

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

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

Kapitel: Diskussion

Autor: Ehrensperger, Peter Christoph

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-172723>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 09.11.2024

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

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 Receptaculum 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 präzise 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 (Ehrensperger, 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 nektrotischen 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 Gynanderfliegen 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 T₈ 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 *dsx^D*-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 (Wieschus 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; Wieschus 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^D*- 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 Gansscheibe. 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.

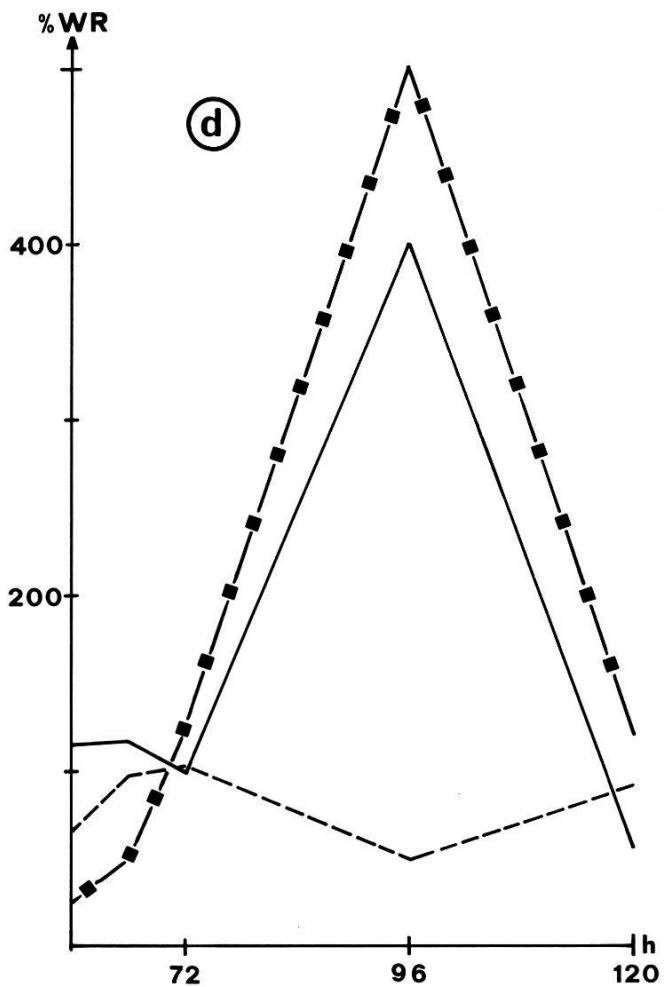
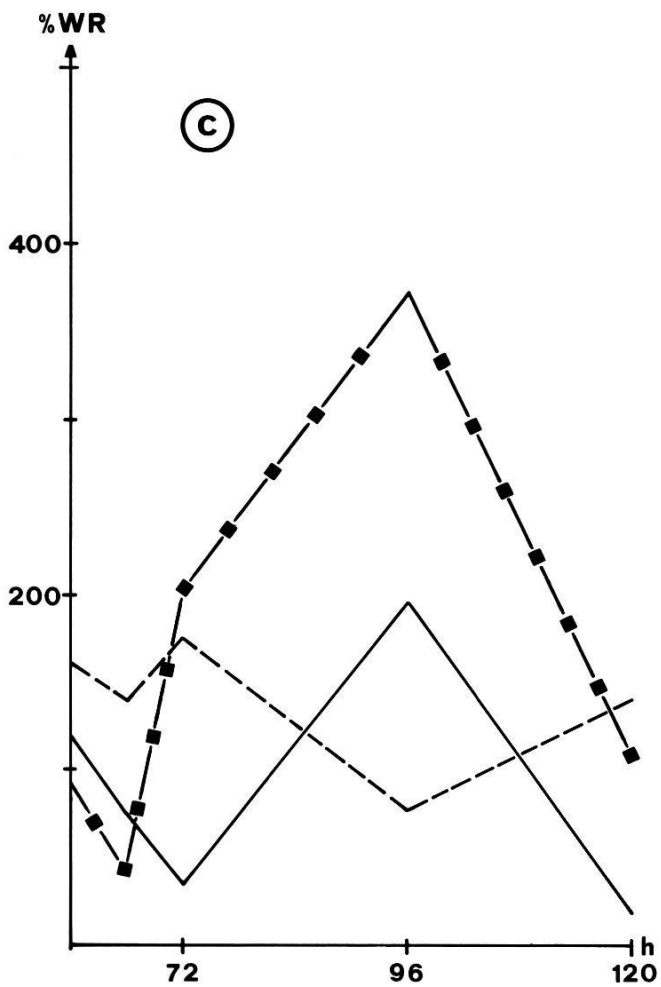
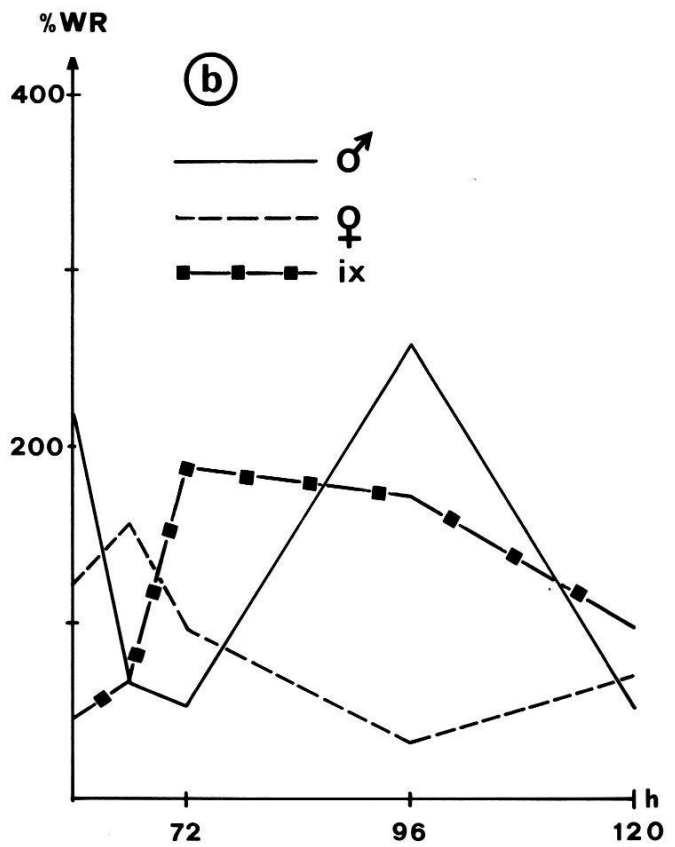
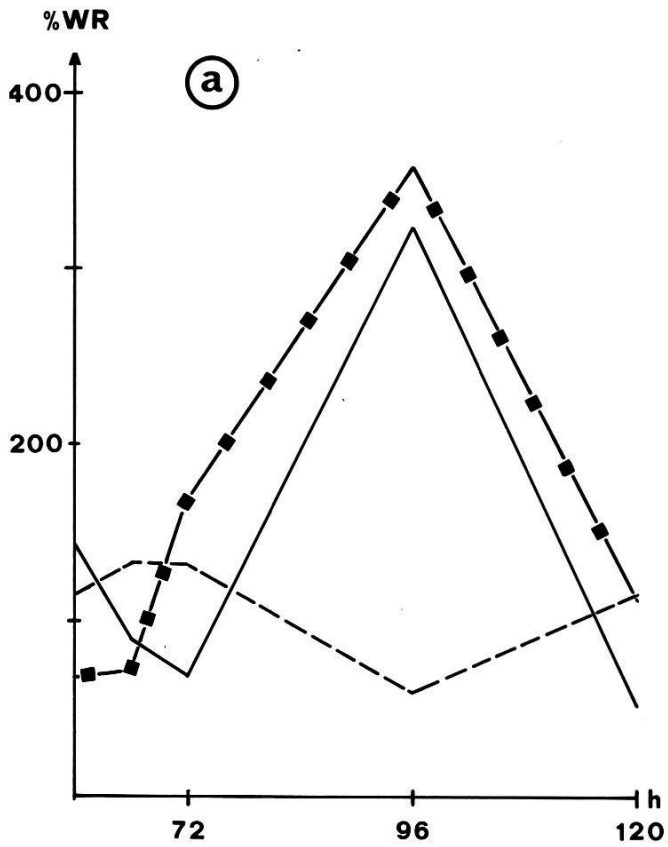
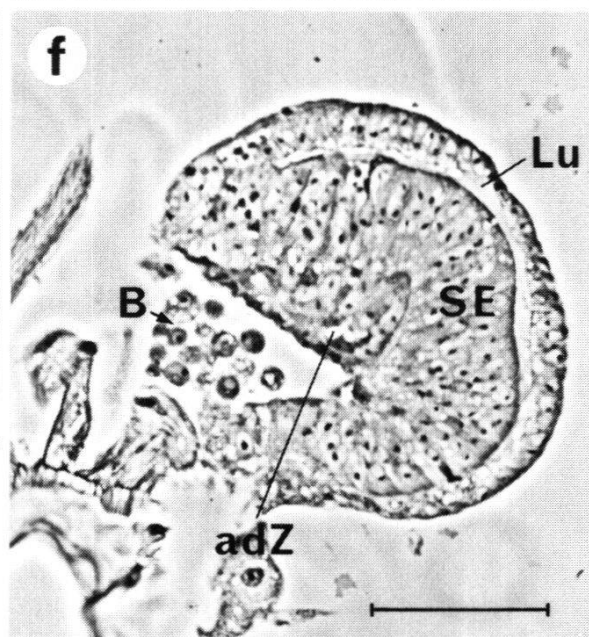
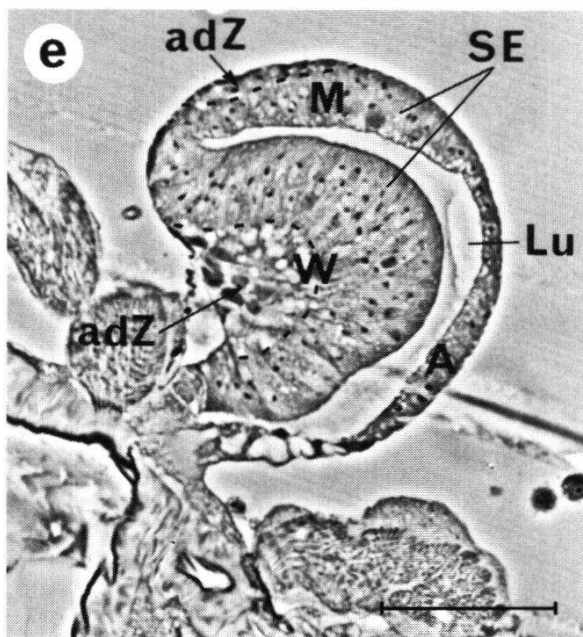
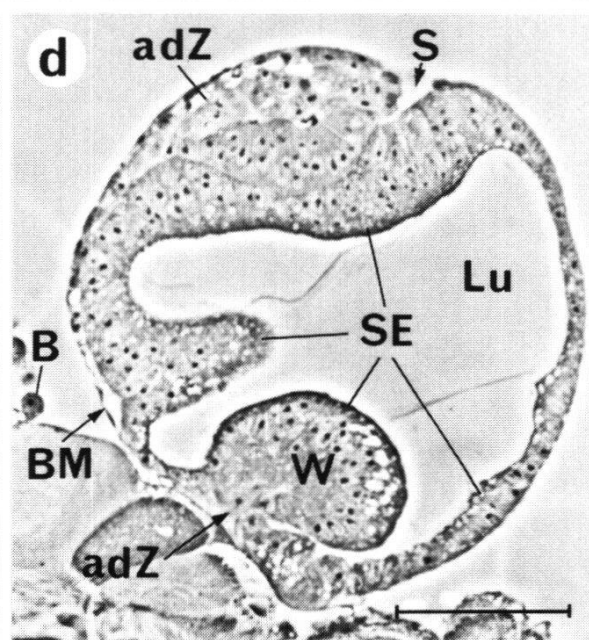
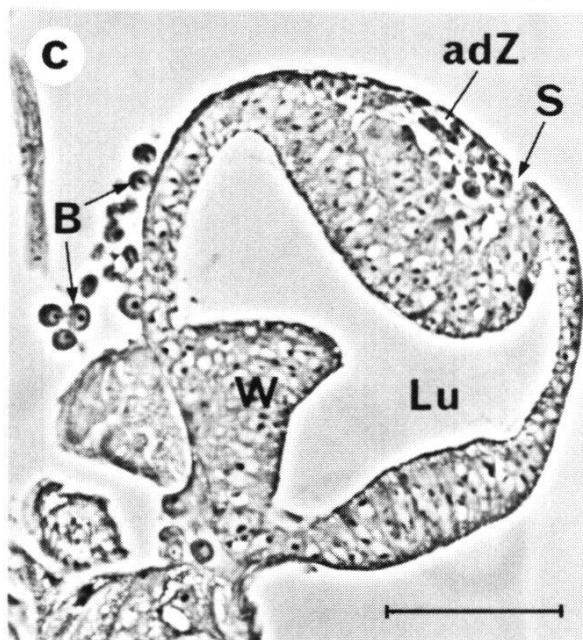
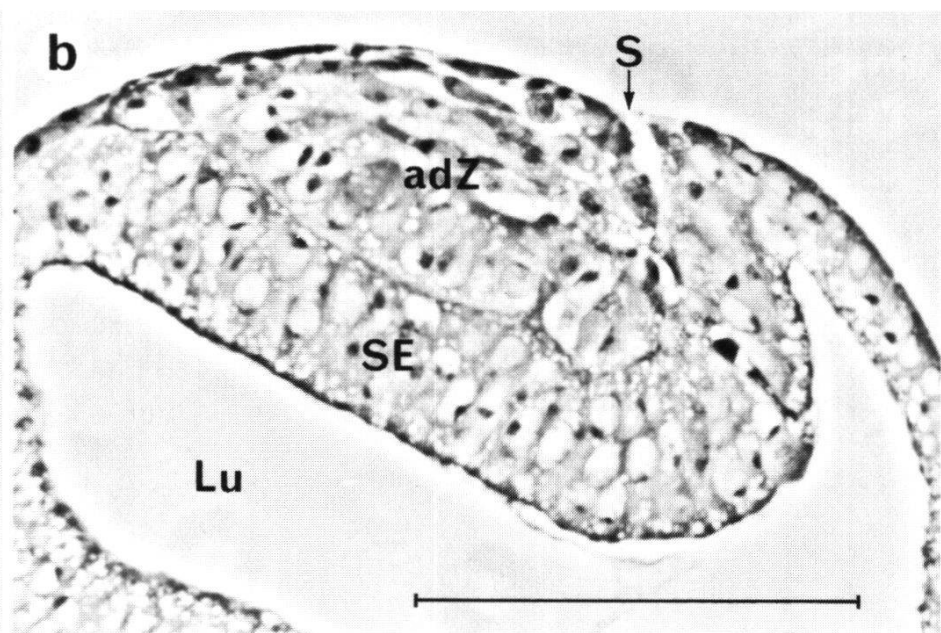
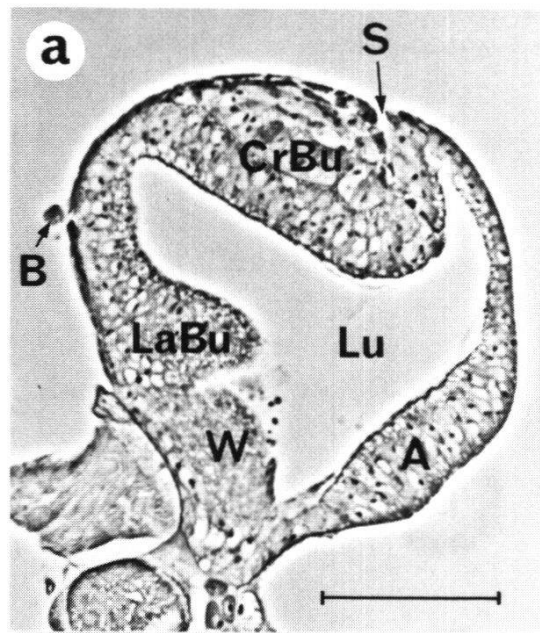


