

Zeitschrift: Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft
Herausgeber: Aargauische Naturforschende Gesellschaft
Band: 30 (1983)

Artikel: Die Entwicklung der bisexuellen Anlage der Genitalien und Analien, untersucht an verschiedenen Geschlechtsmutanten der Taufliege *Drosophila melanogaster*
Autor: Ehrensperger, Peter Christoph
Kapitel: 3: Resultate
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-172723>

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: 10.01.2026

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

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 benützt:

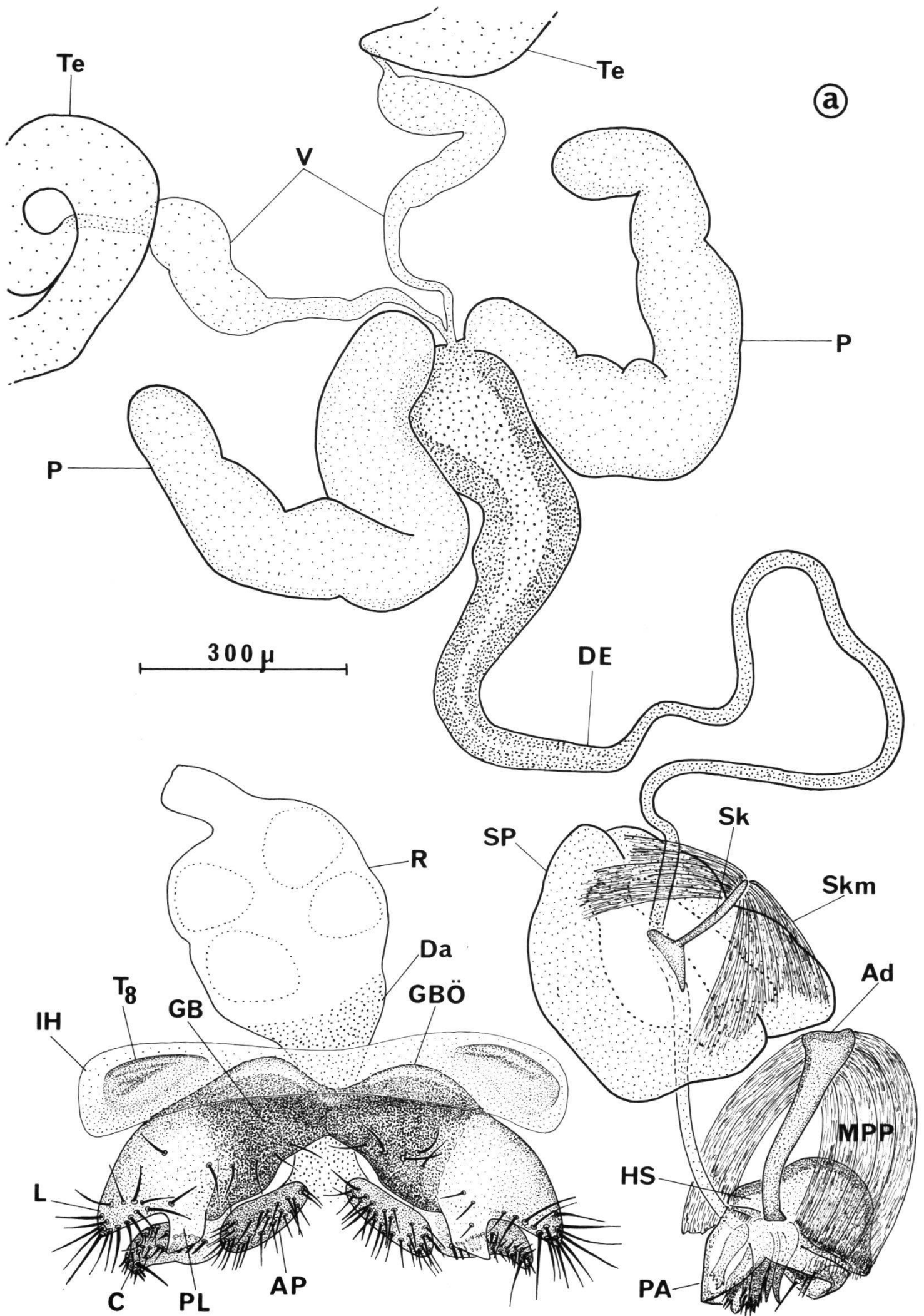
Analien: Je eine linke und rechte, 35 Borsten tragende Analplatte sowie der 150–200 μ lange Enddarm.

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



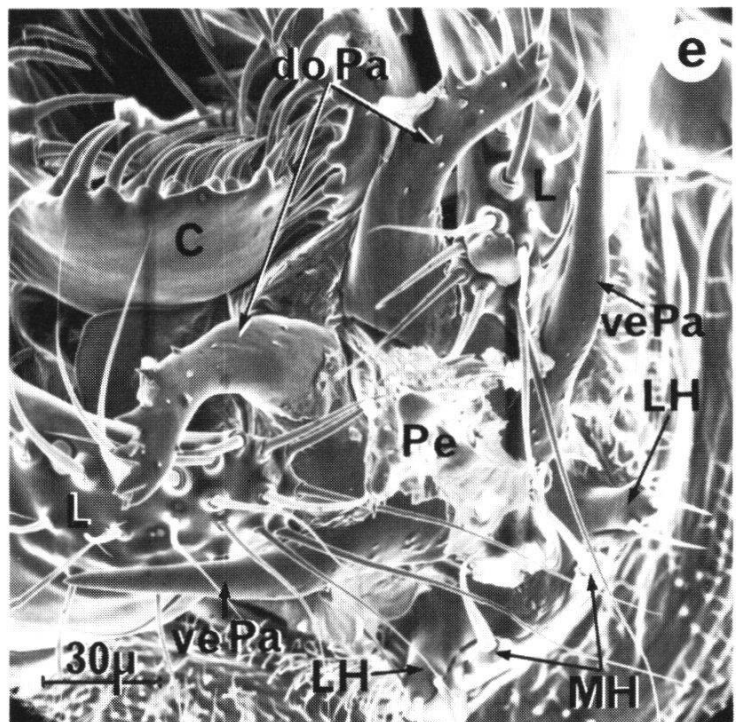
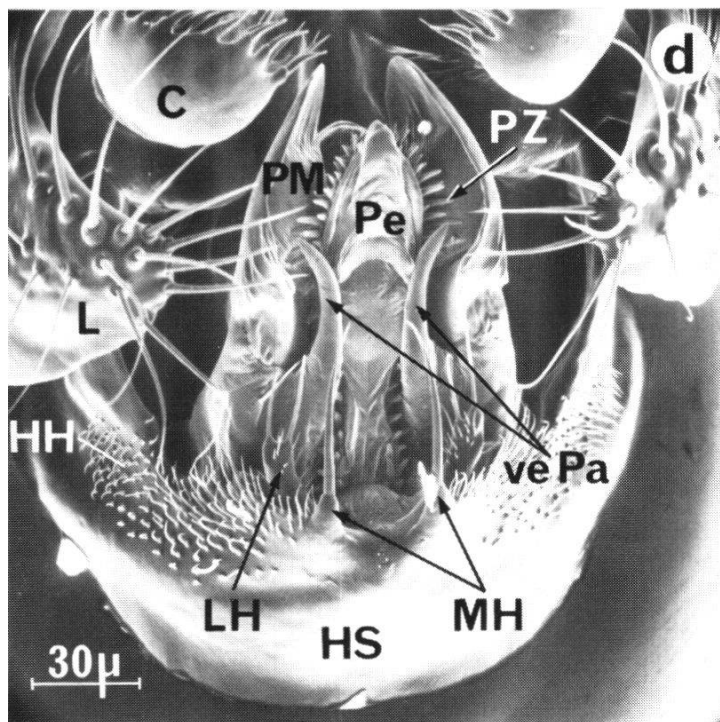
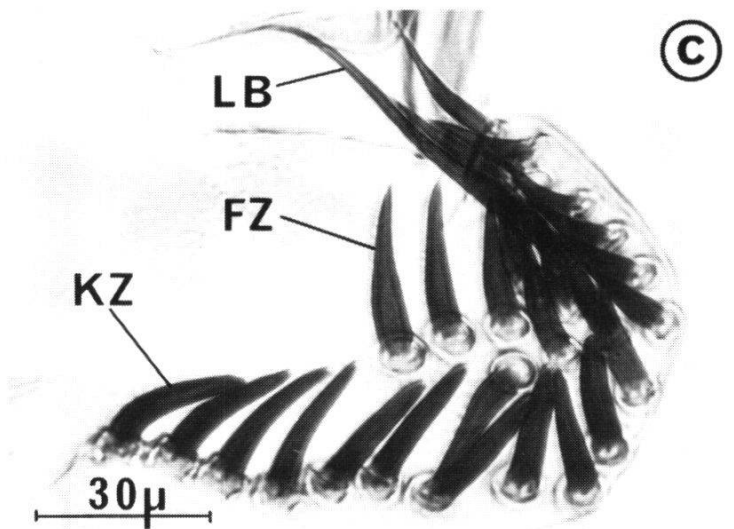
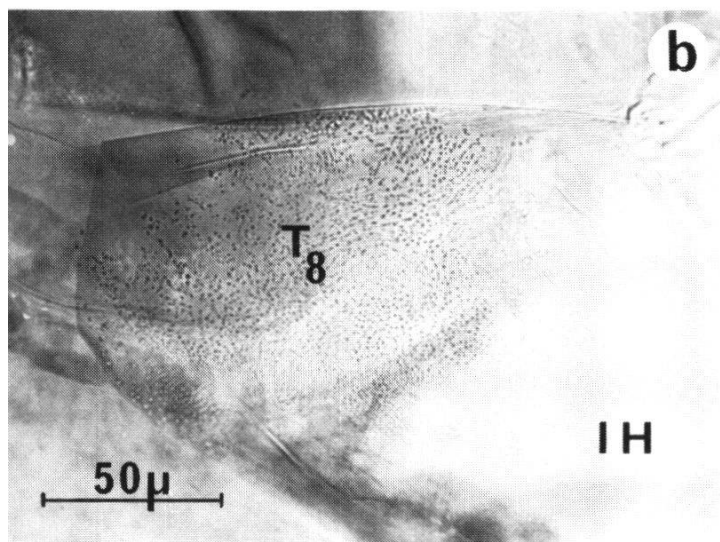


Abb. 2: Die männlichen Terminalien *in situ*:

- b) Mikropräparat eines in der Intersegmentalhaut eingebetteten T₈-Plättchens (körnige Struktur beachten)
 - c) Mikropräparat einer Clasper-Platte
 - d) Penisapparat *in situ*
 - e) 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 μ 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.

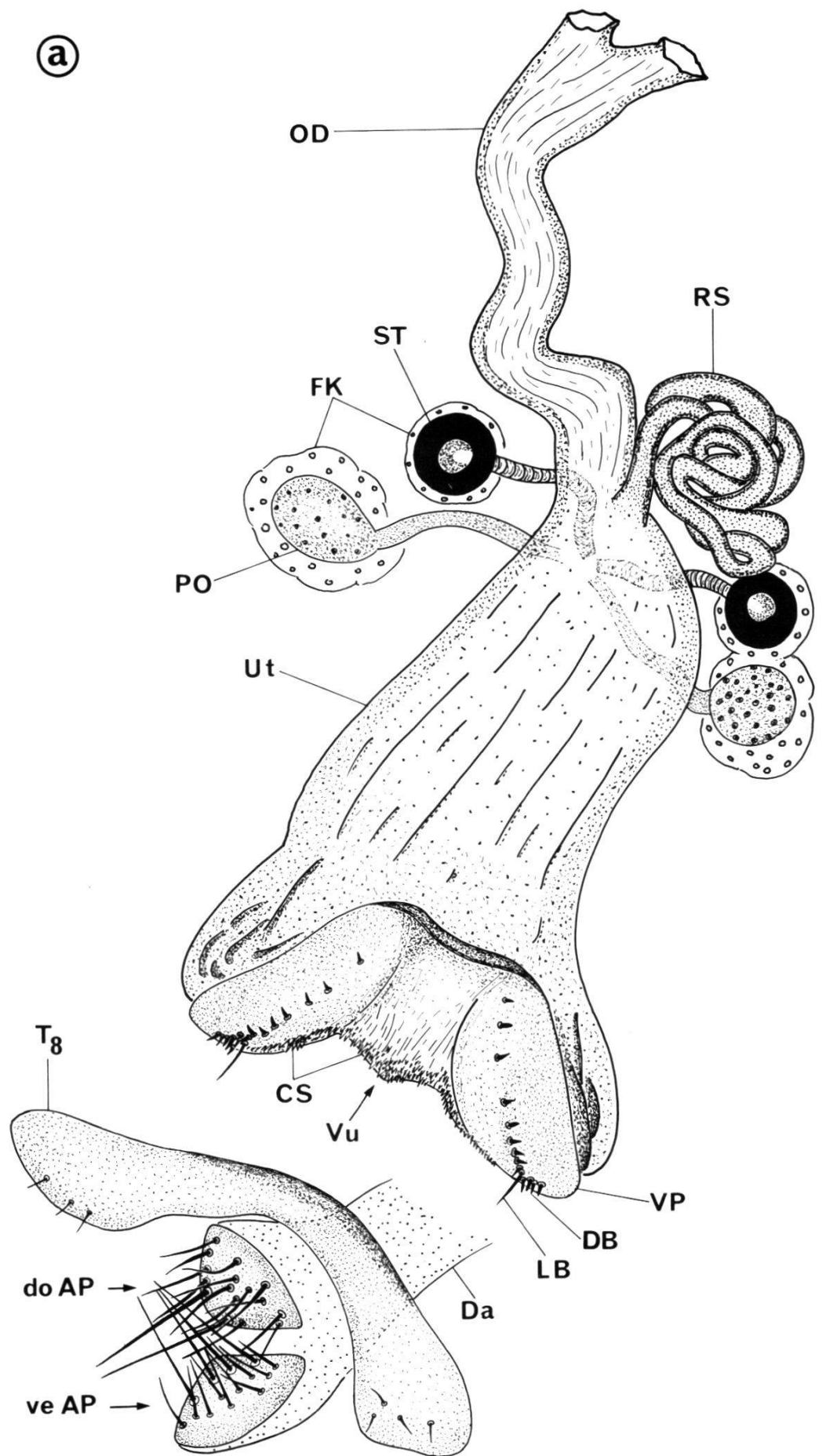


Abb. 3: Die weiblichen Terminalien *in situ*:
a) Zeichnung eines Totalpräparates

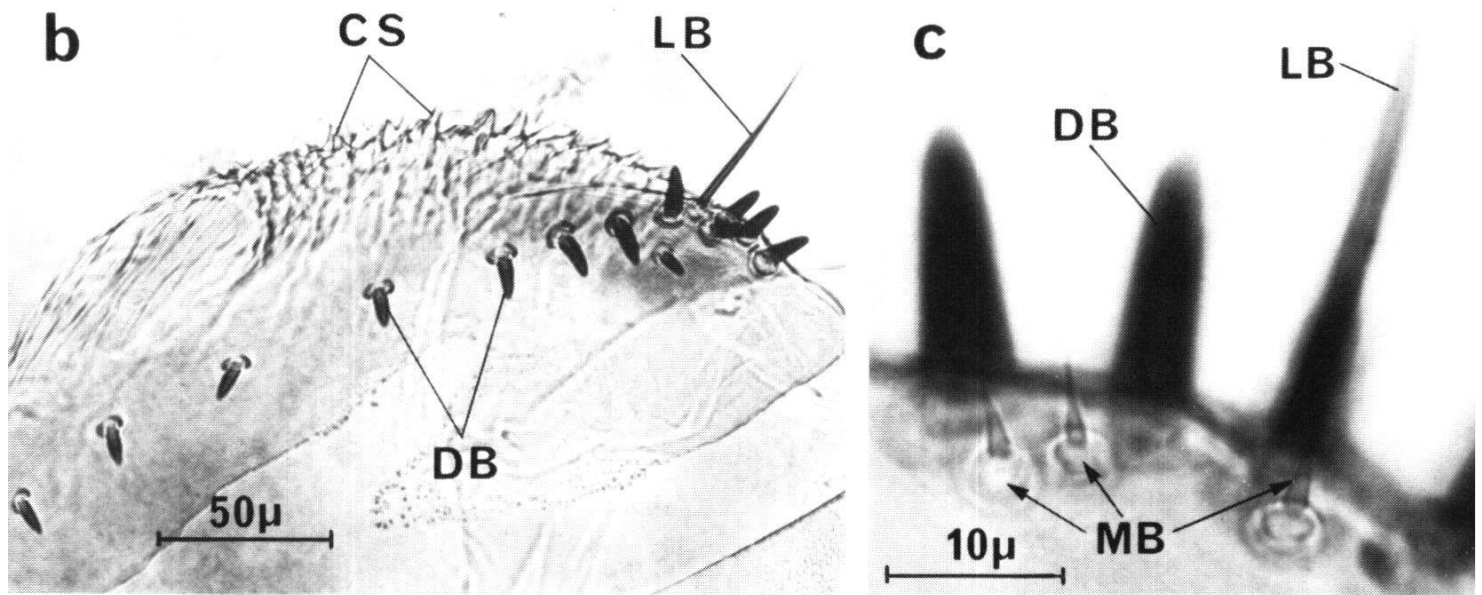


Abb. 3: Die weiblichen Terminalien *in situ*:
 b) Mikropräparat einer Vaginalplatte
 c) Langborstenbereich der Vaginalplatte vergrößert

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. 3 b, 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 spiralig 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-

