.5	—	—	58	1.3	0.5	50	1.5	0.9	58	1.8	1.0	20	0.5	0.0	20	0.5	0.0	20	0.5	
Weibliche Genitalien	8. Tergit	67*	100	7.7	1.7	87	7.1	6.4	94	7.6	4.9	100	9.0	5.6	100	3.7	2.8	100	3.7	2.8	100	3.7		
	Vaginalplatten	—	—	100	37.7	5.3	97	8.9	5.0	94	11.7	7.9	95	12.8	8.8	100	10.8	6.3	100	10.8	6.3	100	10.8	
Weibliche Genitalien	Vulva	—	—	100	1.0	0.0	34	0.3	0.2	64	0.3	0.2	79	0.4	0.2	100	0.2	0.1	100	0.2	0.1	100	0.2	
	Uterus	—	—	100	1.0	0.1	42	0.5	0.3	64	0.9	0.2	100	0.9	0.3	100	0.9	0.2	100	0.9	0.2	100	0.9	
Weibliche Genitalien	Oviductus	—	—	100	1.9	0.3	16	1.7	0.5	56	1.8	0.4	89	1.9	0.3	100	2.0	0.0	100	2.0	0.0	100	2.0	
	Receptaculum	—	—	100	2.0	0.0	16	1.7	0.5	53	2.0	0.1	89	2.0	0.0	100	1.8	0.5	100	1.8	0.5	100	1.8	
Weibliche Genitalien	Spermatheken	—	—	94	1.9	0.3	—	—	—	19	1.1	0.4	37	1.1	0.4	50	1.5	0.5	50	1.5	0.5	50	1.5	
	Parovarien	—	—	97	1.0	0.2	8	1.4	0.7	31	1.3	0.5	58	1.4	0.5	20	1.0	0.0	20	1.0	0.0	20	1.0	
Weibliche Genitalien	Sekundärer Penisapparat	—	—	—	—	—	16	—	—	58	—	—	89	—	—	40	—	—	40	—	—	40	—	

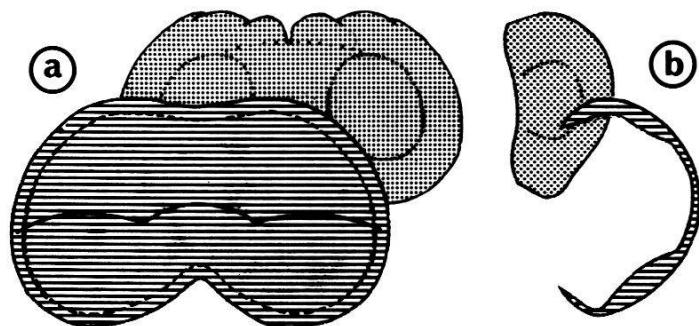
Tabelle 4: Vergleich der Entwicklungsleistungen verschiedener dsx/dsx-Ganzscheibentransplantate: Alter der Spender: 120+2h; Alter der Wirte: 119+1h; GS = Genitalscheiben; li = links; re = rechts; n = Anzahl untersuchter Transplantate