Abb. 24: Die Wastumsdynamik der drei Hauptprimordien in der männlichen (♂), weiblichen (♀) und *intersex* (*ix*)-Genitalscheibe: Abszisse: Alter in h nach Eiablage, Ordinate: % Wachstumsrate (WR), vgl. Text S. 191 ff. a) Ganze Genitalscheiben. b) Analprimordien. c) Weibliche Genitalprimordien. d) Männliche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

Betrachtet man das Wachstum der Hauptprimordien in den mutanten Scheiben einzeln, so kann man, wie schon für die ganze Scheibe (Abb. 20 b), 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 adeptithelialen Zellen

Schon die vielen verschiedenen Bezeichnungen, *Myoblasten* (Pérez, 1910; Laugé, 1975; 1982; Lawrence und Brower, 1982), *Mesenchymzellen* (Auerbach, 1936), *Mesodermzellen* (Newby, 1942; El-Shatoury, 1955 a, c) *Oikocyten* (El-Shatoury und Waddington, 1957 a), *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 «*adeptitheliale Zellen*» vor allem auf ihre Lage in den Imaginalscheiben aufmerksam gemacht. Ihre detaillierte elektronenmikroskopische Analyse der Beinscheibe zeigt, daß die adeptithelialen 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 Scheibenepithelzellen 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 adeptitheliale 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 adeptitheliale 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 adeptithelialen 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 (Ehrensperger, 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 adeptithelialer 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 adeptithelialen Zellen stehen sich zwei Ansichten gegenüber: (1) Die adeptithelialen 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 Lymphdrüsen (El-Shatoury, 1955 a, c) ab. (2) Die adeptithelialen Zellen sind Abkömmlinge des Scheibenepithels, d. h. das imaginale «Mesoderm» trennt sich in Form von « adeptithelialen 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 adeptitheliale 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 adeptithelialen Zellen («Myoblasten»)