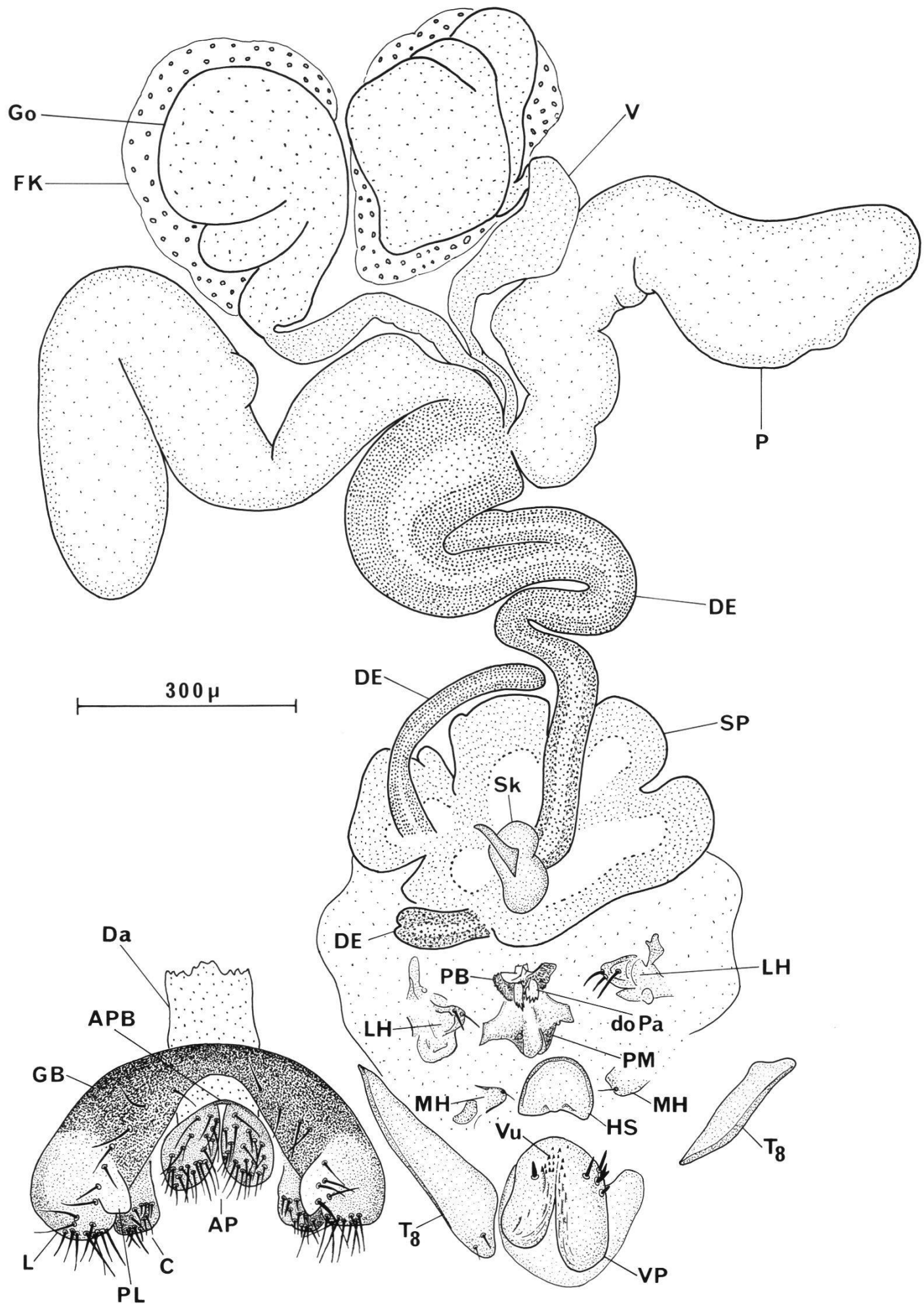


Abb. 4: Die Terminalien der Mutante *doublesex*:
Zeichnung eines Totalpräparates des Genotyps *XY; dsx/dsx*

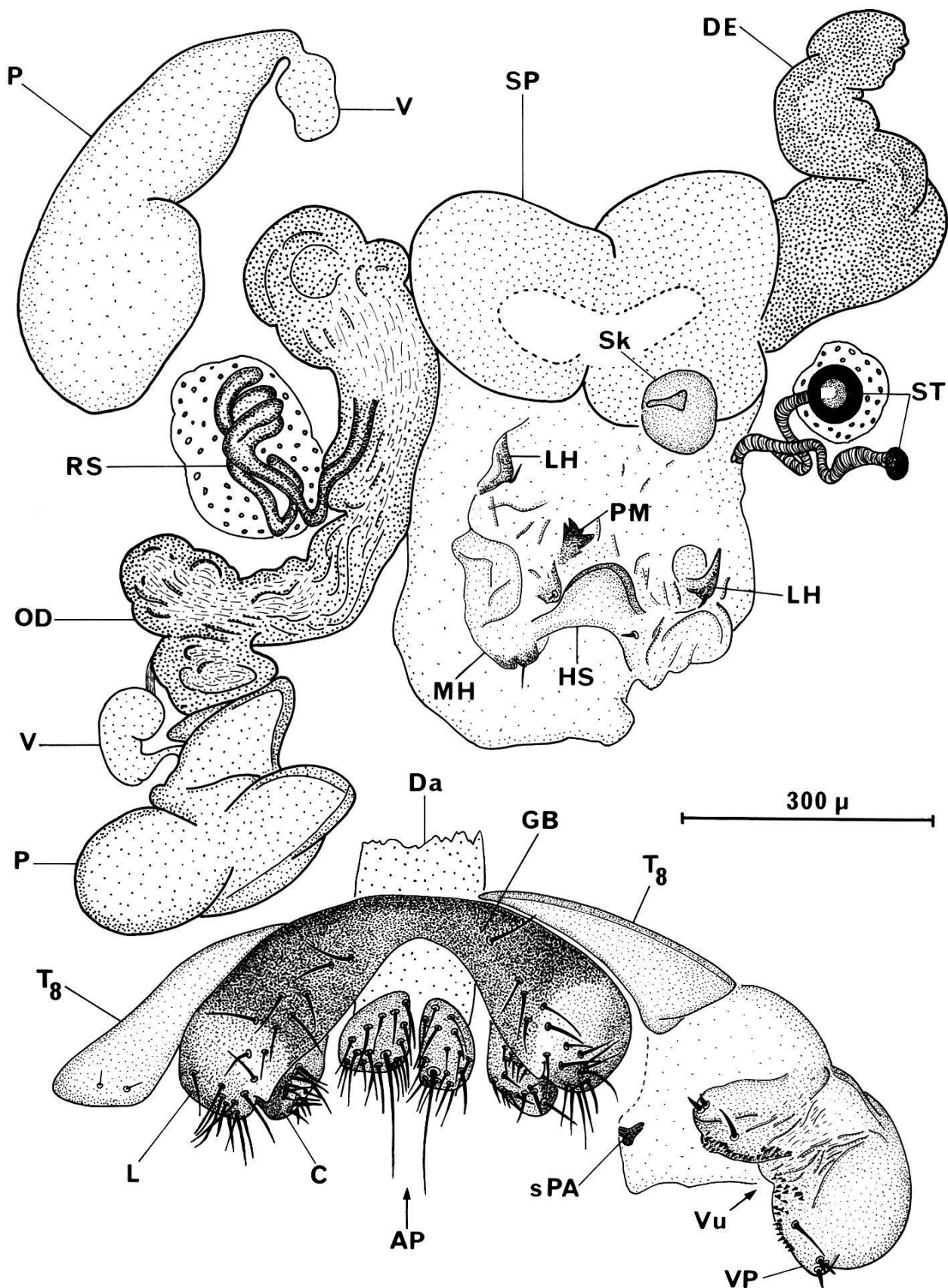


Abb. 5: Die Terminalien der Mutante *intersex*:
Zeichnung eines Totalpräparates des Genotyps *XX; ix/ix*

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.

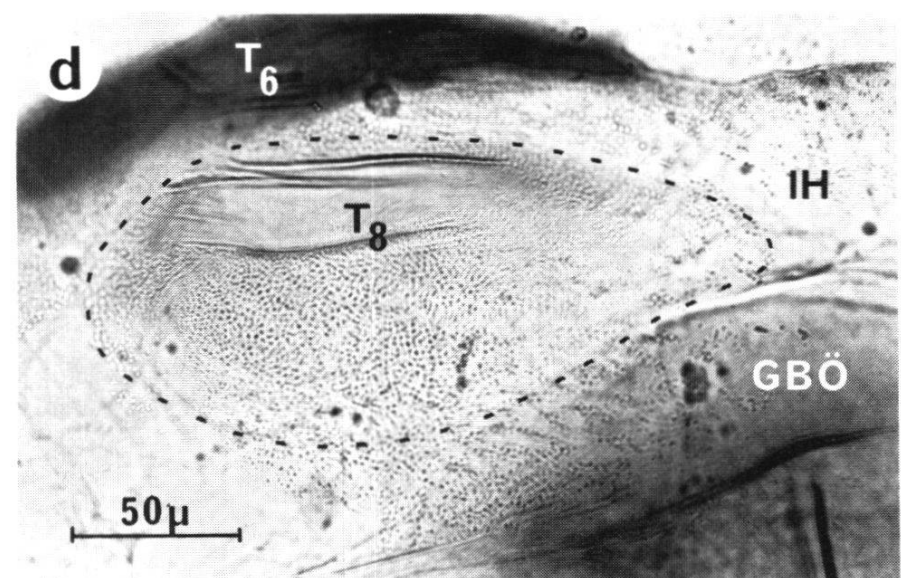
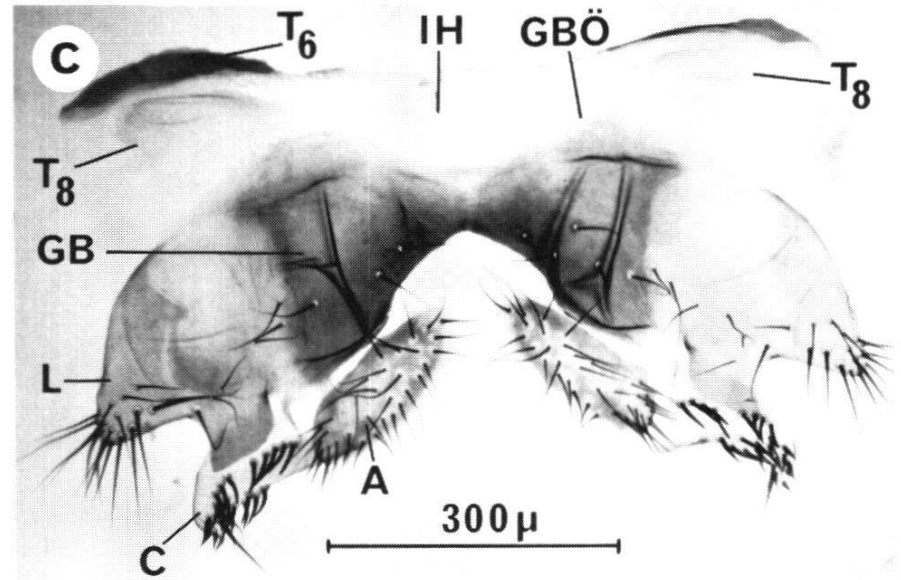
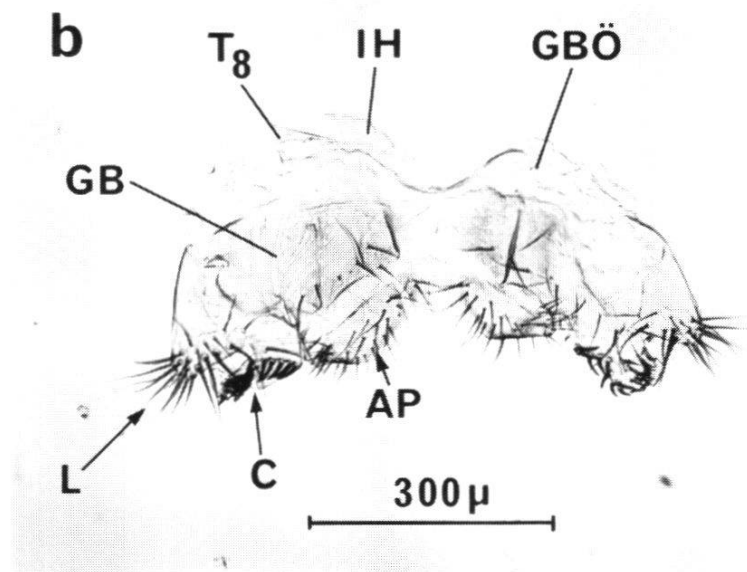
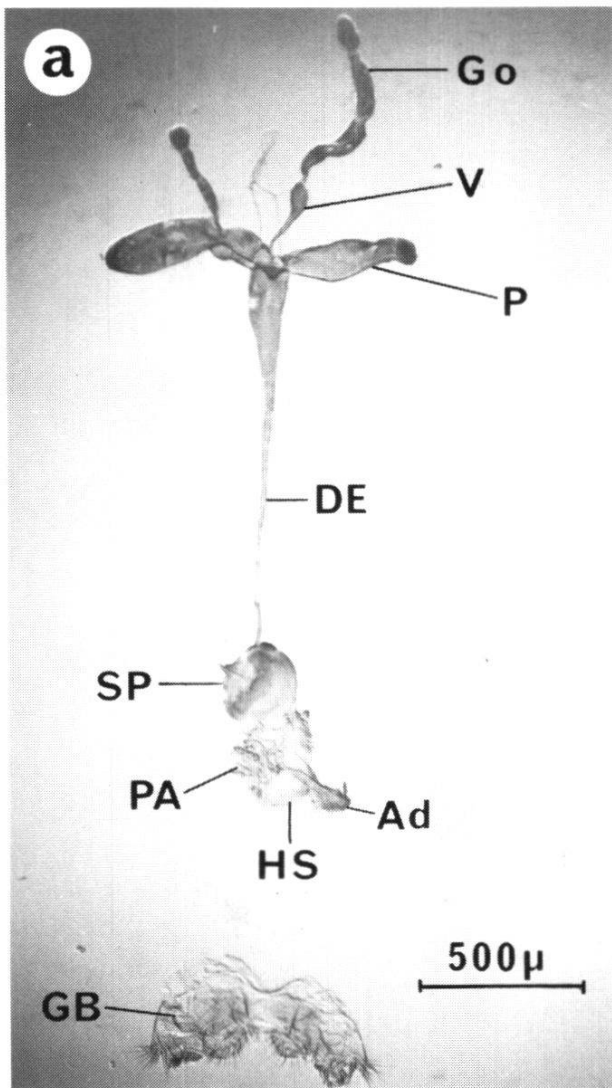
Zusammenfassend: Obschon die äußeren männlichen Genitalien konstant auftreten und die abdominale Pigmentierung männlich ist, scheinen *XX; ix/ix*-Fliegen weiblicher zu sein als *dsx/dsx*-Fliegen. Die Segmentierung des Abdomens ist ebenfalls weiblich (6., 7. und 8. Tergit vorhanden). Wie bei *doublesex*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



- a) Totalpräparat von *XX; tra-2/tra-2*
- b) Detail von a): Hartteile vergrößert
- c) Hartteile von *XX; tra/tra*
- d) Detail von c): linkes T₈-Plättchen vergrößert (mit körniger Struktur)

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. 10a und b). Wir sehen in der männlichen Scheibe die beiden großen anterioren 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 Scheibenepithel sowie die adepithehialen 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 Scheibenepithel ektodermalen Ursprungs und bildet die chitinigen Hartteile, während die adepithehialen 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 Ventralseite der Scheibe festgestellt. Daher führe ich es darauf zurück, daß die rundlich bis spindelförmigen und locker angeordneten adepithehialen Zellen untereinander und zur Basalmembran keine «Haftstellen» haben, im Gegensatz zu den Scheibenepithelzellen, 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

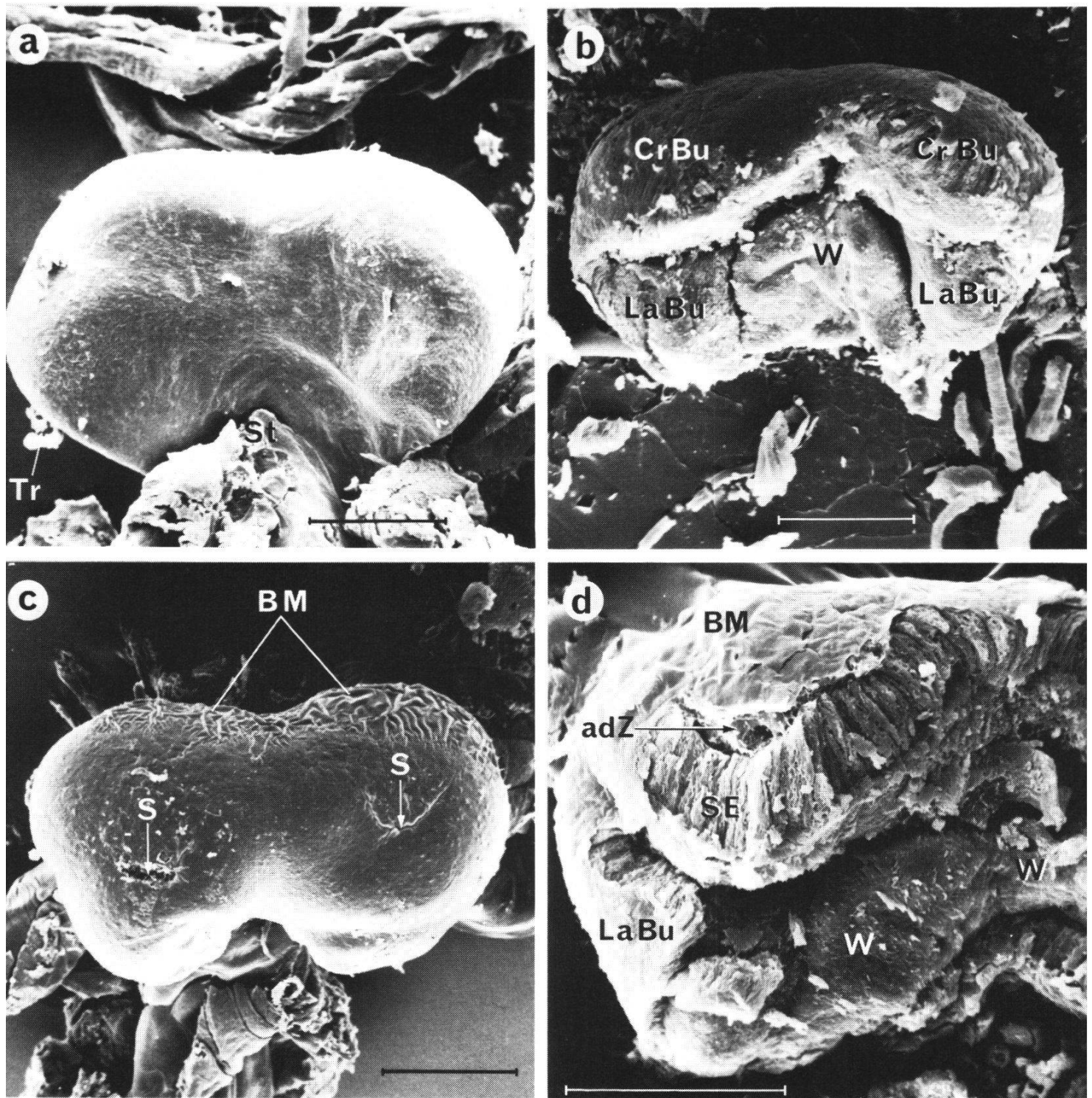


Abb. 7: Morphologie der männlichen Wildtyp-Genitalscheibe (REM-Bilder)