		Symmetrische GS												Asymmetrische GS												
		li > re n = 22						li < re n = 9						li > re n = 5												
Anat. Pflatte	Typ	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	
		100	100	0.9	0.2	100	100	0.9	0.2	77	77	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Enddarm		100	100	22.4	22.5	2.3	3.3	89	89	21.3	23.3	5.8	6.3	100	100	100	100	100	100	21.2	21.8	1.8	2.4	0.2	-	
Borsten		100	100	95	91	1.4	1.2	0.7	0.6	89	89	1.3	1.4	1.2	1.1	100	100	100	100	100	100	1.8	1.3	0.5	-	
Langborsten		95	95	100	100	25.1	24.5	5.8	4.7	100	100	33	24.7	7.0	7.5	12.9	40	100	8.4	24.4	12.0	6.7				
Claspers		95	95	28.1	28.6	6.1	7.5	100	100	22	26.2	6.1	5.7	12.1	40	100	11.4	34.8	15.7	8.0						
Genitalbogen		100	100	13.8	4.1	100	100	10.4	4.3	100	100	10.4	4.3	100	100	100	100	100	100	11.0	11.0	5.0				
Latralplatten		95	95	100	100	24.5	5.8	4.7	100	100	33	24.7	7.0	7.5	12.9	40	100	8.4	24.4	12.0	6.7					
HySchild		86	86	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	
HyPorsten		95	10.4	4.5	78	8.7	4.1	100	100	9.0	9.0	2.0	2.0	100	100	100	100	100	100	9.0	9.0	2.0				
Apodem		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Penisapparat		Penismantel	100	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Penis-zähnchen	73	-	-	-	-	-	78	-	-	-	-	-	-	-	-	60	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Penis-basis	100	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Parameren dorsale	100	-	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Ductus ejaculatorius	100	1.5	0.6	100	1.1	0.5	1.1	0.5	100	1.1	0.5	1.0	0.5	100	1.1	0.5	100	1.1	0.5	1.3	0.5	1.3	0.3	0.3	
	Samenpumpe	100	1.3	0.3	100	1.4	0.2	100	1.4	100	1.4	0.2	100	1.4	100	1.4	0.2	100	1.4	100	1.3	0.3	0.3	0.3	0.3	
	Samenpumpensklerit	95	0.4	0.1	100	0.4	0.1	100	0.4	100	0.4	0.1	100	0.4	100	0.4	0.1	100	0.4	100	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1	
	Paragonien	95	2.9	1.6	89	2.3	2.1	89	2.3	89	2.1	2.1	89	2.1	89	2.1	2.1	100	100	100	100	100	100	100	100	
	Vasa deferentia	55	1.8	0.6	56	0.8	1.1	56	0.8	56	0.8	1.1	80	0.9	80	0.9	0.7	80	0.9	80	0.9	0.7				
8. Tergit		100	10.1	5.9	100	7.2	3.1	100	7.2	100	7.2	3.1	100	7.2	100	7.2	3.1	100	11.4	11.4	9.5					
Vaginalplatten		95	12.9	7.9	100	12.6	10.4	100	12.6	100	12.6	10.4	100	12.6	100	12.6	10.4	100	100	100	100	100	100	100	100	
Vulva		41	0.5	0.2	67	0.2	0.0	67	0.2	67	0.2	0.0	100	0.0	100	0.0	0.0	100	0.4	100	0.4	0.1	0.1			
Uterus		68	0.8	0.3	78	0.6	0.5	78	0.6	78	0.6	0.5	80	0.5	80	0.5	0.5	80	0.6	80	0.6	0.5	0.5			
Oviductus		50	1.9	0.3	56	1.0	1.0	56	1.0	56	1.0	1.0	60	1.0	60	1.0	1.0	60	1.2	60	1.2	1.1	1.1			
Receptaculum		50	2.0	0.0	56	1.1	1.1	56	1.1	56	1.1	1.1	60	1.1	60	1.1	1.1	60	1.2	60	1.2	1.1	1.1			
Spermatheken		18	0.9	0.2	33	0.4	0.7	33	0.4	33	0.4	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Parovarien		41	1.4	0.5	11	0.2	0.7	11	0.2	11	0.2	0.7	60	0.7	60	0.7	0.8	60	0.8	60	0.8	0.8	0.8			
Sekundärer Penisapparat		50	-	-	56	-	-	56	-	56	-	-	60	-	60	-	-	60	-	60	-	-	-	-	-	-

**Tabelle 5:** Entwicklungsleistung der Dorsal- und Ventralschicht aus der weiblichen Wildtyp-Genitalscheibe:  
 Alter: Spenderlarve 120±2h, Wirtslarve 119±1h;  
 n = Anzahl Transplantate; f = Frequenz in %;  
 $\bar{x}$  = mittlere Entwicklungsleistung; q = Entwicklungswert;  
 $\sigma$  = Standardabweichung

Fragmentation:

- a) Dorsalansicht  
 b) Lateralansicht



Fragmente		Dorsalwand + Lateralwände				Ventralschicht (Ventralbulbi)				
				n = 12				n = 17		
Strukturelemente		f	$\bar{x}$	$\sigma$	q	f	$\bar{x}$	$\sigma$	q	
Analien	Enddarm	92	1.0	0.0	96	24	0.4	0.4	12	
	Anal- platten	Borsten	92	40.6	14.6	103	65	16.6	12.9	30
		Langborsten	92	4.4	2.5	70	29	4.6	1.3	24
Genitalien	8. Tergit	75	7.3	5.7	71	53	4.2	1.9	29	
	Vaginal- platten	Dornborsten	75	22.8	18.1	61	71	8.9	6.9	23
		Langborsten	50	4.3	3.0	105	59	1.4	0.5	40
		Mikroborsten	50	3.5	1.5	23	53	3.2	2.0	22
	Vulva	58	0.8	0.3	45	82	0.5	0.3	40	
	Uterus	33	0.8	0.3	26	94	0.9	0.2	91	
	Oviductus	42	0.8	0.3	17	100	1.4	0.7	71	
	Receptaculum	25	2.0	0.0	25	94	1.5	0.6	72	
	Spermatheken	50	1.5	0.5	39	71	2.0	0.4	73	
	Parovarien	58	1.1	0.4	34	59	1.6	0.5	47	

**Tabelle 6:** Die Anzahl der Zellen und der prozentuale W-Zonen-Anteil  
 (vgl.\* S.152) verschieden alter Genitalscheiben aller  
 untersuchten Genotypen.  
 (Die Zahlen in Klammern geben die Anzahl ausgezählter  
 Genitalscheiben an.)

Genotyp		Alter der Larven in h						
		48 ±1.5	54 ±1.5	60 ±2	66 ±2	72 ±1.5	96 ±1.5	120 ±2
XY;+/ <sup>+</sup>	Zellzahl	110 (2)	180 (2)	436 (2)	822 (5)	1390 (3)	5876 (3)	8947 (2)
	% W-Zone	-	30	27	25	20	14	11
XX;+/ <sup>+</sup>	Zellzahl	120 (3)	163 (2)	352 (2)	820 (4)	1905 (2)	3039 (2)	6522 (2)
	% W-Zone	-	35	42	43	51	57	64
XY;dsx/dsx	Zellzahl	138 (2)	132 (2)	765 (1)	866 (1)	1120 (2)	3951 (2)	6230 (2)
	% W-Zone	-	26	30	30	32	28	30
XX;dsx/dsx	Zellzahl	133 (1)	131 (1)	545 (1)	885 (1)	1723 (2)	5057 (2)	7512 (2)
	% W-Zone	-	27	37	35	32	31	36
XX;ix/ix	Zellzahl	126 (1)	154 (2)	230 (2)	352 (2)	941 (2)	4313 (2)	9205 (2)
	% W-Zone	-	26	34	32	36	37	36
XX;tra/tra	Zellzahl	145 (1)	158 (1)	421 (1)	797 (2)	950 (2)	5356 (2)	6925 (2)
	% W-Zone	-	30	28	31	29	17	15
XX;tra-2/tra-2	Zellzahl	121 (1)	136 (1)	308 (1)	961 (2)	1063 (2)	5318 (2)	8523 (2)
	% W-Zone	-	25	30	26	22	16	9

**Tabelle 7:** Größenvergleich der Gonadenanlagen von verpuppungsreifen Larven verschiedener Genotypen

n = Anzahl untersuchter Tiere (je nur 1 Gonadenanlage)