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

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

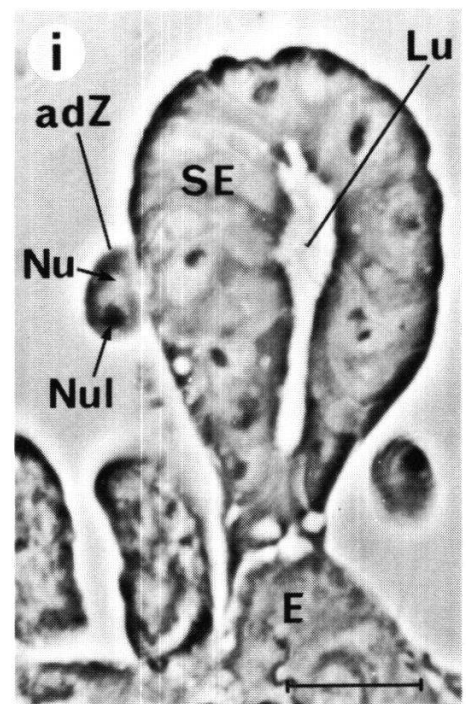
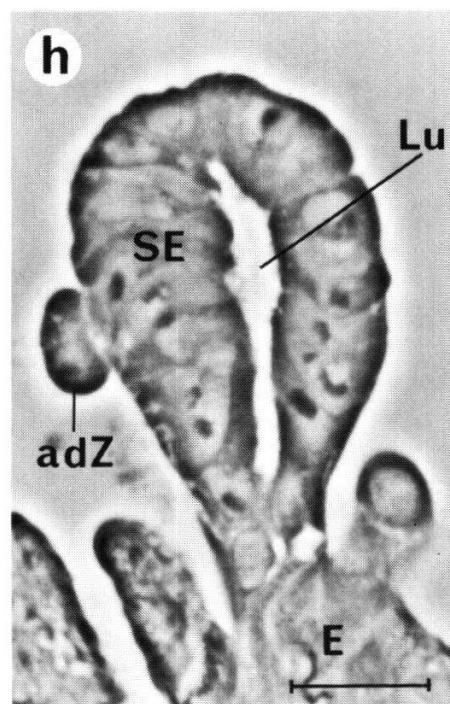
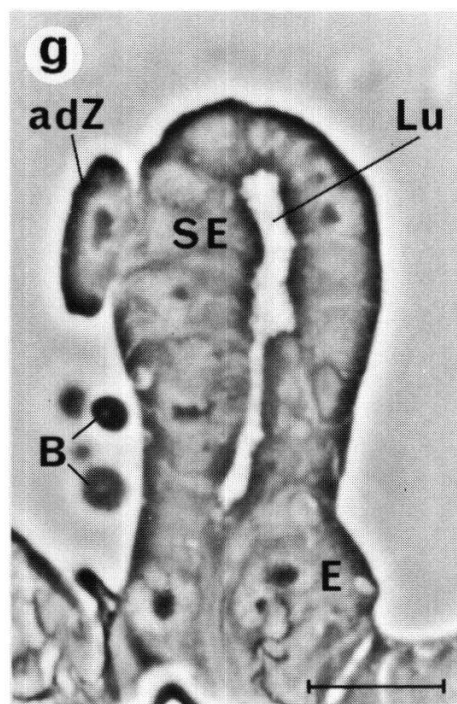
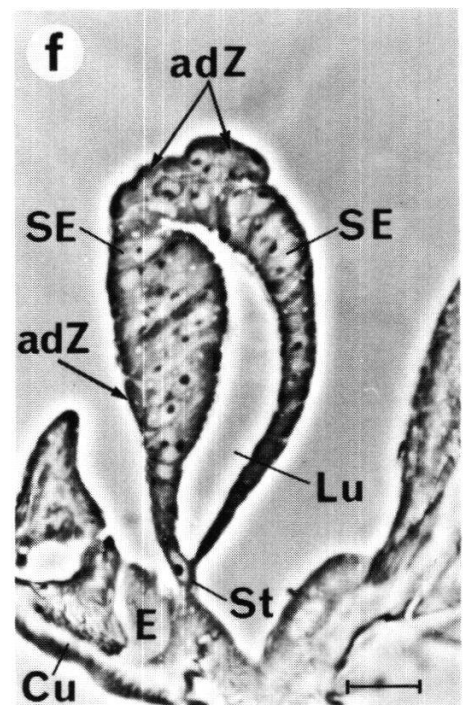
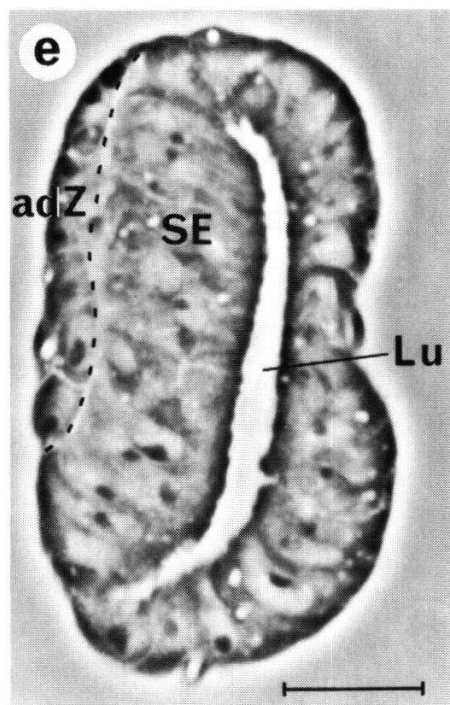