- a) Dorsalansicht der Genitalscheibe einer 120 h alten Larve
 - b) Dieselbe Ansicht nach Entfernung der Dorsalwand
 - c) Dorsocranialansicht
 - d) Detail einer Genitalscheibe mit aufgebrochenem linken Cranialbulbus
- Vergleichsstrecke = 50μ

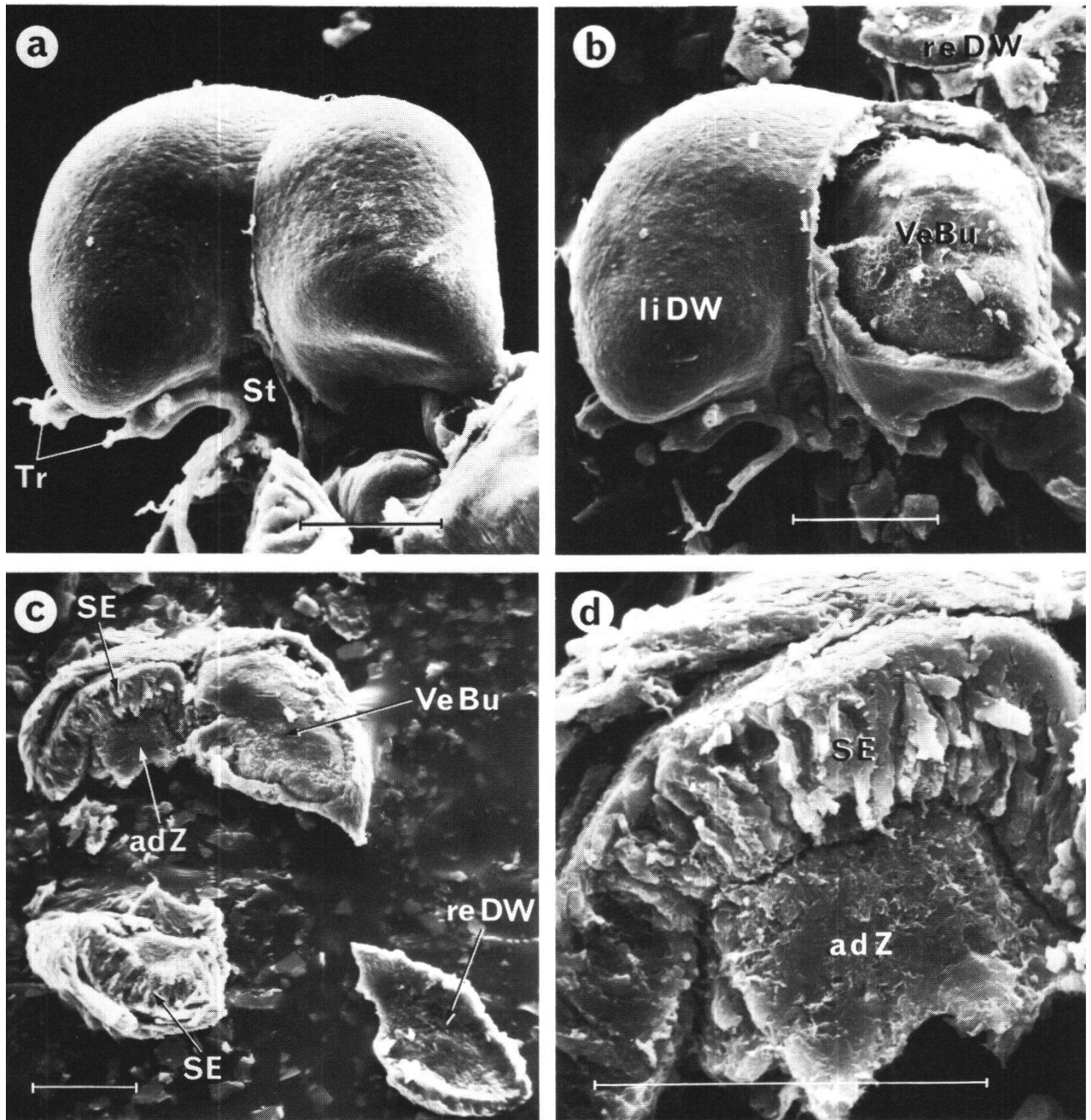


Abb. 8: Morphologie der weiblichen Wildtyp-Genitalscheibe (REM-Bilder)

- a) Dorsalansicht der Genitalscheibe einer 120 h alten Larve
 - b) Dieselbe Genitalscheibe nach Entfernung der rechten Dorsalwandhälfte
 - c) Geöffnete Genitalscheibe
 - d) Detail von c): Aufgebrochener Ventralbulbus
- Vergleichsstrecke = 50μ

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

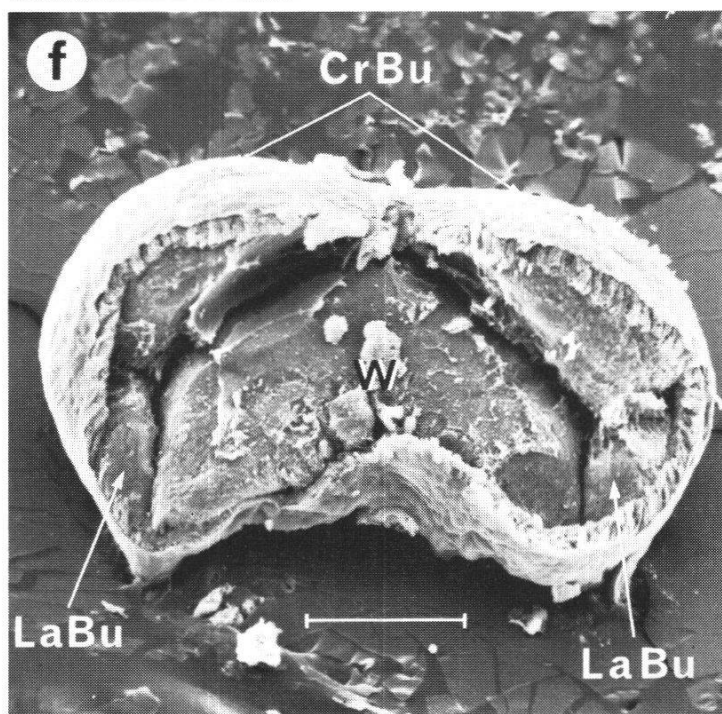
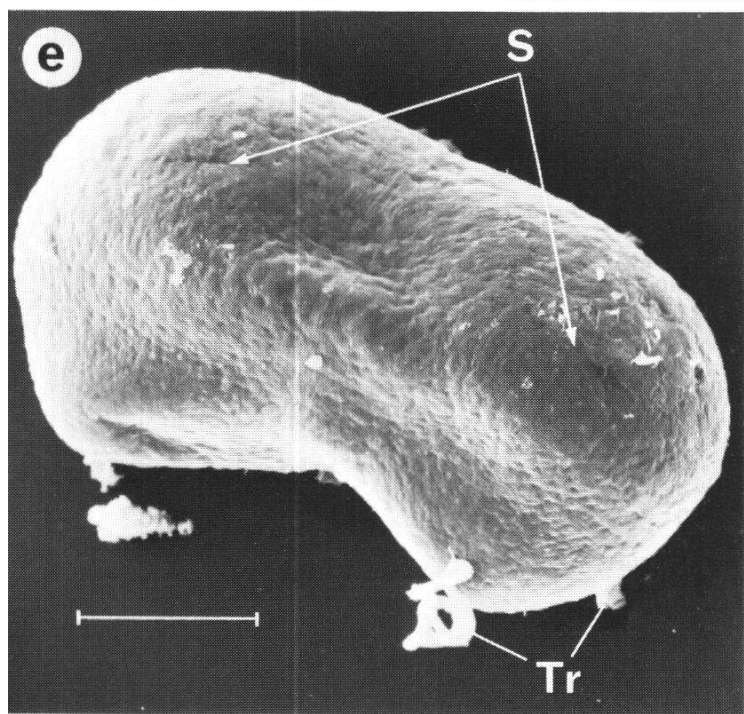
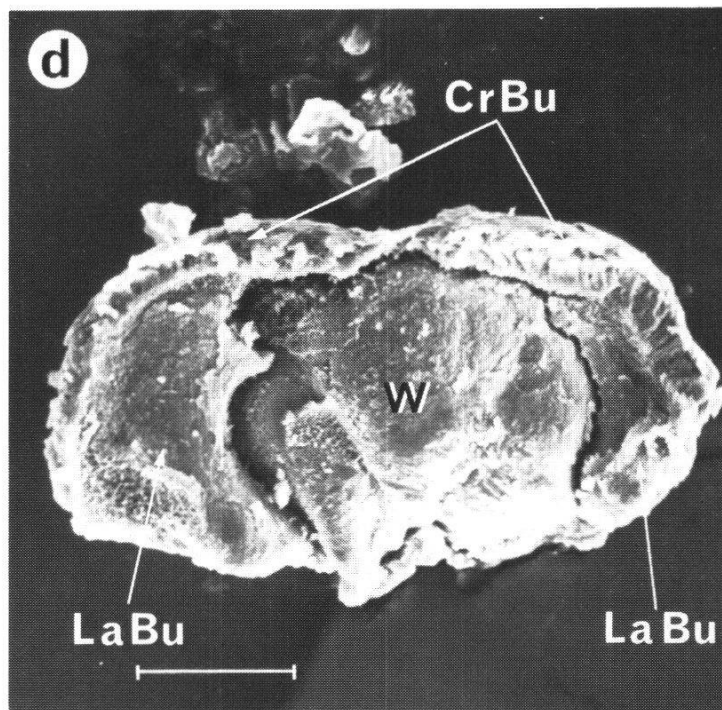
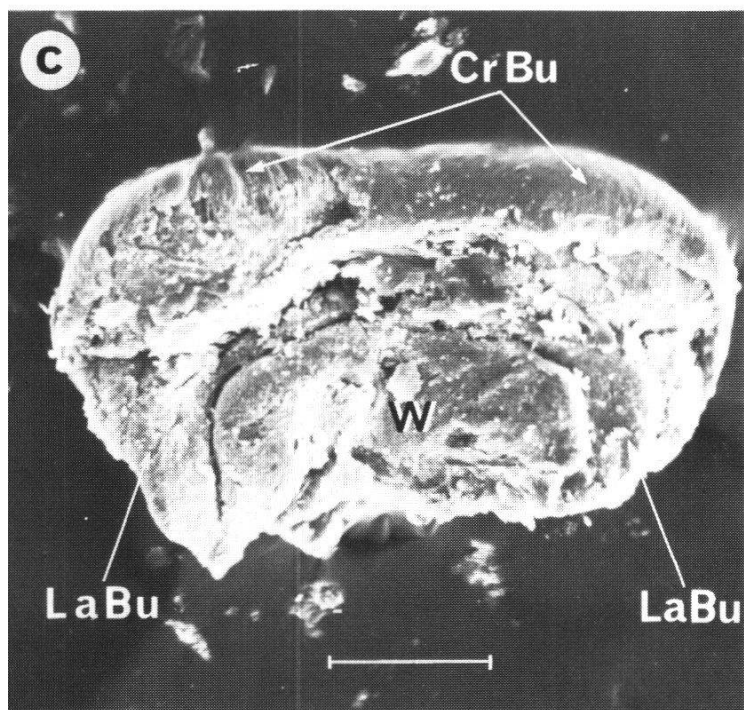
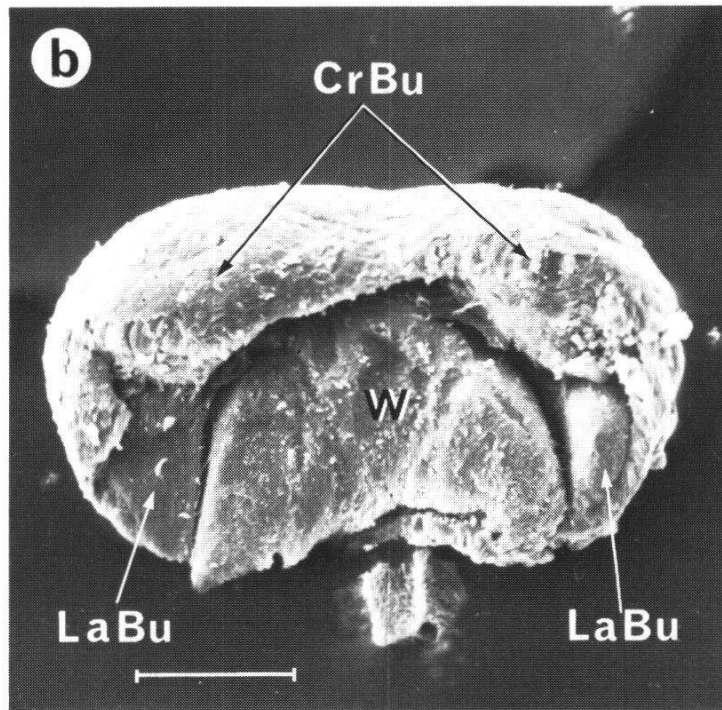
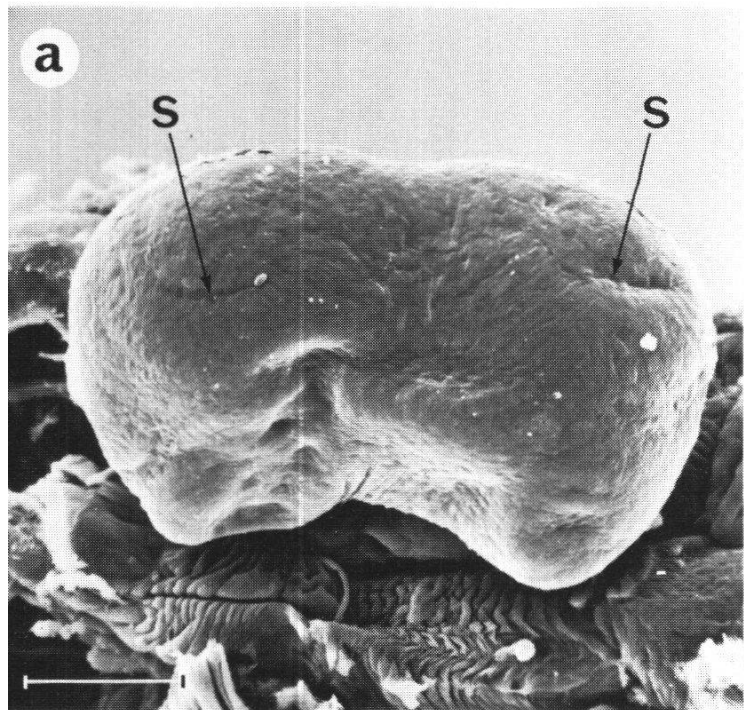
Schmid (1977) hat erstmals die Genitalscheibe aus einer verpuppungsreifen *dsx/dsx*-Larve herausseziert und im Lichtmikroskop eine stark vergrößerte W-Zone beobachtet. Sie entspricht nach Epper (1981) und Epper und Nöthiger (1982) dem weiblichen Genitalprimordium. In Abb. 9 b–d sehen wir verschiedene, 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^D*-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 μ