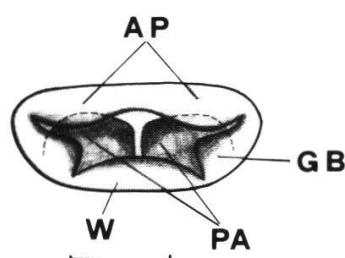
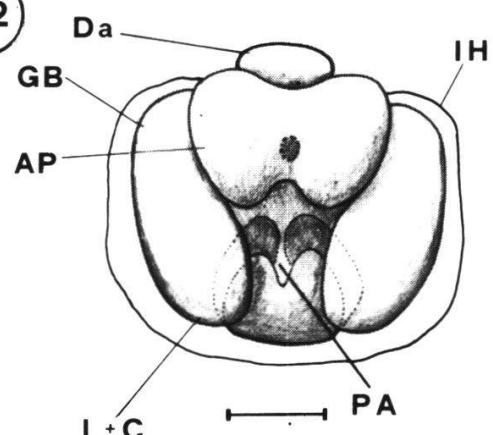
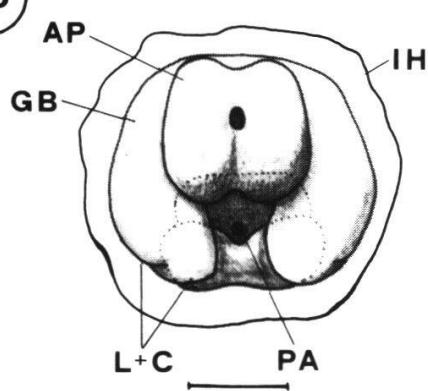
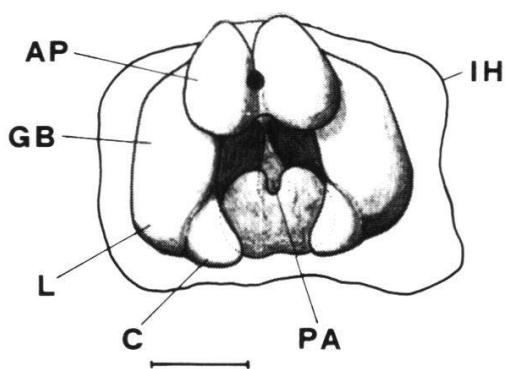
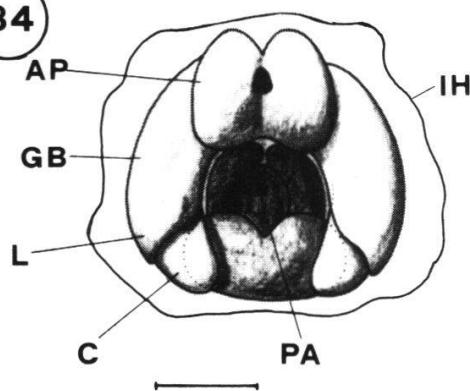
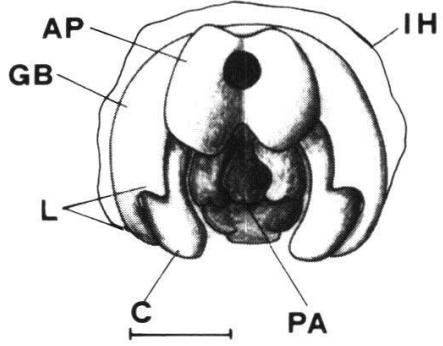
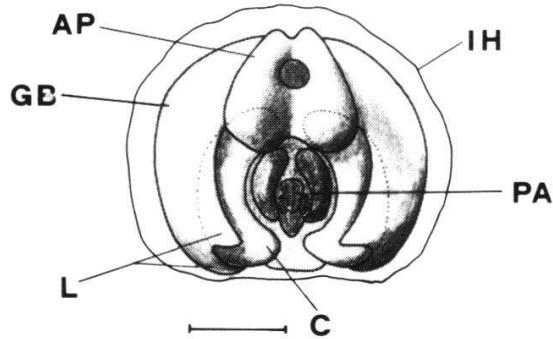
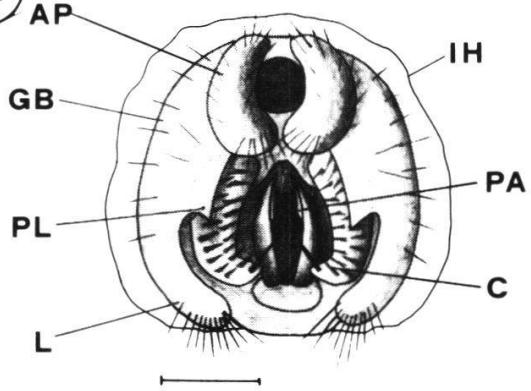
$\bar{x}$  = grosser Gonadendurchmesser in  $\mu$