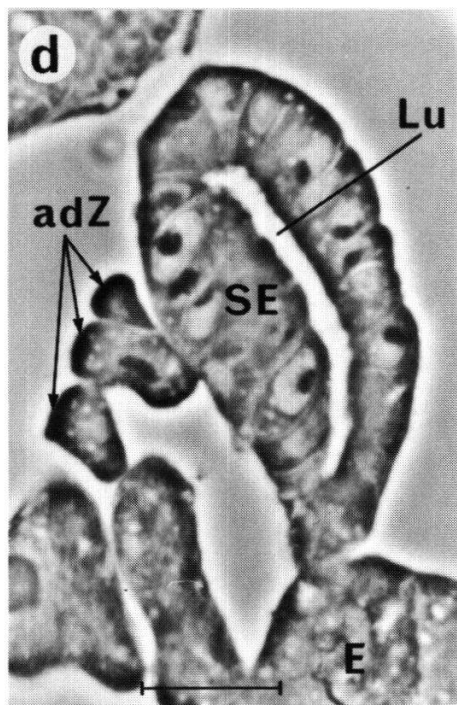
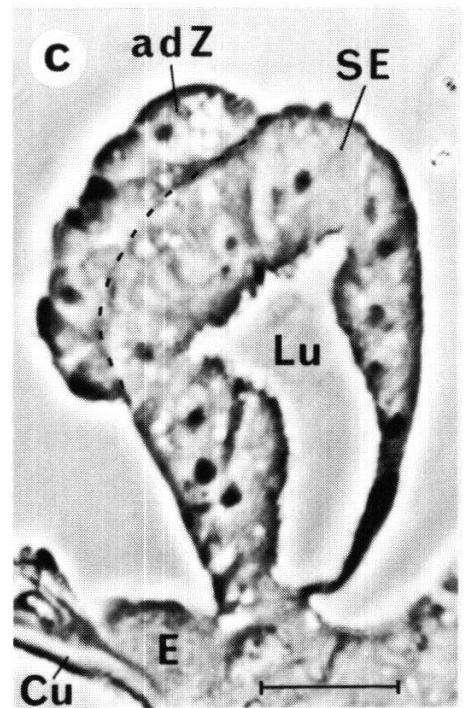
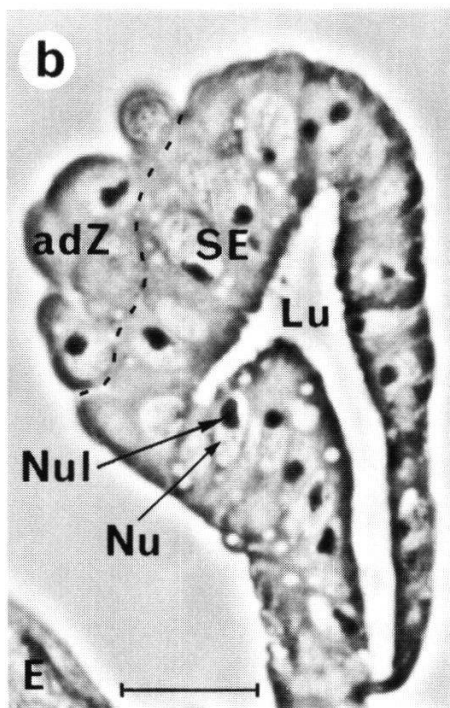
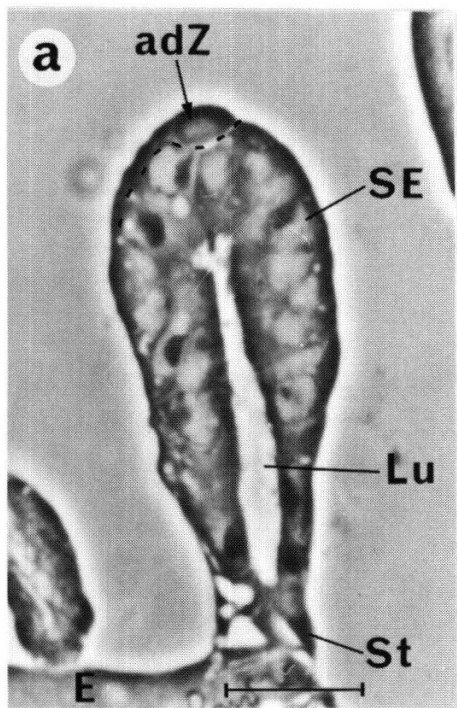
Die gestrichelte Linie deutet die Grenze zwischen adZ und SE an, Vergleichsstrecke = 50 μ , Erklärung im Text