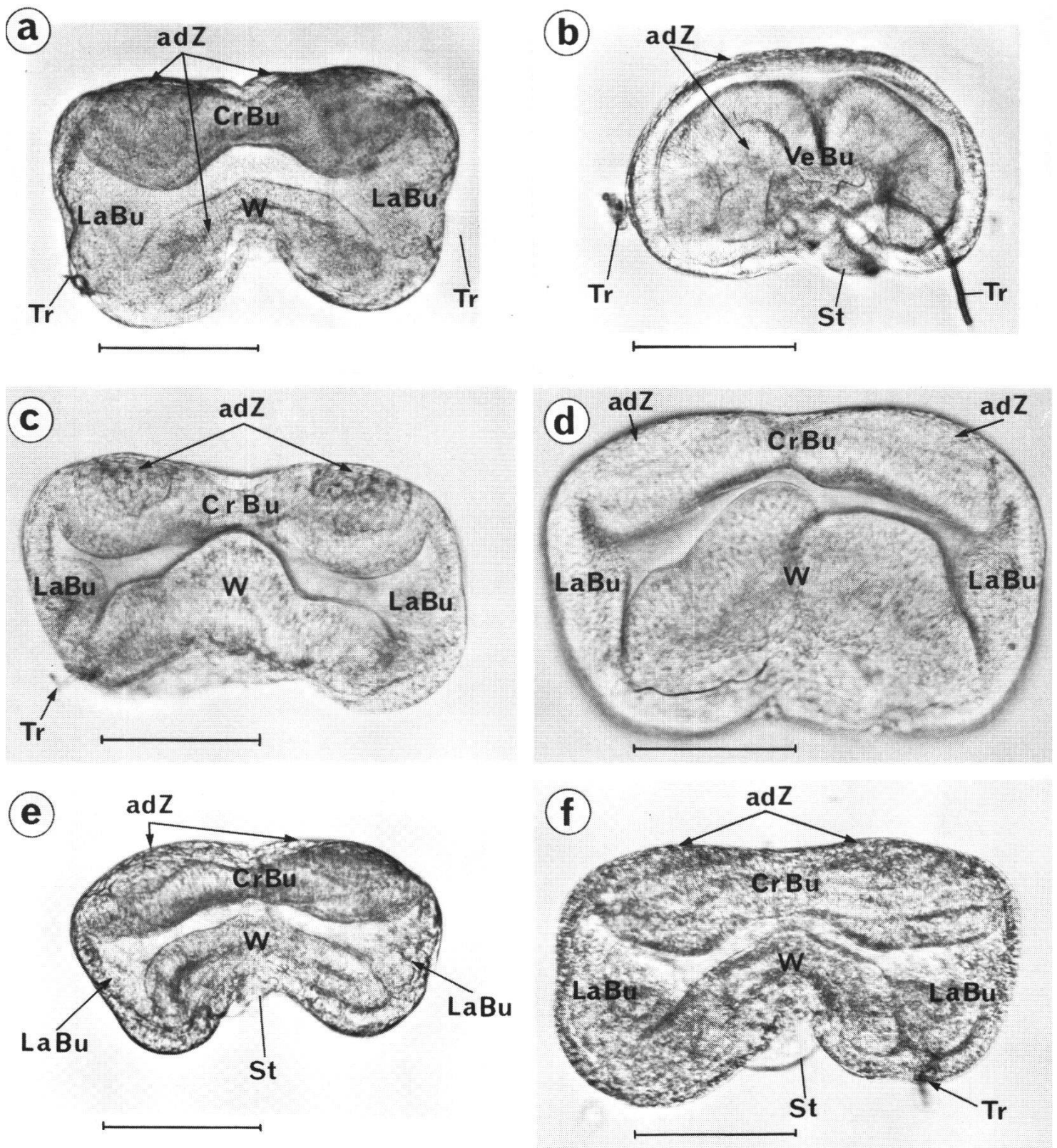


Abb. 10: Lichtmikroskopischer Vergleich der Genitalscheiben aus verpuppungsreifen Larven verschiedener Genotypen: a) $XY; dsx/+$, b) $XX; dsx/+$, c) $XY; dsx/dsx$, d) $XX; ix/ix$, e) $XX; tra/tra$, $XX; tra-2/tra-2$, Vergleichsstrecke = 100μ , oben ist anterior und unten posterior

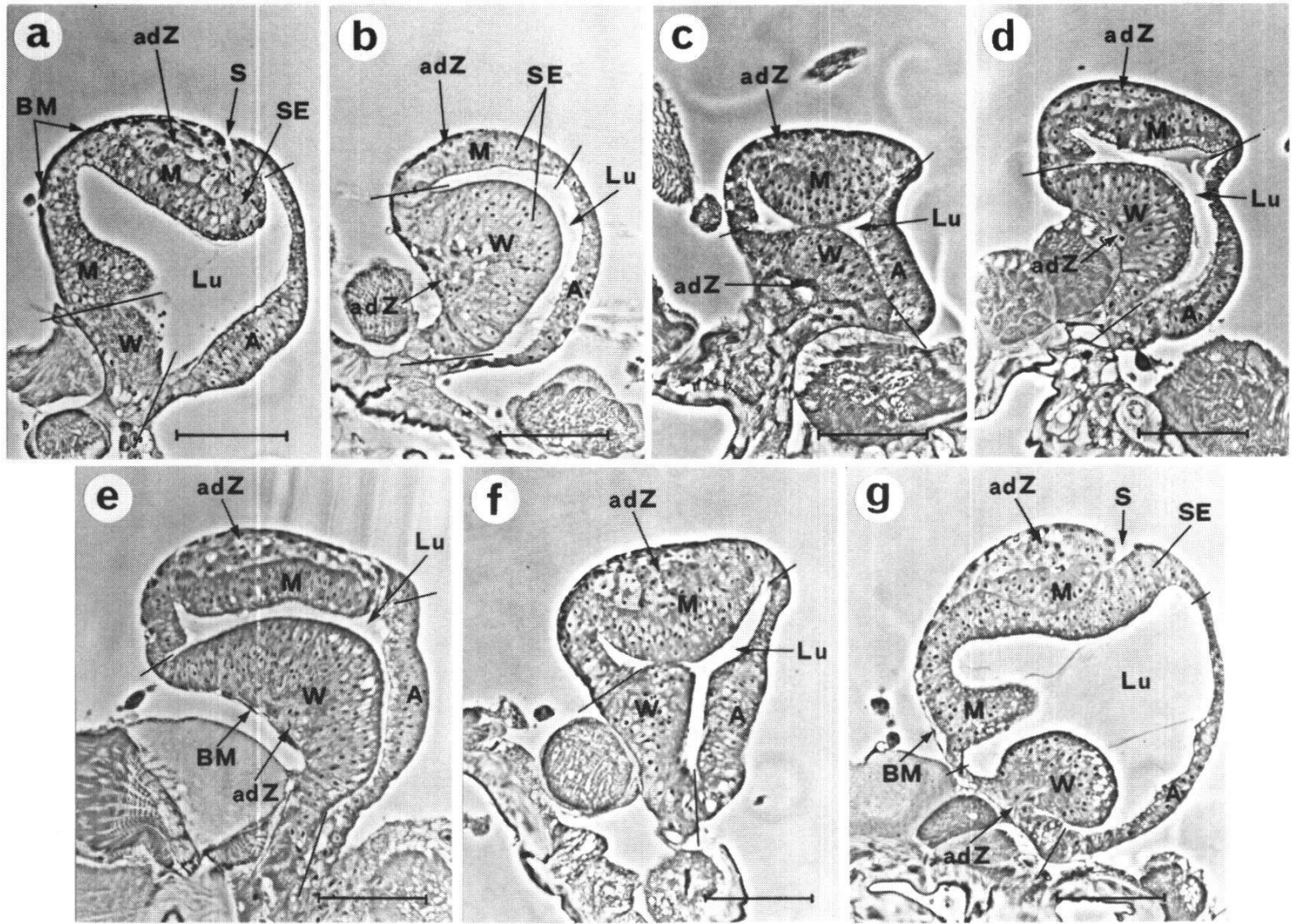


Abb. 11: Phasenkontrastaufnahmen von Sagittalschnitten durch *Cranial-* und *Lateralbulbus* der Genitalscheiben aus verpuppungsreifen Larven verschiedener Genotypen: a) *XY; +/+*, b) *XX; +/+*, c) *XY; dsx/dsx*, d) *XX; dsx/dsx*, e) *XX; ix/ix*, f) *XX; tra/tra*, g) *XX; tra-2/tra-2*, die Unterteilung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

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 *XY; 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 Verdoppelung der Paragonien und davon viermal auch der Vasa. Solche Mehrbildungen 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 (Ehrensperger, 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.

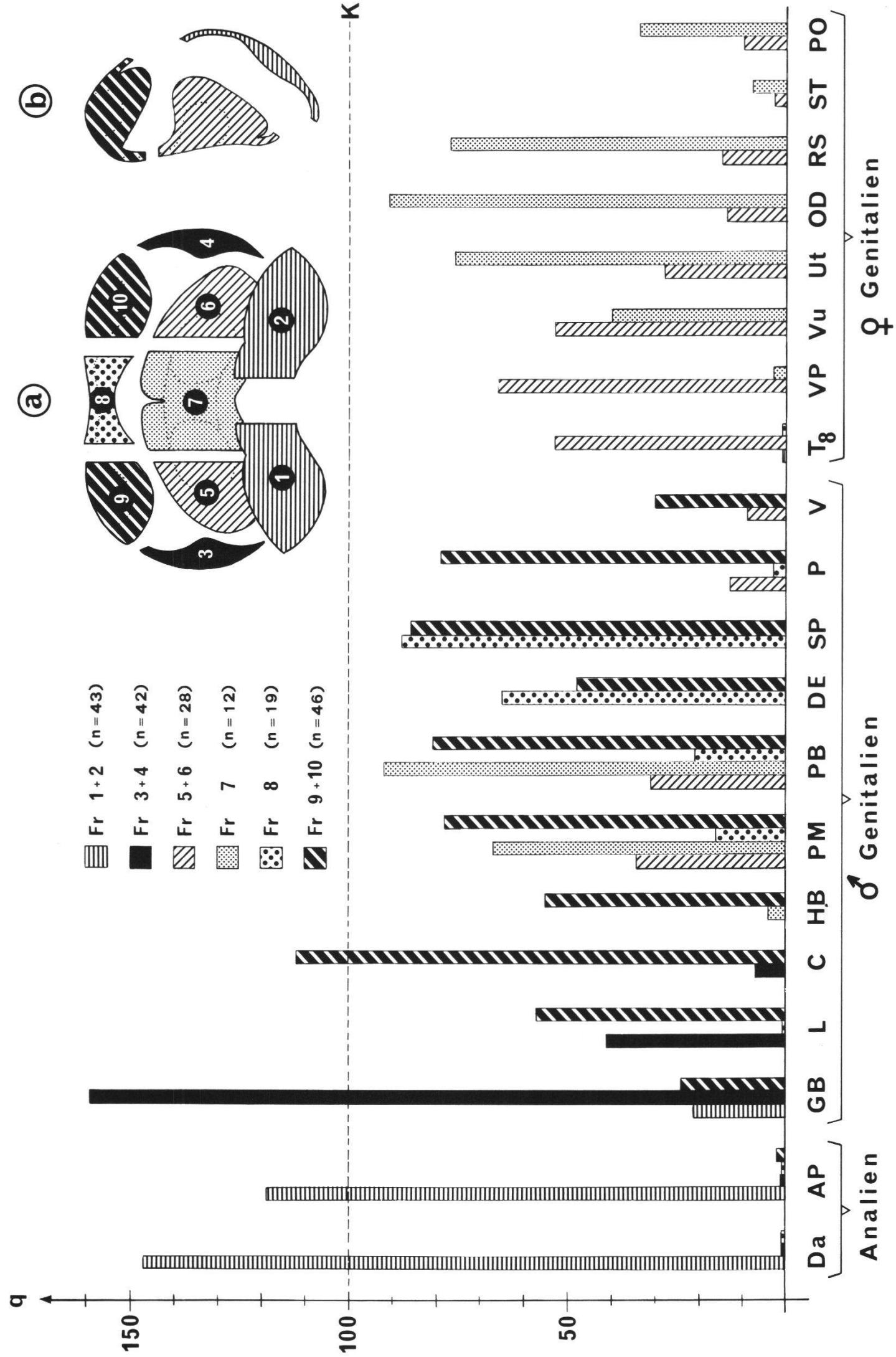
Besprechung der Differenzierungsleistungen der einzelnen Fragmente:

Fragmente 1 und 2: Sie stellen zusammen den posterioren Teil der Dorsalwand der Genitalscheibe dar. In Übereinstimmung mit andern Arbeiten (Ehrensperger, 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 (Ehrensperger, 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 *dsx^D*-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 Penisapparatanlage 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 (Ehrensperger, 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 *dsx^D*-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).

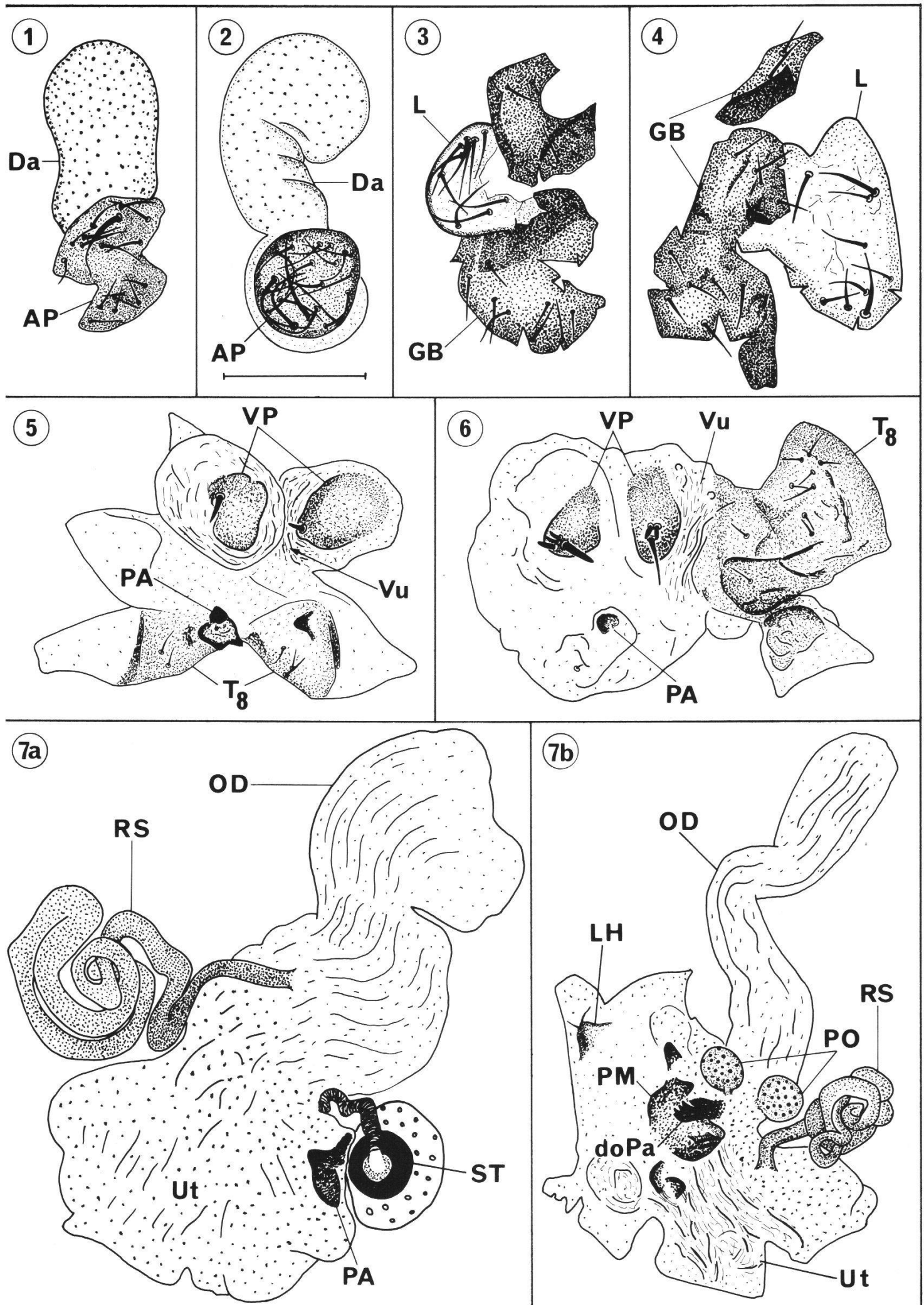
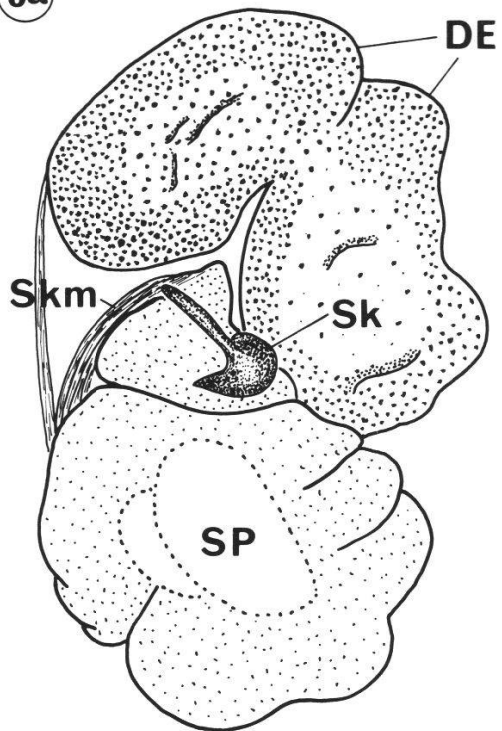
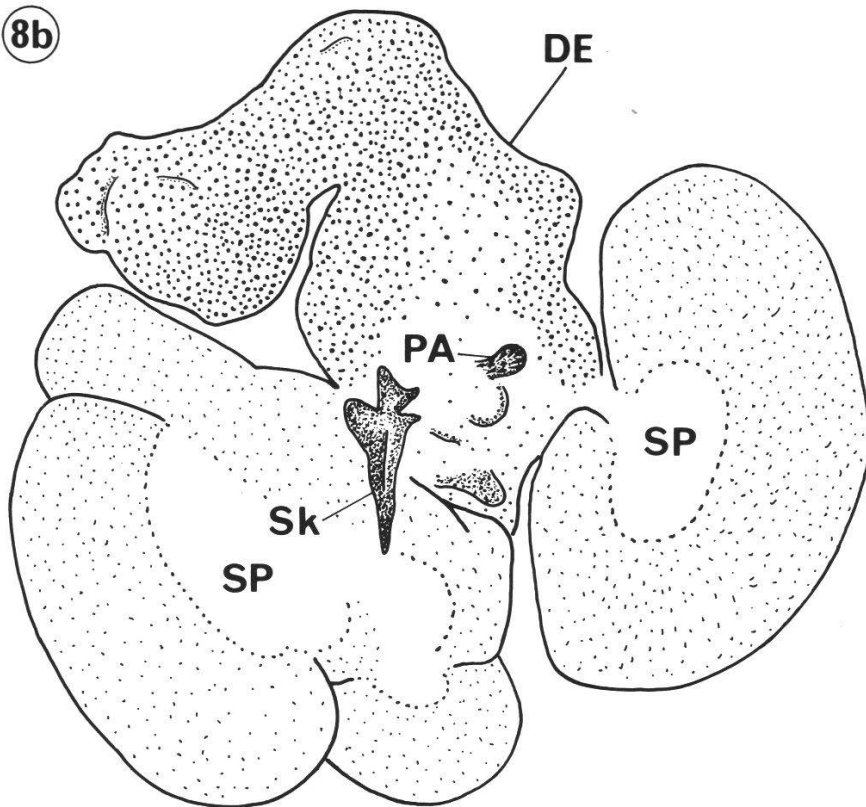