$\sigma$  = Standardabweichung

Genotyp	n	$\bar{x}$	+	$\sigma$	
XY;+/ <sup>+</sup>	5	344.4	±	44.3	in histologischen Schnittpräparaten ausgemessen
XX;+/ <sup>+</sup>	4	88.8	±	11.3	
XY;dsx/dsx	6	151.0	±	13.1	
XX;dsx/dsx	6	129.8	±	25.8	
XX;ix/ix	8	113.3	±	14.5	
XY;tra/+	7	296.9	±	24.0	
XX;tra/+	5	119.2	±	11.4	
XX;tra/tra	11	156.6	±	13.7	
XY;tra-2/+	9	255.2	±	21.0	
XX;tra-2/+	8	98.9	±	14.6	
XX;tra-2/tra-2	11	135.8	±	37.7	als Vitalpräparate im Ringertropfen ausgemessen

Tabelle 8: Zellzahlen der Hauptprimordien in verschiedenen alten männlichen und weiblichen Genitalscheiben (die Grenze zwischen Anal- und ♂ Genitalprimordium konnte in der ♀ Scheibe nur ungefähr gezogen werden, vgl. S. 195 und Abb. 11):

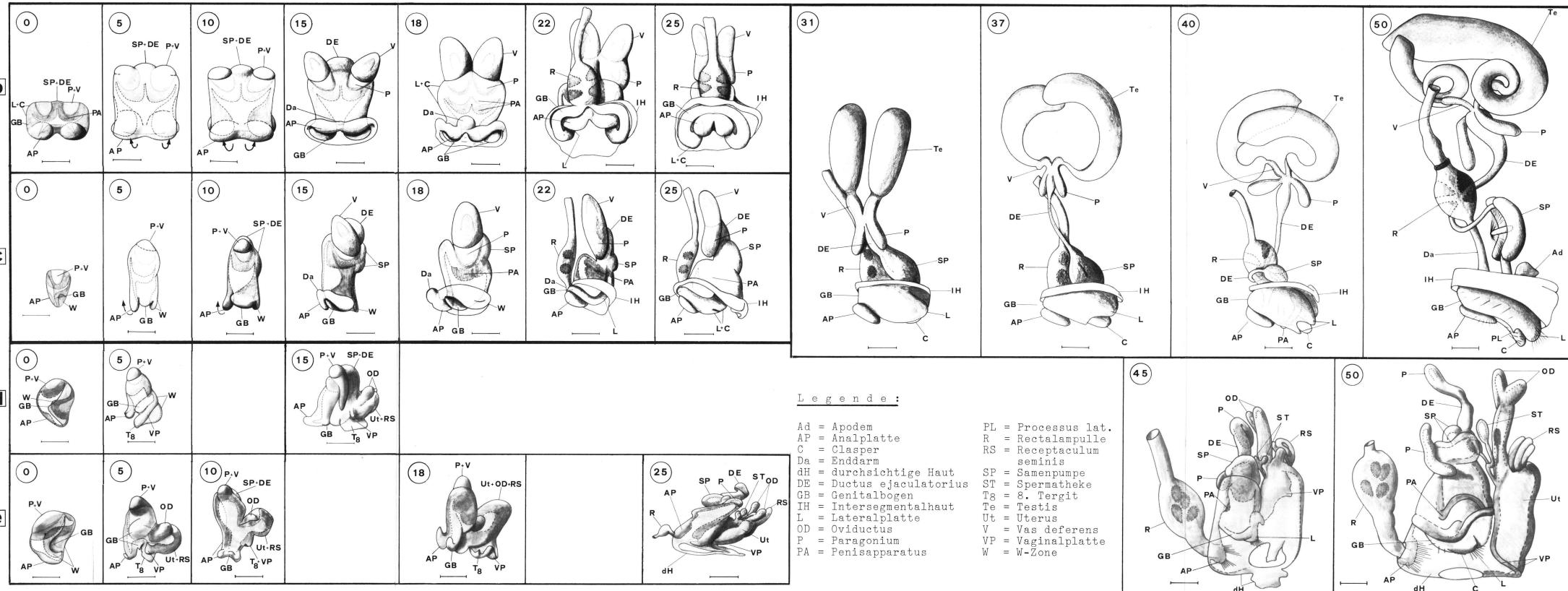
Alter der Larven in h nach Eiablage	54 ± 1.5	60 ± 2	66 ± 2	72 ± 1.5	96 ± 1.5	120 ± 2
♀ Genitalscheibe	♀ Genitalprimordium	54	118	206	278	823
	♂ Genitalprimordium	81	174	378	751	3'760
	Analprimordium	45	144	238	361	1'293
	Total	180	436	822	1'390	5'876
♂ Genitalscheibe	♀ Genitalprimordium	57	148	353	972	1'733
	♂ Genitalprimordium	57	95	188	381	577
	Analprimordium	49	109	279	552	729
	Total	163	352	820	1'905	3'039
♂ Genitalscheibe						