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 adeptitheliale 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: Adeptitheliale 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 μ , 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, «phagozytieren» (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 adepthelialen Zellen? Weiter bleibt die Frage offen, woher denn diese einwandernden Zellen kommen. Sind sie vielleicht Derivate 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 adepthelialen 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: Adeptheliale 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 adepthelialen 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; Ehrensperger, 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 (Ehrensperger, 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 ein 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 chitiniertes, 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 adepthelialen 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 Ekto- 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

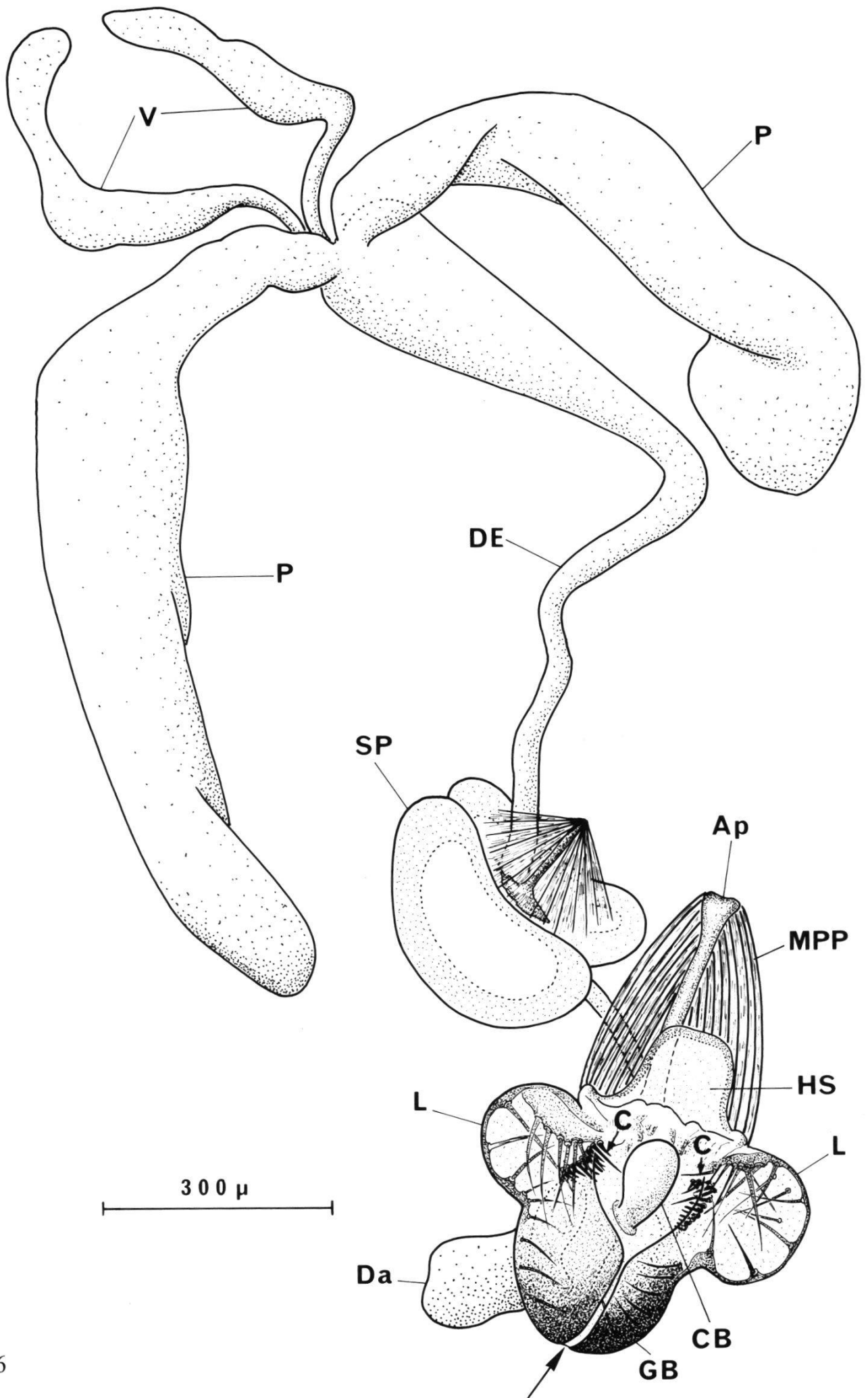
beide Paragonien erstreckt hatte, zeigte mit den übrigen Weichteilen oder den äußeren Genitalien keinerlei Überlappung. Wenn in einer klonalen Analyse ein Klon gleichzeitig Paragonien und die Abdominal- oder Beinmuskulatur erfassen würde, wäre die ausschließlich mesodermale Herkunft der Paragonien zwingender 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 (Ehrensperger, 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 verlorengelangen 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 (Gleichauf, 1936; Ferris, 1950; Bryant und Hsei, 1977) und die Intersegmentalhaut (Ehrensperger, 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 Ehrensperger, 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