Abb. 13: Legende siehe S. 181

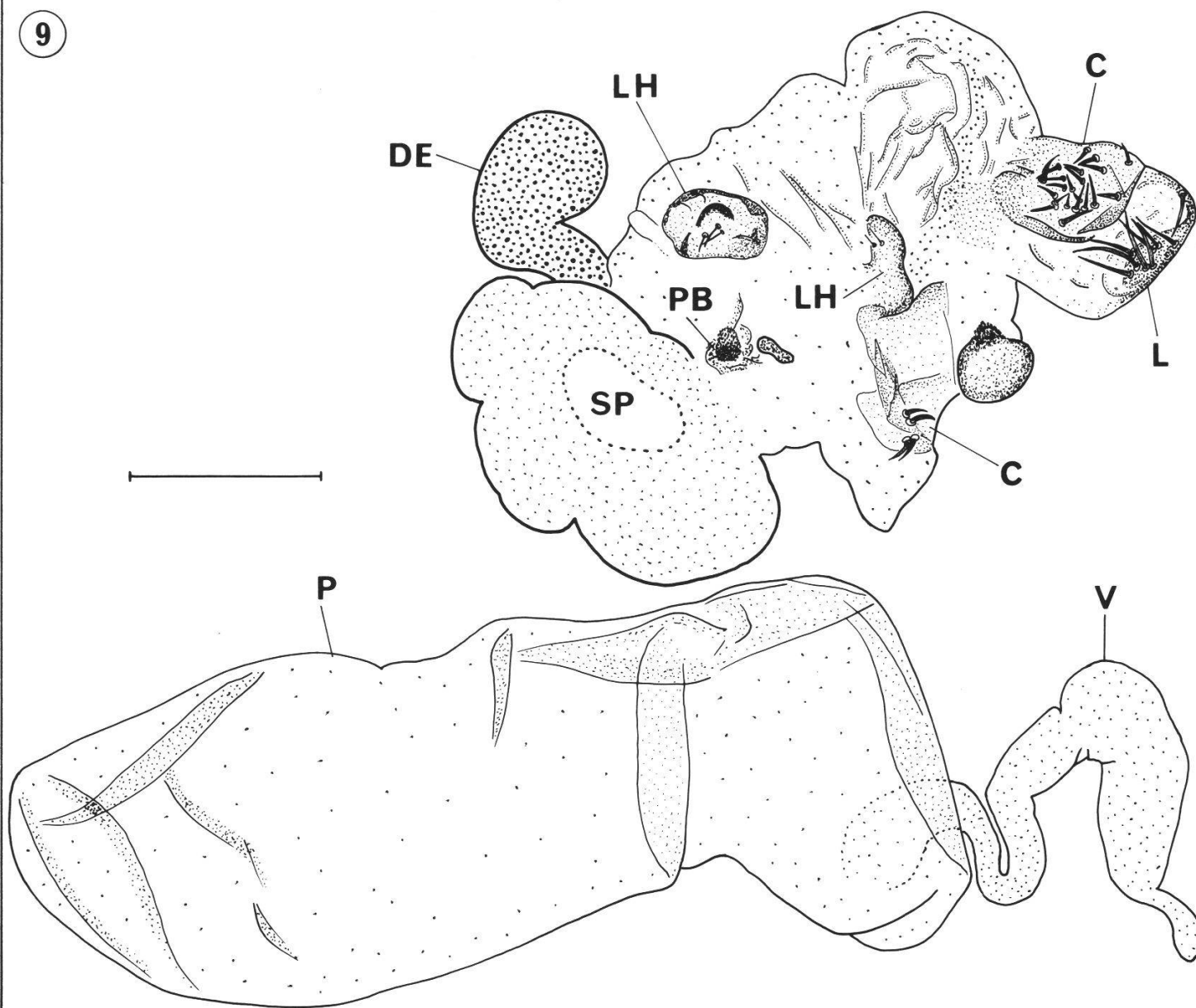
8a



8b



9



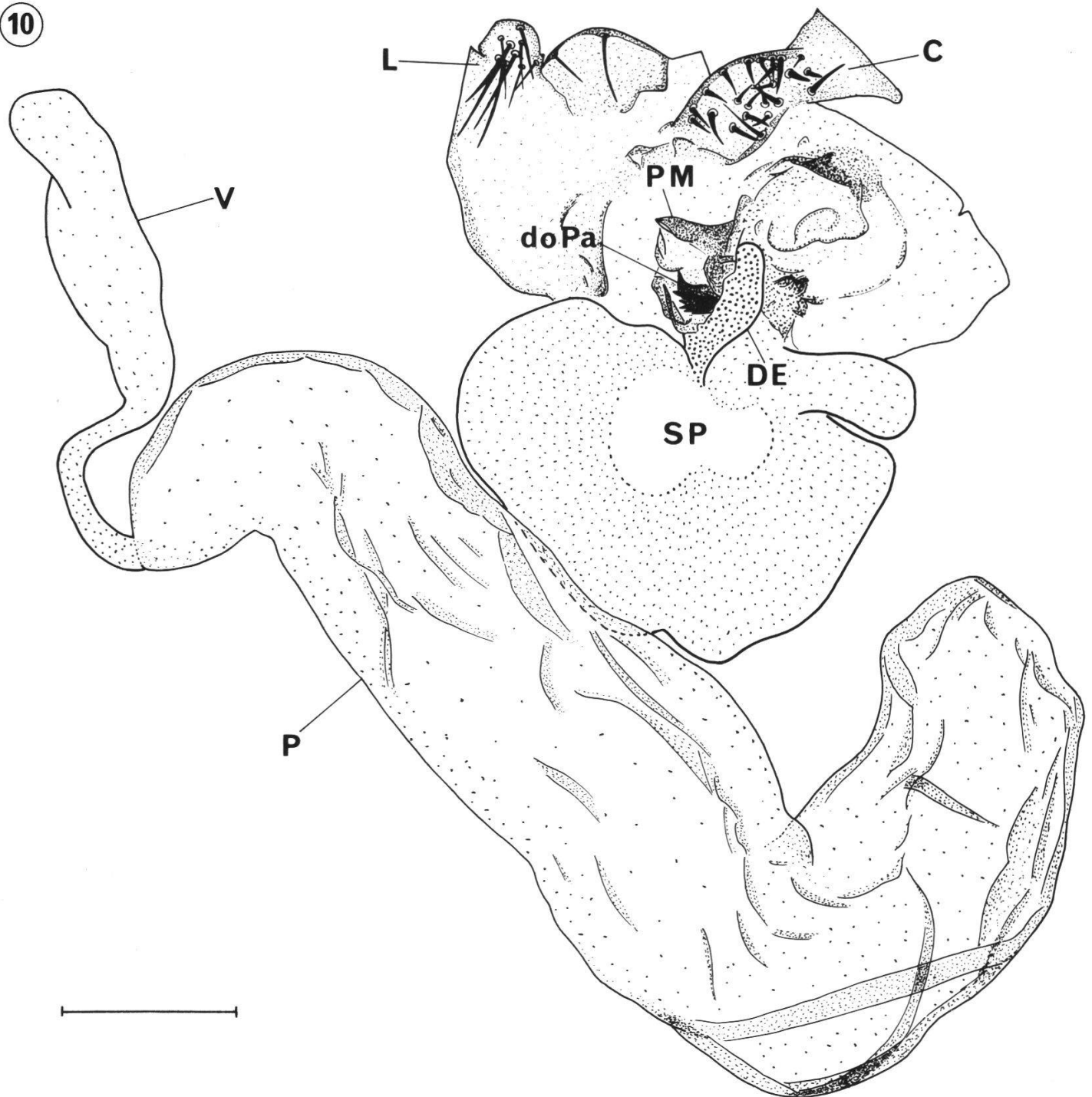


Abb. 13: Typische Transplantate der 10 *doublesex*-Genitalscheibenfragmente: Camera-lucida-Zeichnungen der Mikropräparate; die Abbildungsnummern entsprechen den Fragmentnummern von Abb. 12; Nr. 1–6, 7a, 8b und 10 stammen von einer *XX; dsx/dsx*-, Nr. 7b, 8a und 9 von einer *XY; dsx/dsx*-Genitalscheibe,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

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 *dsx^D*-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:

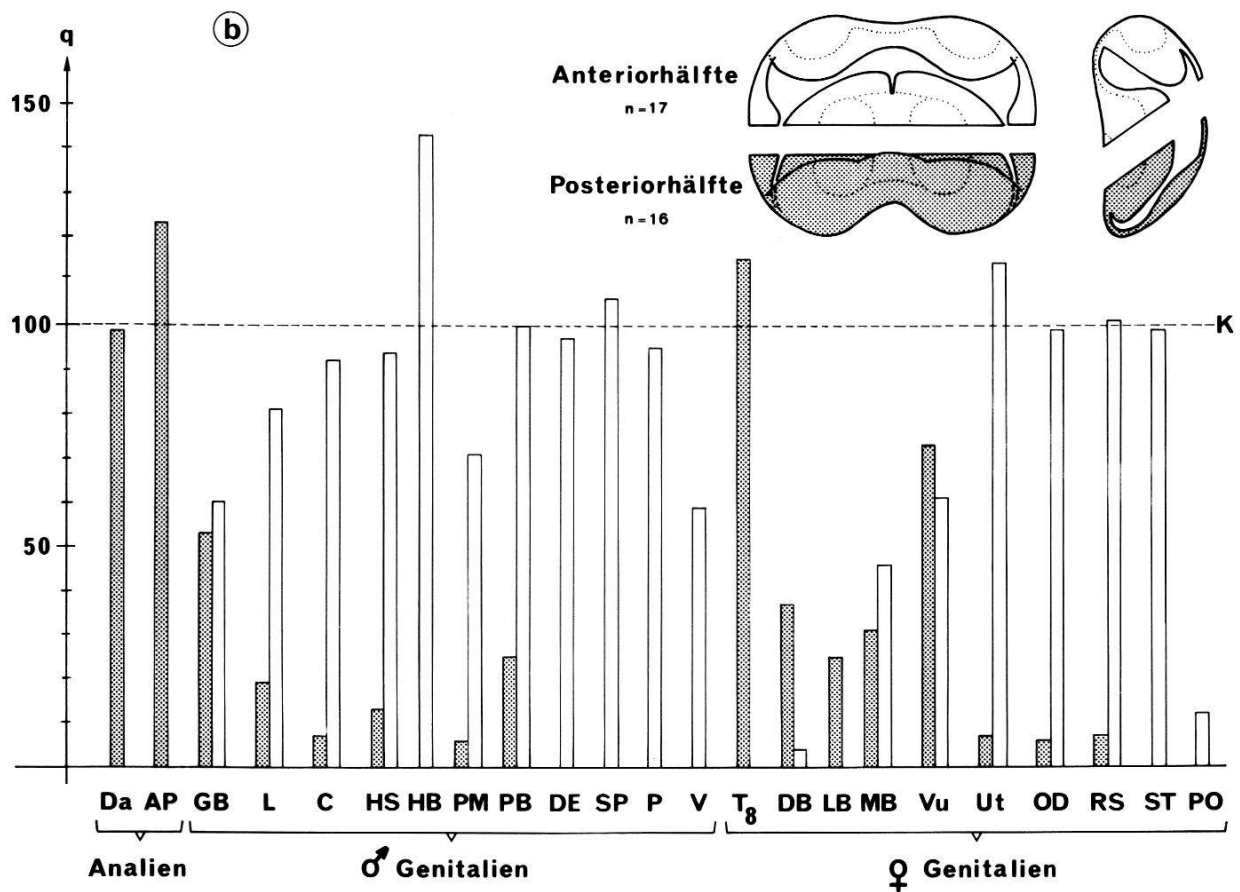
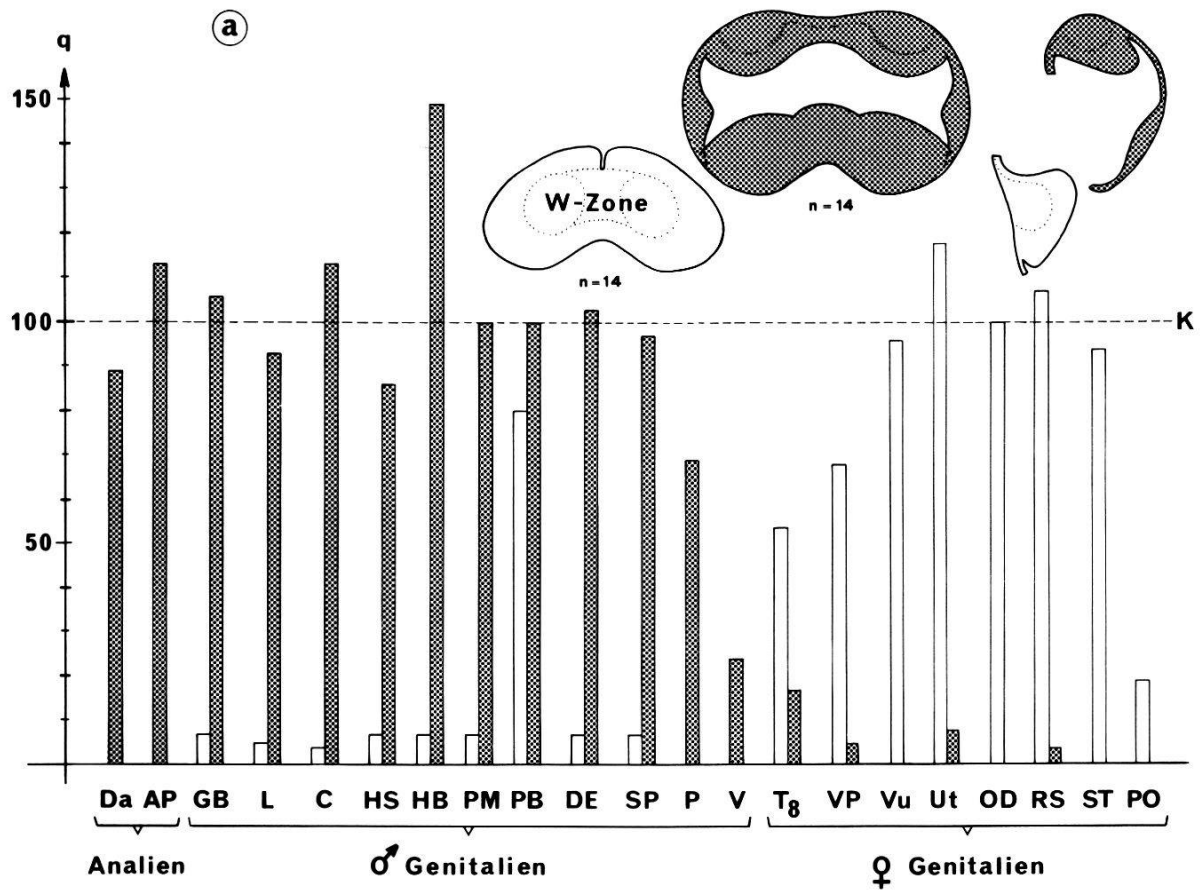
1. Eine Querteilung in Anterior- und Posteriorhälften (b).