**a****5****22****25****31****34****37****40****50**

*Abb. 29: Die Entwicklung der Genitalscheibe während der Metamorphose:*

- a) Männliche Scheibe in Caudalansicht (von posterior gesehen; 5–50 h)
- b) Männliche Scheibe in Dorsalanschicht (0–25 h)
- c) Männliche Scheibe in Lateralansicht (von rechts; 0–50 h)
- d) *XY; dsx/dsx*-Scheibe in Lateralansicht (von rechts; 0–15 h)
- e) *XX; ix/ix*-Scheibe in Lateralansicht (von rechts; 0–50 h)

Die Zahlen im Kreis geben das Alter in Stunden nach Verpuppung an,  
Vergleichsstrecke = 100  $\mu$



## **Dank**

Ich danke meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. Rolf Nöthiger, herzlich für die Überlassung des Themas sowie für seine Unterstützung und Hilfe, die ich für meine Arbeit immer erfahren durfte. Ein besonderer Dank gilt meinem lieben Freund, Herrn PD Dr. Willi Ribi, Chur, der das Manuskript kritisch durchgelesen und mir für zeichnerische Darstellungen wertvolle Hinweise gegeben hat. Ich danke Frau Dr. Susann Eichenberger-Glinz für die sorgfältige Herstellung der Epon-Schnittserien und Fräulein Margrit Eich für die ausgezeichnete fotografische Arbeit. Speziell danken möchte ich Frau Prof. Dr. G. Laugé, Paris, die mir bei der Interpretation einiger mikroskopischer Präparate behilflich war. Ferner danke ich meinem Kollegen Hans Bachofner für statistische Hinweise, Dr. Christoph Reinhardt und Iddamaria German für die Einführung in die REM-Präparationstechnik, Urs Jauch für die Herstellung der REM-Fotografien sowie Nils Andersen, Maja Roost und Dr. Hans Schmid für die Überlassung ihrer Mikropräparate zum Studium. In den Dank einschließen möchte ich auch meine Kolleginnen und Kollegen, allen voran PD Dr. Andreas Dübendorfer, dann Dr. Trudi Schüpbach, Bea Cotton, Catherine Labhart, Monica Steinmann, Dr. Felix Epper und Dr. Lucas Sanchez für viele technische Hinweise und den häufigen, fruchtbaren Gedankenaustausch. Ein herzlicher Dank gilt auch meiner Frau Francine, die mir das Manuskript ins reine geschrieben hat.

Schließlich danke ich dem Schweizerischen Nationalfonds für Unterstützung sowie der Aargauischen Naturforschenden Gesellschaft, besonders dem Präsidenten, Herrn Dr. med. W. Güntert, für die Publikation dieser Arbeit in ihren Mitteilungsblättern.

P. Ep.

Dr. PETER EHRENSPERGER  
Staufbergstraße 12  
CH-5000 Aarau  
Schweiz