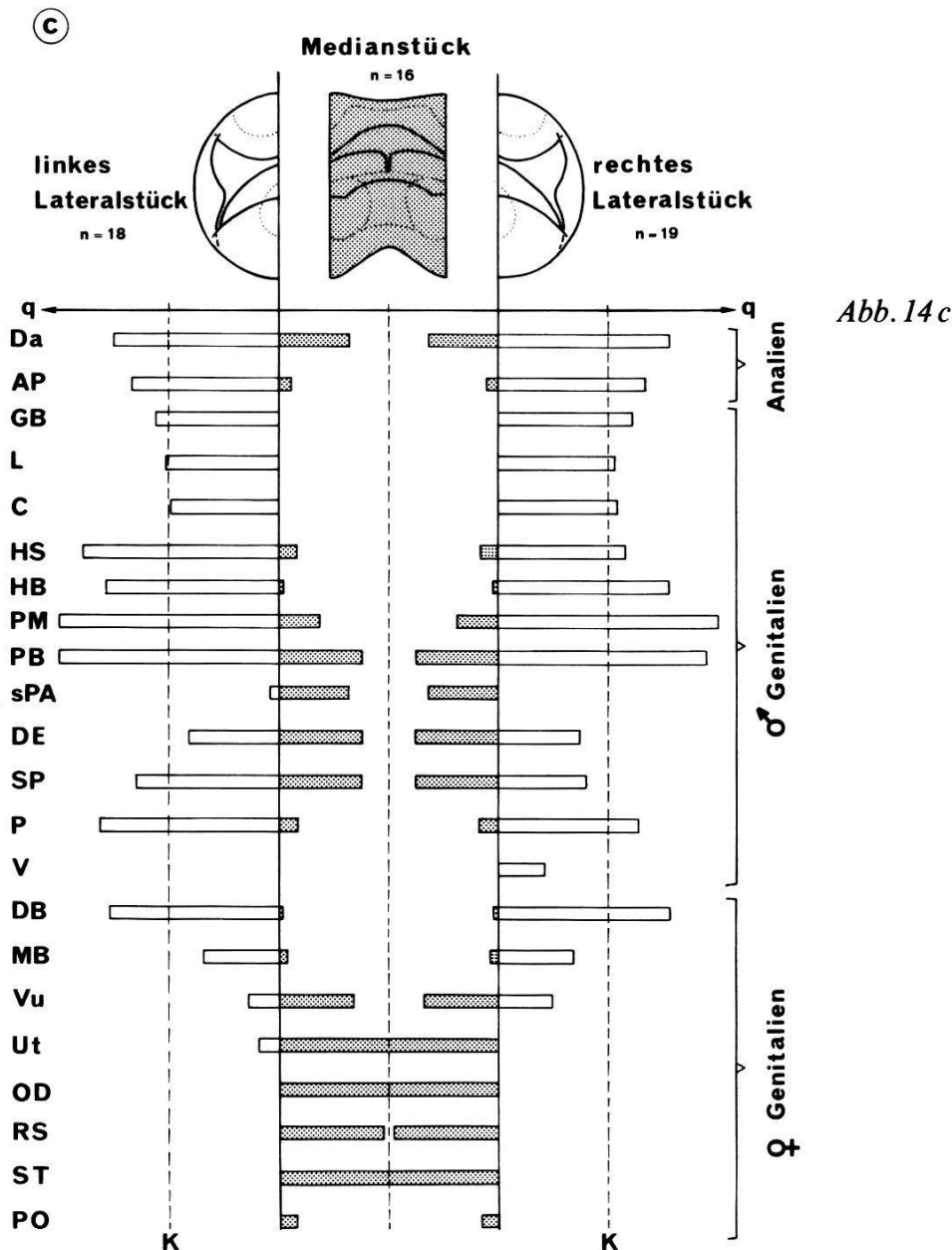
2. Eine sagittale Dreiteilung in ein Median- und zwei Lateralstücke (c). Die genaue Schnittführung ist in Abb. 14b und c dargestellt. Von insgesamt 40 *intersex*-Genitalscheiben wurden 20 quer und 20 sagittal geteilt. Aus 89 geschlüpften Imagines konnten 86 Implantate freiseziert und mikroskopisch ausgewertet 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 (Ehrensperger, 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.





median, der 8. Tergit und die Vaginalplatten posterior-lateral. Rechnet man von Vaginalplatten differenzierenden Implantaten die q-Werte der Dorn- und Mikrobörsten separat aus (Abb. 14b), so kann man die Vaginalplattenanlage sogar orientieren: Der in der weiblichen Fliege Mikrobörsten 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 seziierte 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 (Ehrensperger, 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 Penisapparatfeld 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-

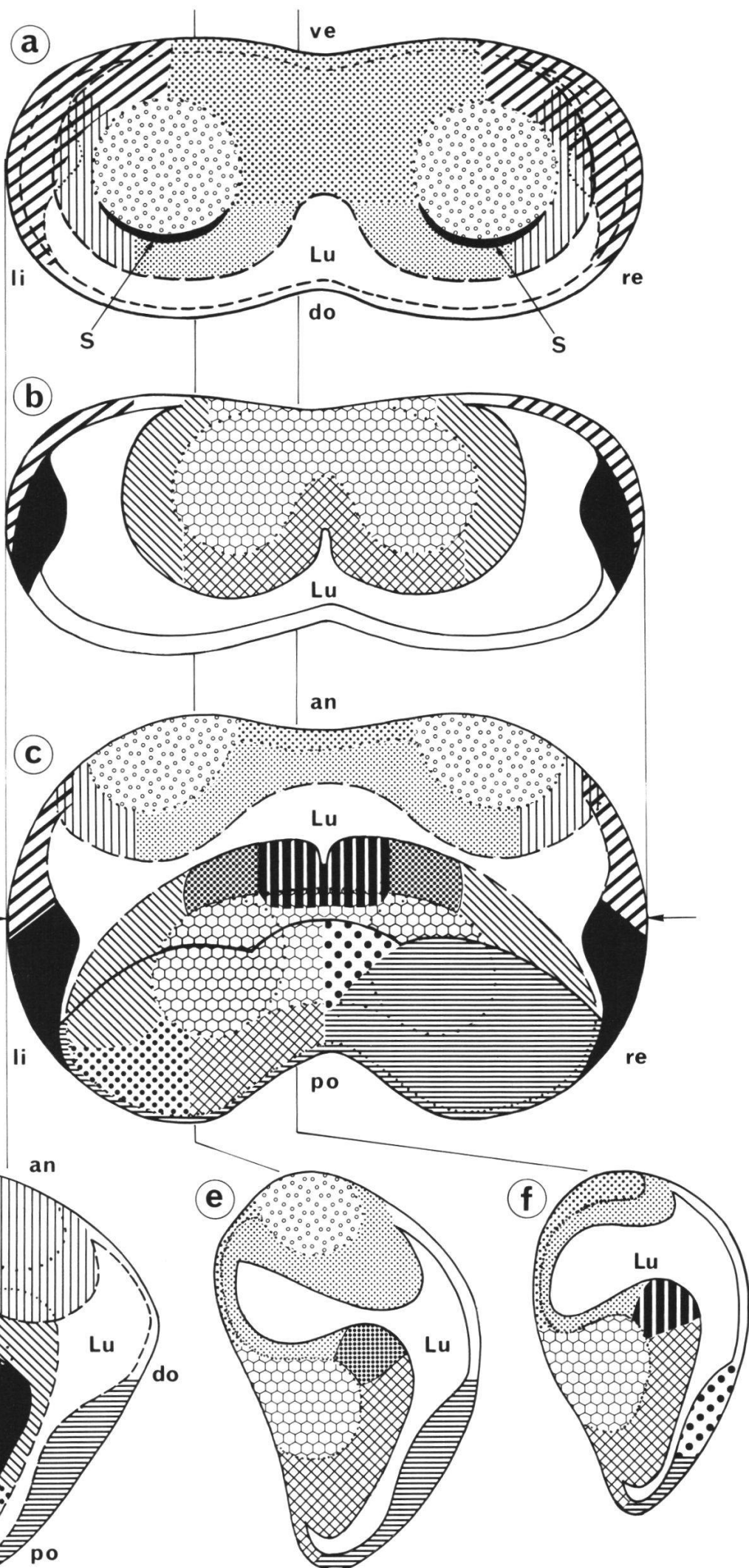
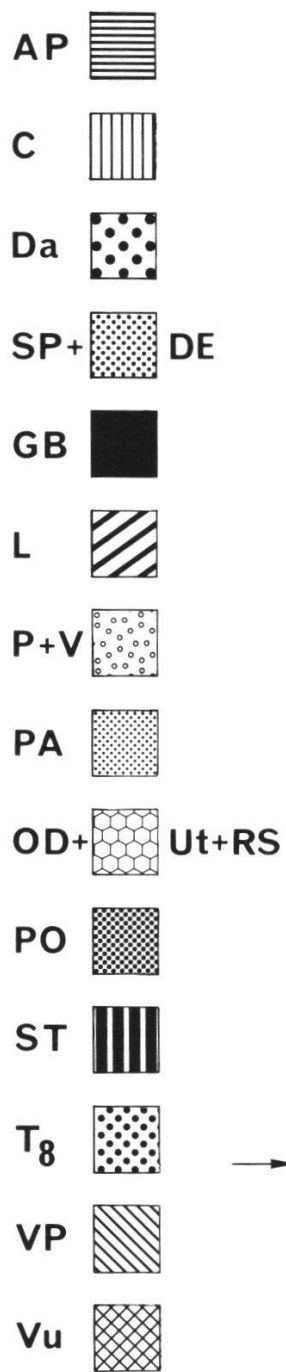


Abb. 15: Dreidimensionaler Anlageplan der intersexuellen Genitalscheibe in verpuppungsreifen *dsx*- oder *ix*-Larven:

- 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 adepthelialer 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 adepthelialer Zellen (punktierte 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) benützt. 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 Penisapparatfeldes 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.)

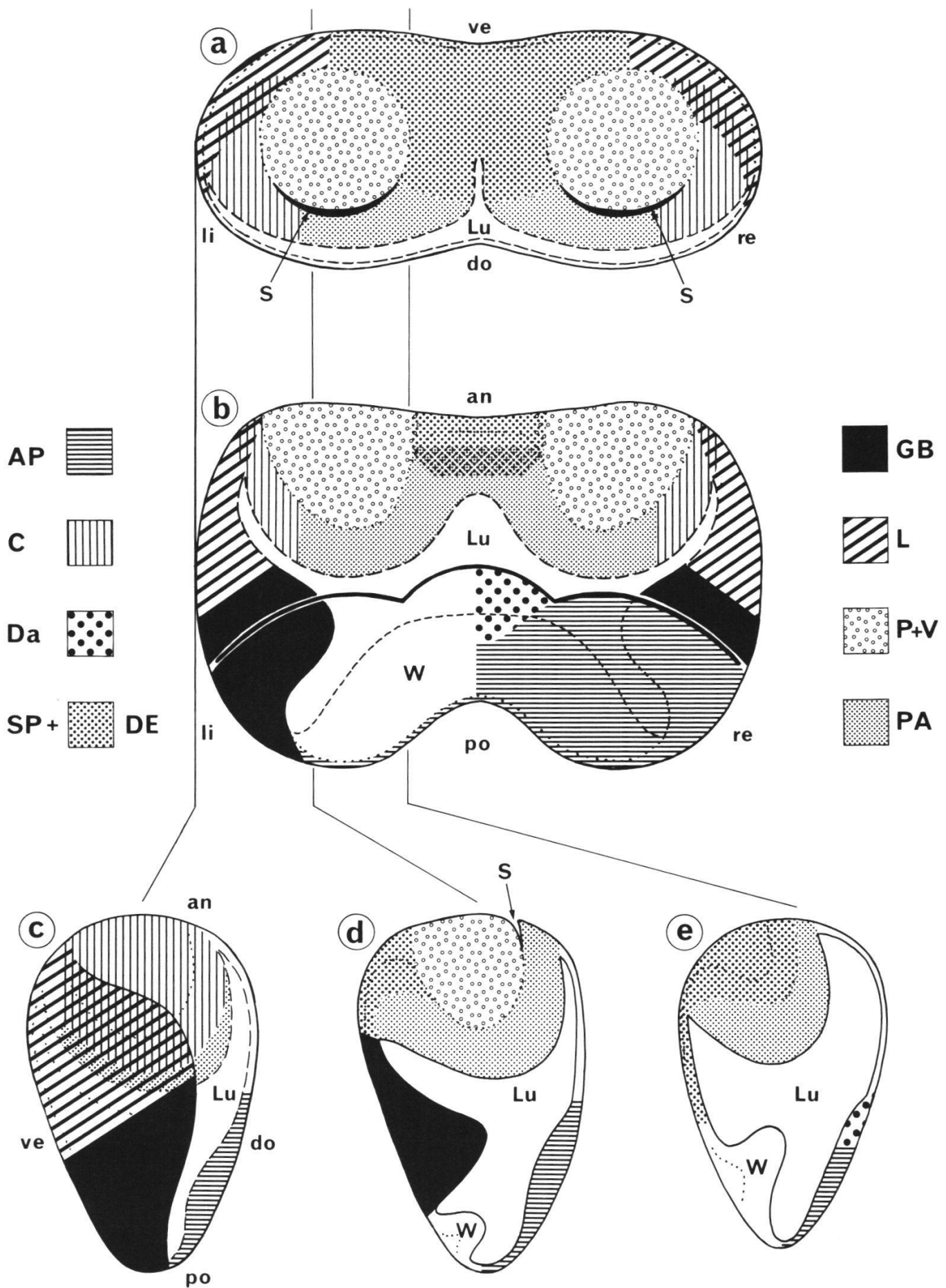


Abb. 16: Dreidimensionaler Anlageplan der Genitalscheibe in der verpuppungsreifen männlichen Larve (nach Ehrensperger, 1972; verändert):

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

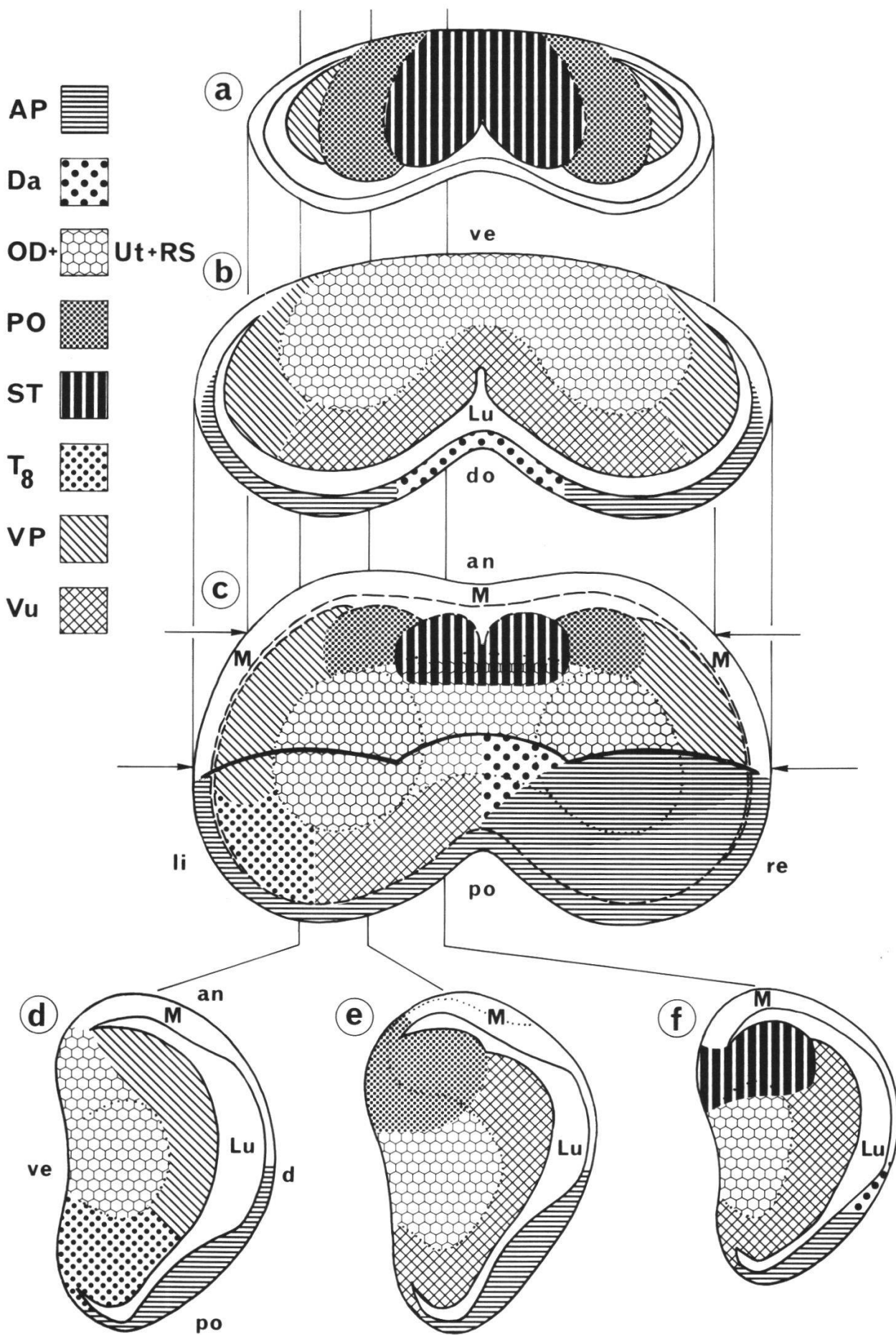


Abb. 17: Dreidimensionaler Anlageplan der Genitalscheibe in der verpuppungsreifen weiblichen Larve:

- 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 5μ -Schnittserien, die 54-, 60- und 66stündigen an zwei bis fünf 2.5μ -Schnittserien und die 72-, 96- und 120stündigen Genitalscheiben je an einer 5μ - und 2.5μ -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

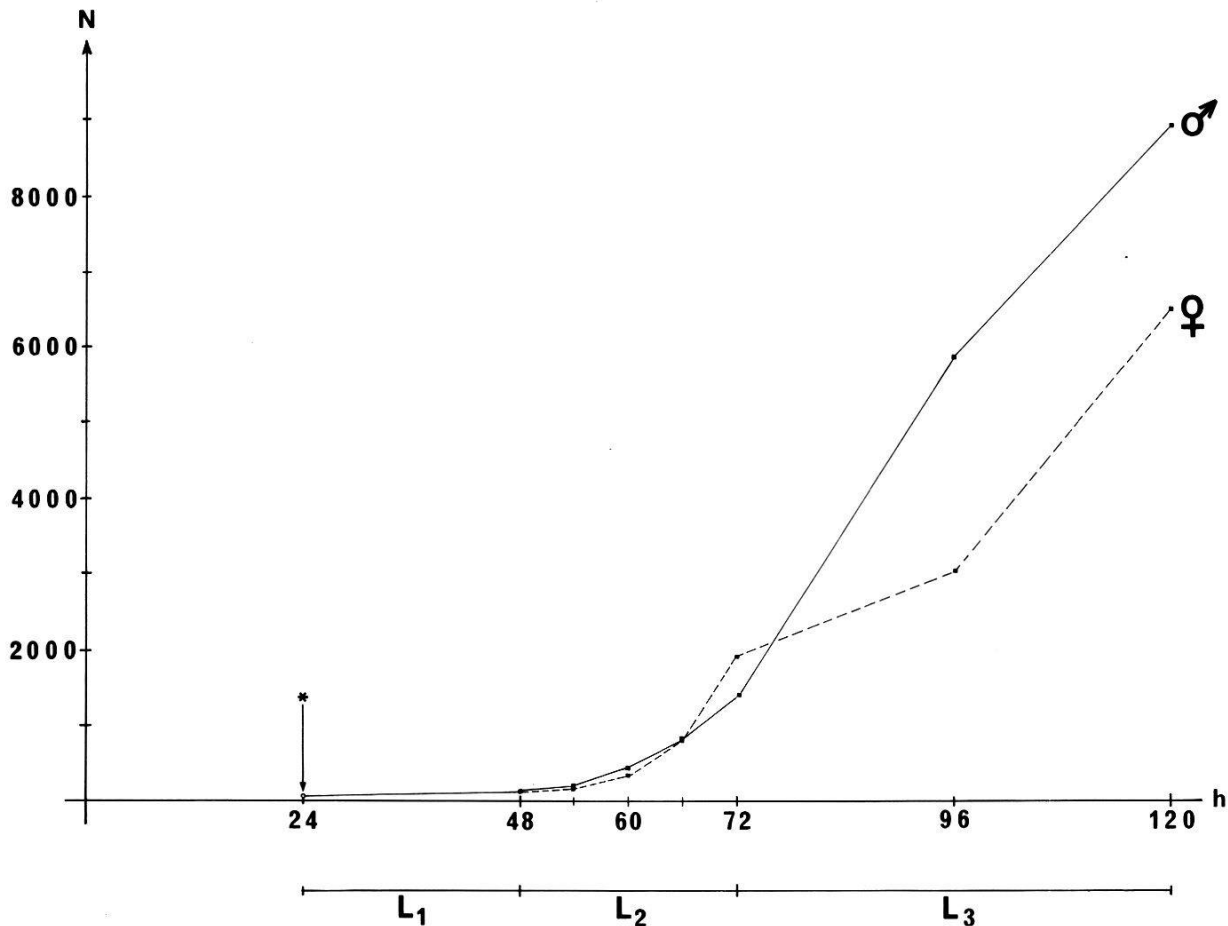
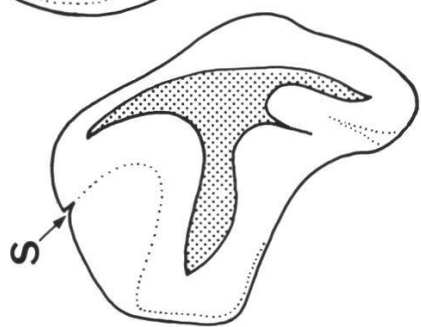


Abb. 18: Die Wachstumskurven der männlichen (♂) und weiblichen (♀) Genitalscheibe:
 Ordinate: Anzahl Zellen (N), genaue Werte siehe Tab. 6
 Abszisse: Alter in Stunden (h) nach Eiablage
 L₁₋₃ = 1. bis 3. Larvenstadium
 *Wert (= 64 Zellen) nach Madhavan und Schneiderman, 1977

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).

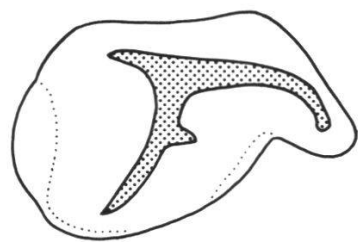
a

Paramedianschnitte

50 μ 

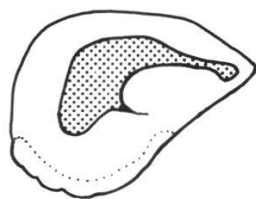
96 h

5876



72 h

1390



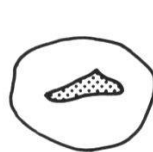
66 h

822



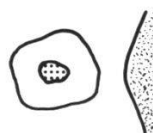
60 h

436



54 h

180



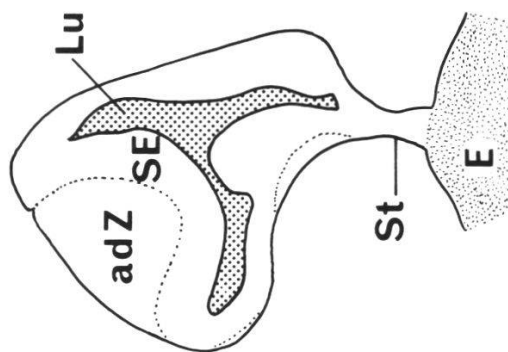
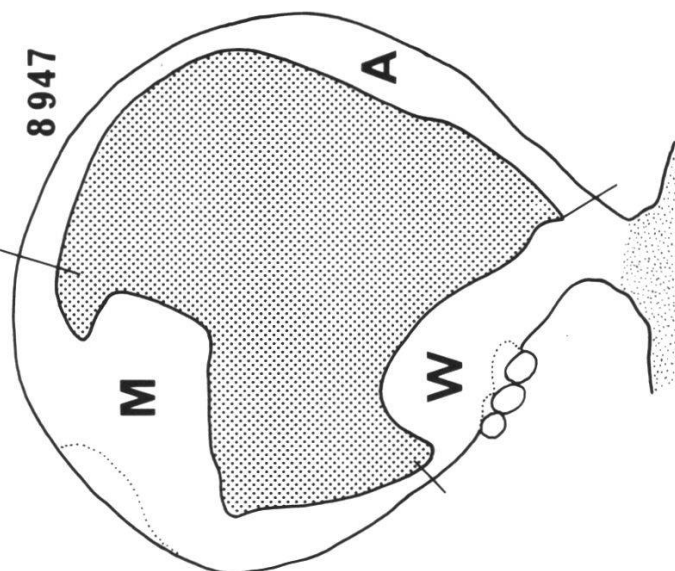
48 h

110

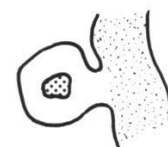
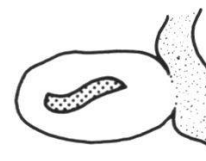
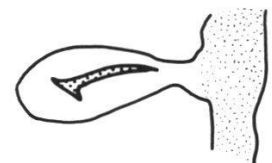


120 h

8947



Medianschnitte



Lu

adZ

SE

St

E

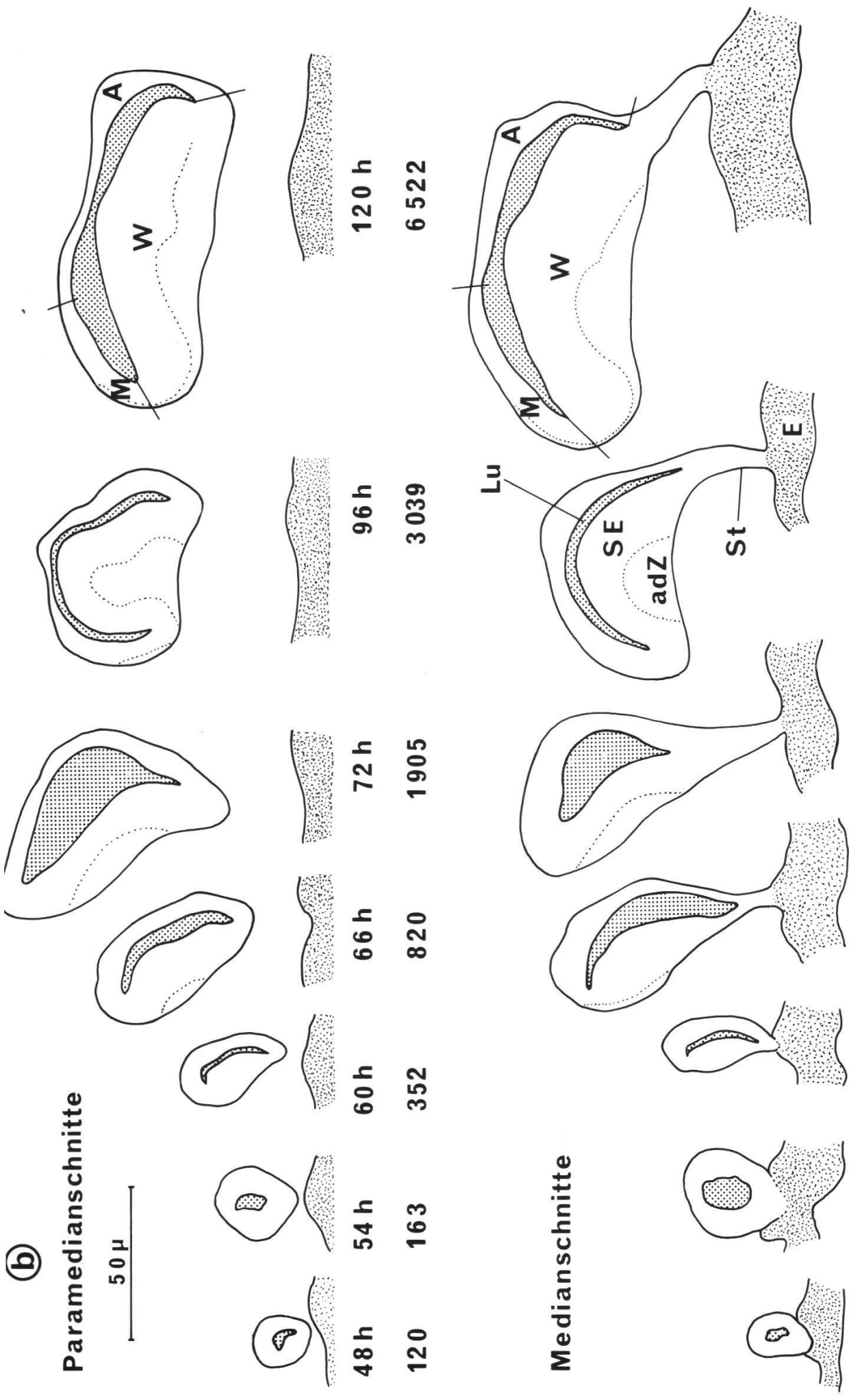


Abb. 19: Die Entwicklung der Genitalscheibe in der Larve: Median- und Paramedianschnitte durch männliche (a) und weibliche (b) Larven: Die Camera-lucida-Zeichnungen demonstrieren, wie die Genitalscheibe in der zweiten Hälfte des 2. Larvenstadiums allmählich ihre typische Form erhält und wie sie im 3. Larvenstadium vor allem wächst. Die punktierte Linie gibt die Grenze zwischen Scheibenepithel und adephelialen 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

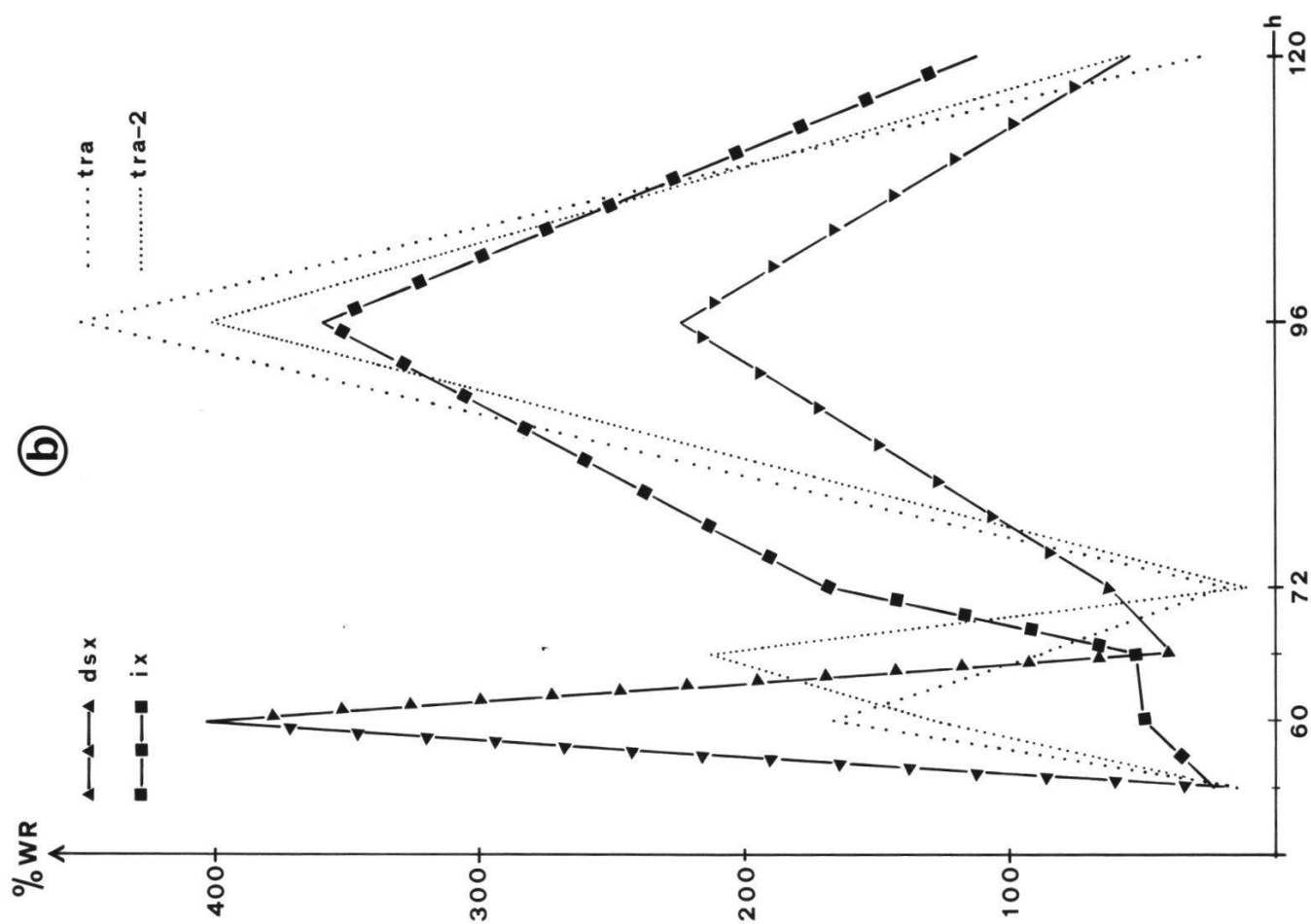
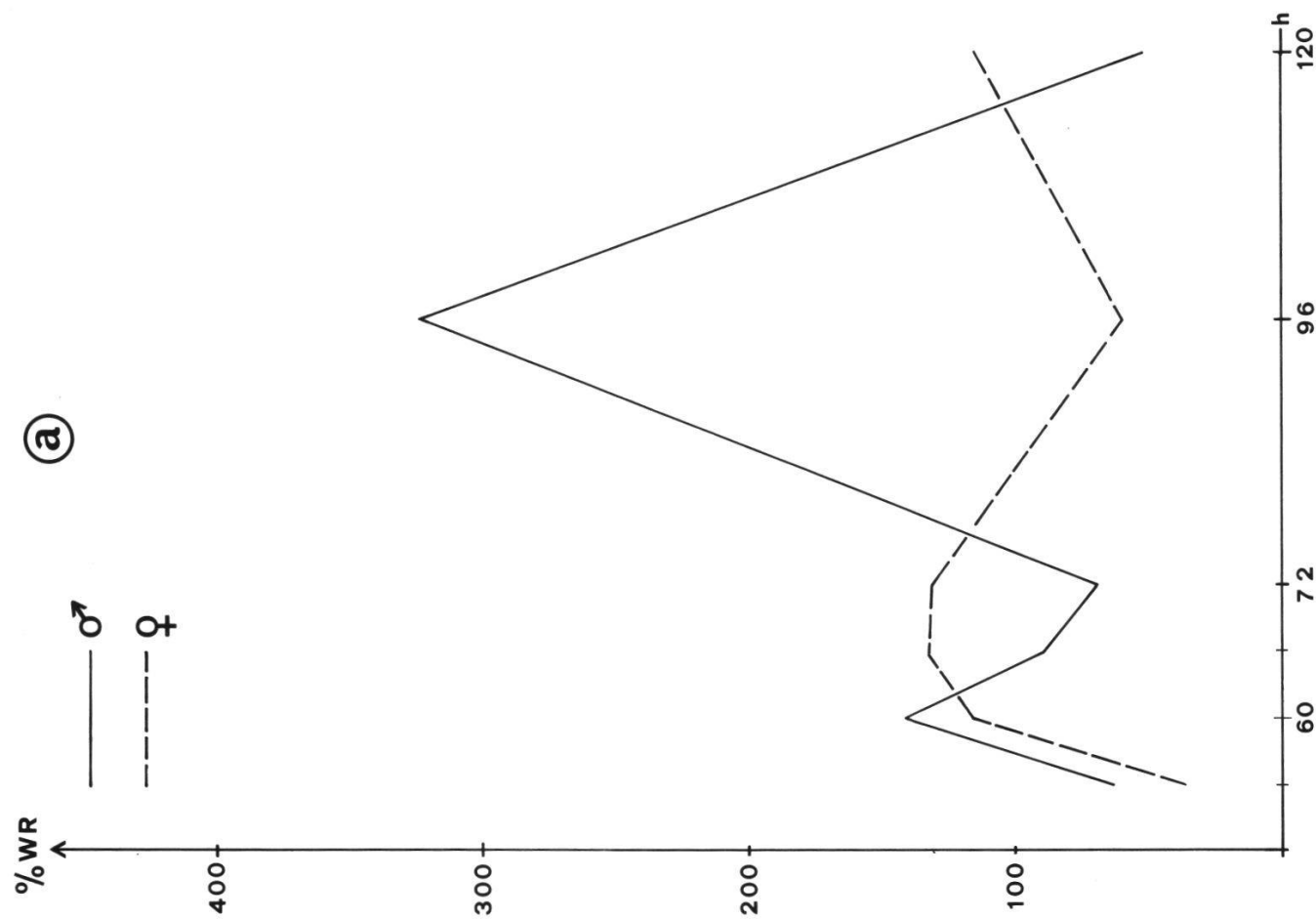


Abb. 20: Wachstumsraten verschiedener Genitalscheiben während des 2. und 3. Larvenstadiums: Abszisse: Alter in h nach Eiablage; Ordinate: % Wachstumsrate (WR), vgl. Text S. 191. a) Genitalscheiben des Wildtyps; b) Genitalscheiben der Mutanten *dsx* (*XX* und *XY* zusammengefaßt), *ix*, *tra*, *tra-2*

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 *adeptithelialen 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 adeptithelialen 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 adeptithelialen 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

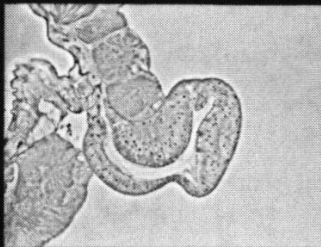
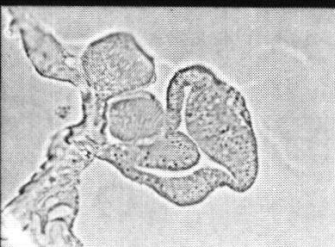
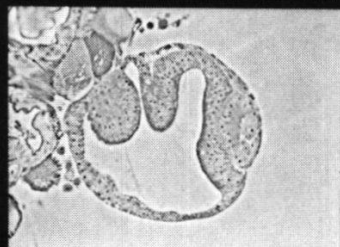
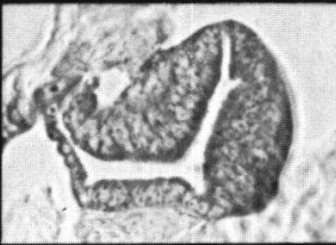
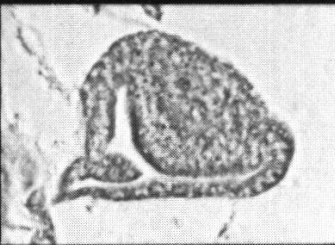
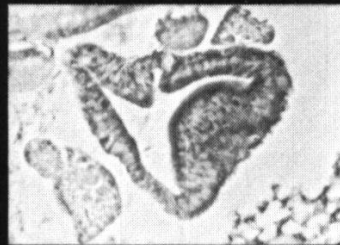
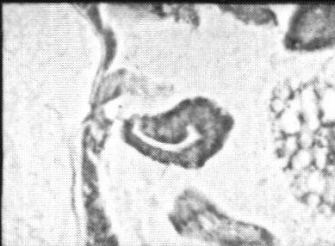
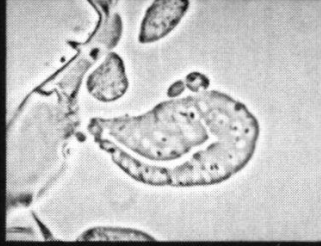
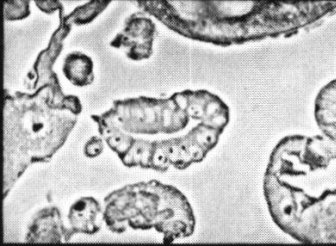
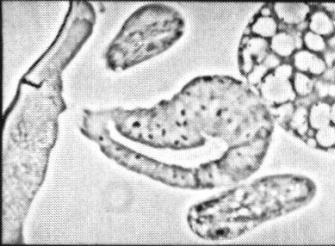
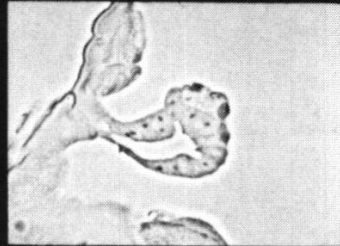
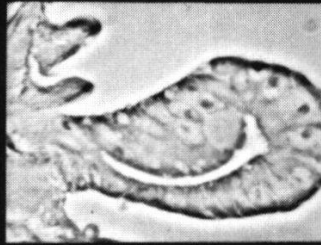
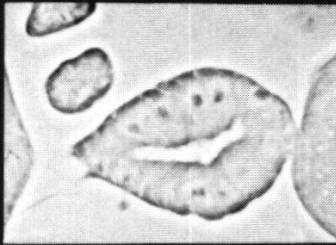
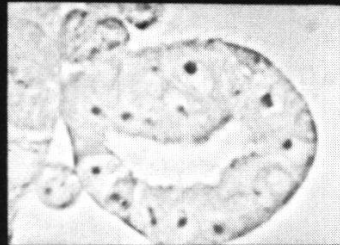
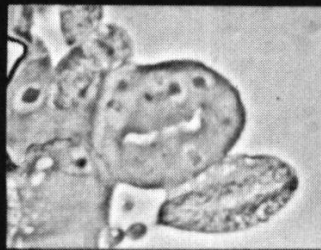
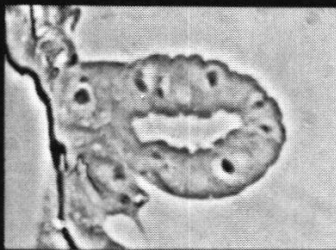
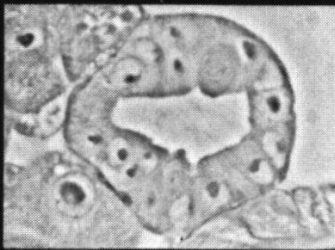
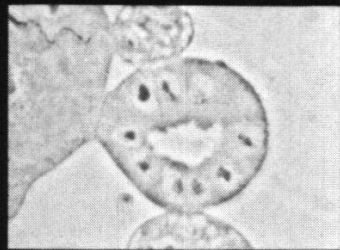


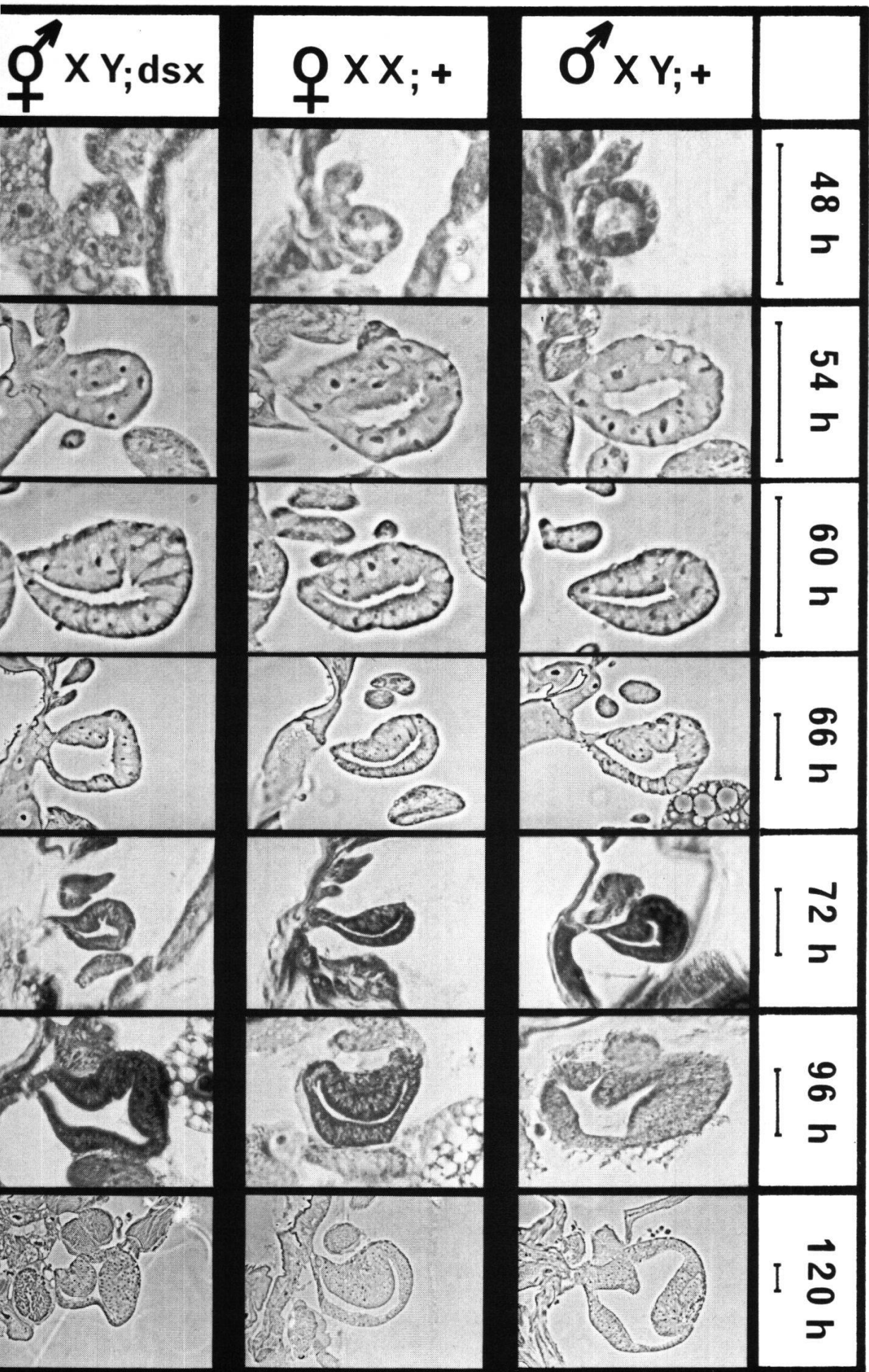


Abb. 21: Vergleich der larvalen Genitalscheibenentwicklung verschiedener Genotypen:
 Die 48, 72 und 96 h alten Stadien stammen von Paraplast- (5 μ), die übrigen von Epon- (2.5 μ)-Sagittalschnittserien
 Vergleichsstrecke = 30 μ , für den absoluten Größenvergleich vgl. Abb. 19
 p♂ = Pseudomännchen



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 μ 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

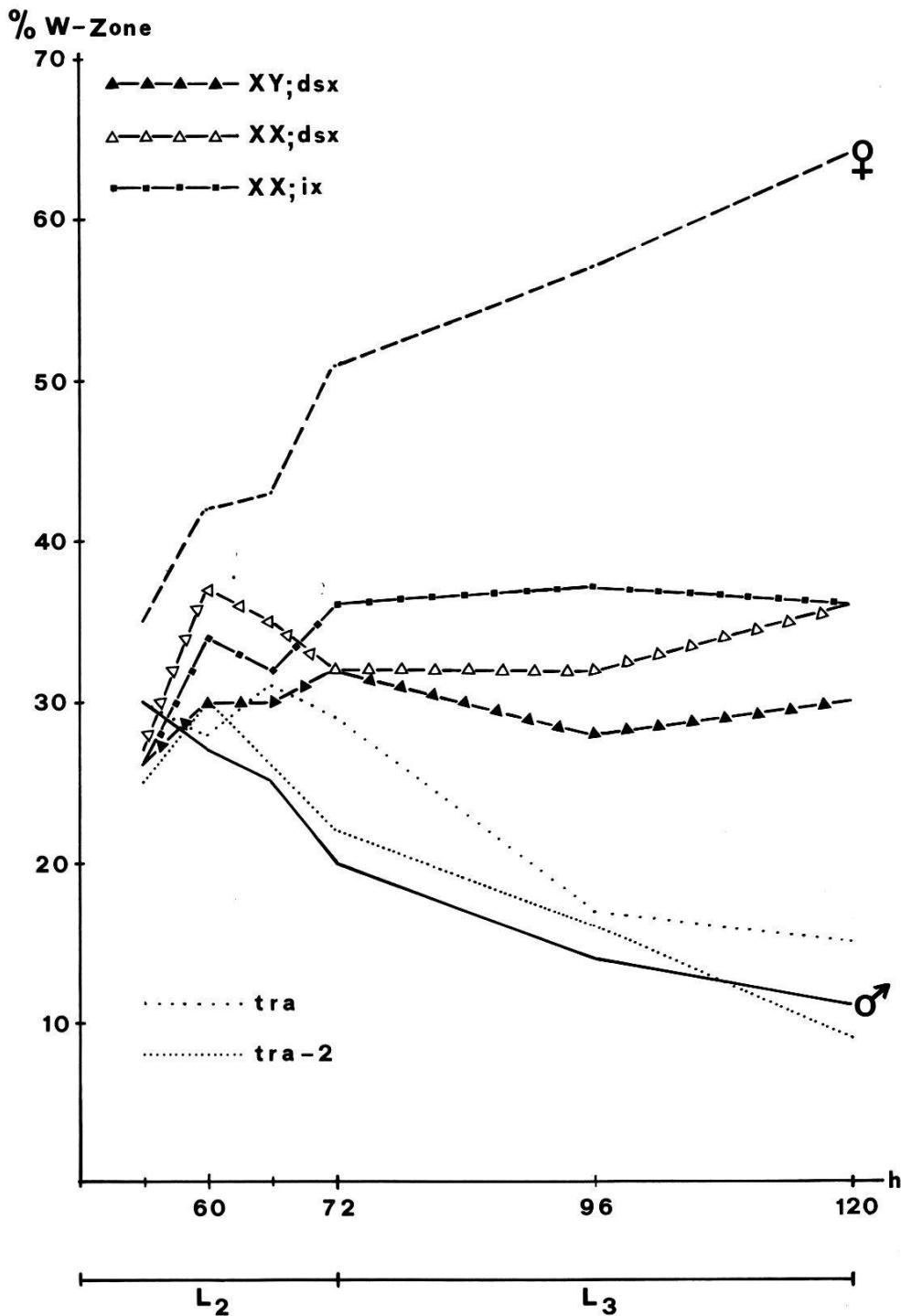


Abb.22: Das relative Wachstum der W-Zone in verschiedenen Genitalscheiben: Abszisse: Alter in h nach Eiablage, L₂ und L₃ = 2. und 3. Larvenstadium. Ordinate: W-Zonen-Anteil in % der Zellzahl der ganzen Genitalscheibe (= 100 %). Genaue Werte vgl. Tab.6

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 verschieden 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 5μ -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 adepthelialer Zellen mit den

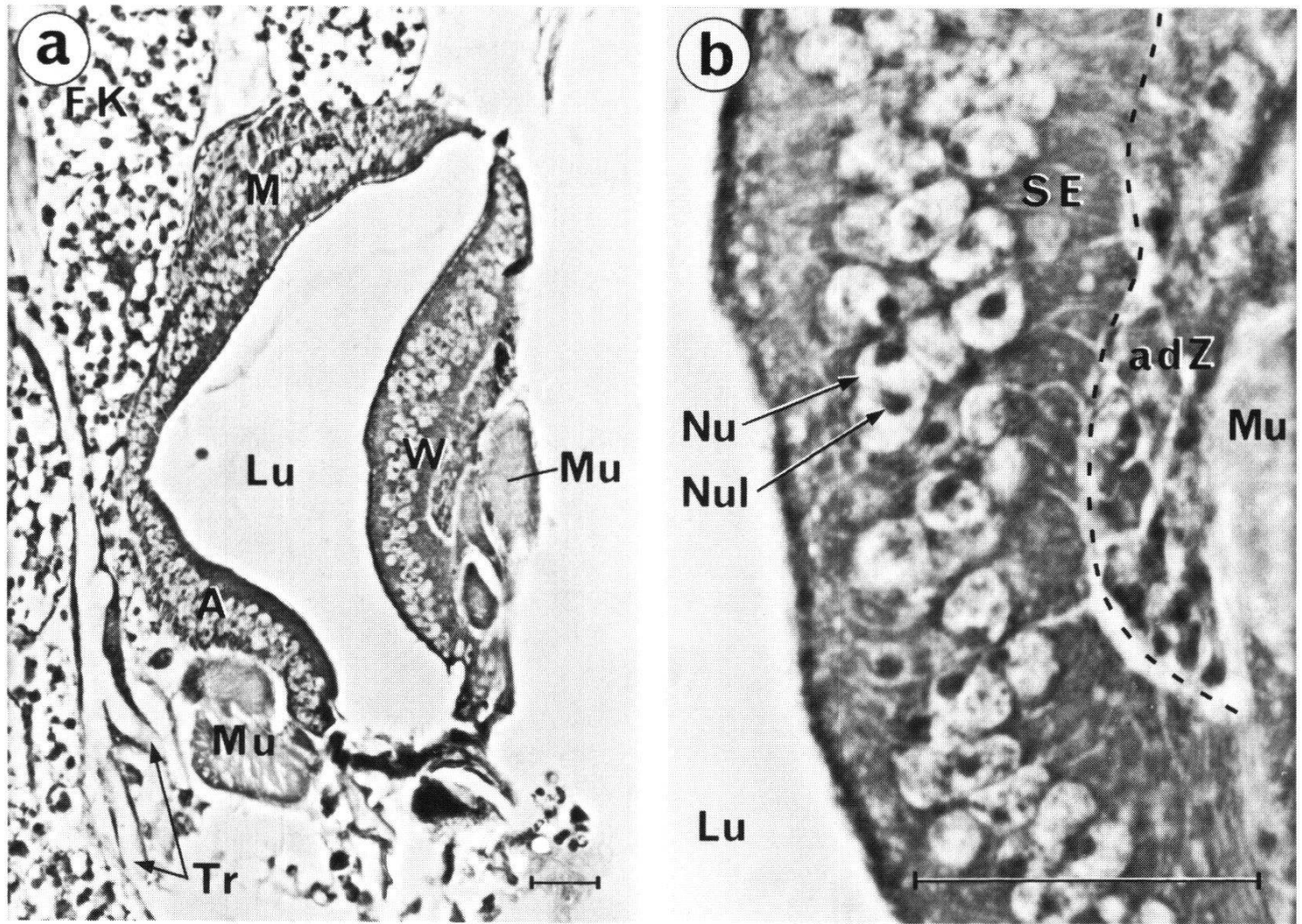


Abb. 23: Intersex-Genitalscheibe einer weißen Vorpuppe:

- a) 5 μ dicker Paramedianschnitt
- b) Detail von a): W-Zone vergrößert

Die gestrichelte Linie deutet die Grenze zwischen SE und adZ an;
Vergleichsstrecke = 20 μ , 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 adepthelialen 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 (Ehrensperger, 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 adephthelialer Zellen überdeckt, die offenbar leicht aus den Cranialbulbi, sich vermutlich noch vermehrend, herausfallen. Epper (1980) konnte bei der *dsx^D*-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 (Ehrensperger, 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 Fettkörper 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 Hämalun-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