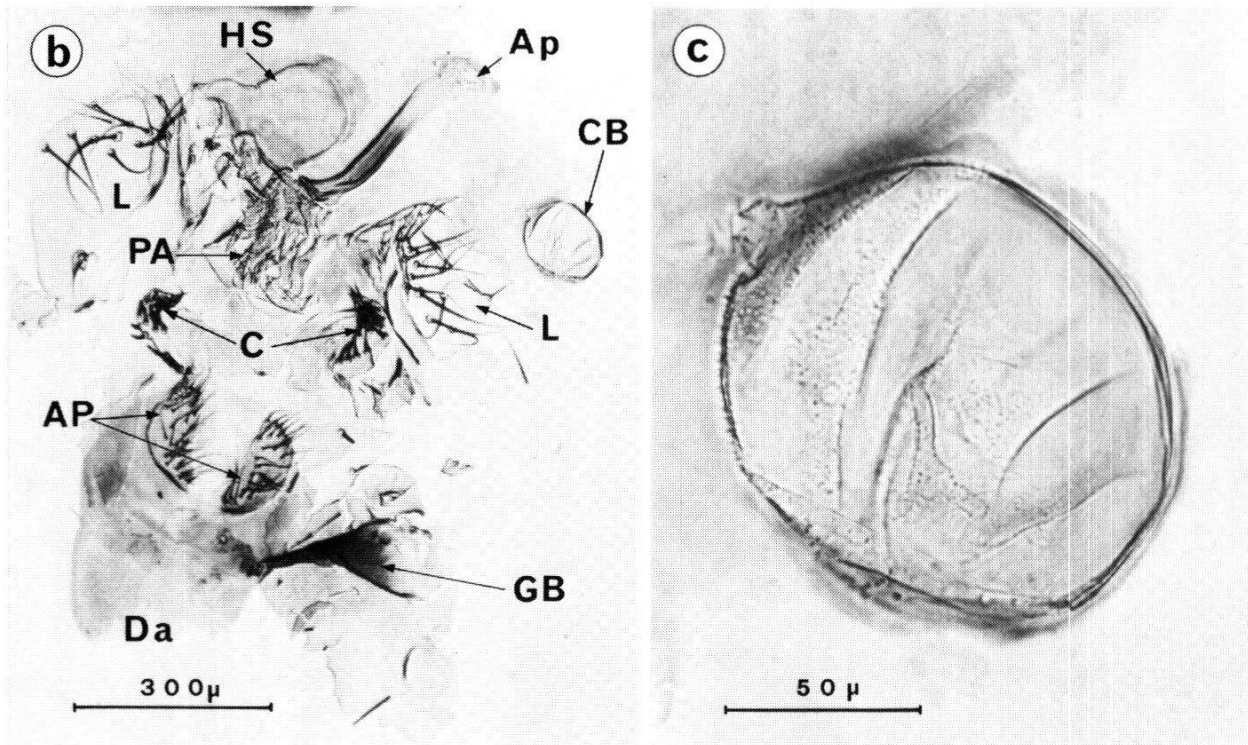


Abb. 27: Metamorphosiertes Ganzscheibentransplantat einer männlichen Genitalscheibe:

- 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 «T₈-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 Experimentes 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), Graber (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 (Ehrensperger, 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. adepitheliale 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.

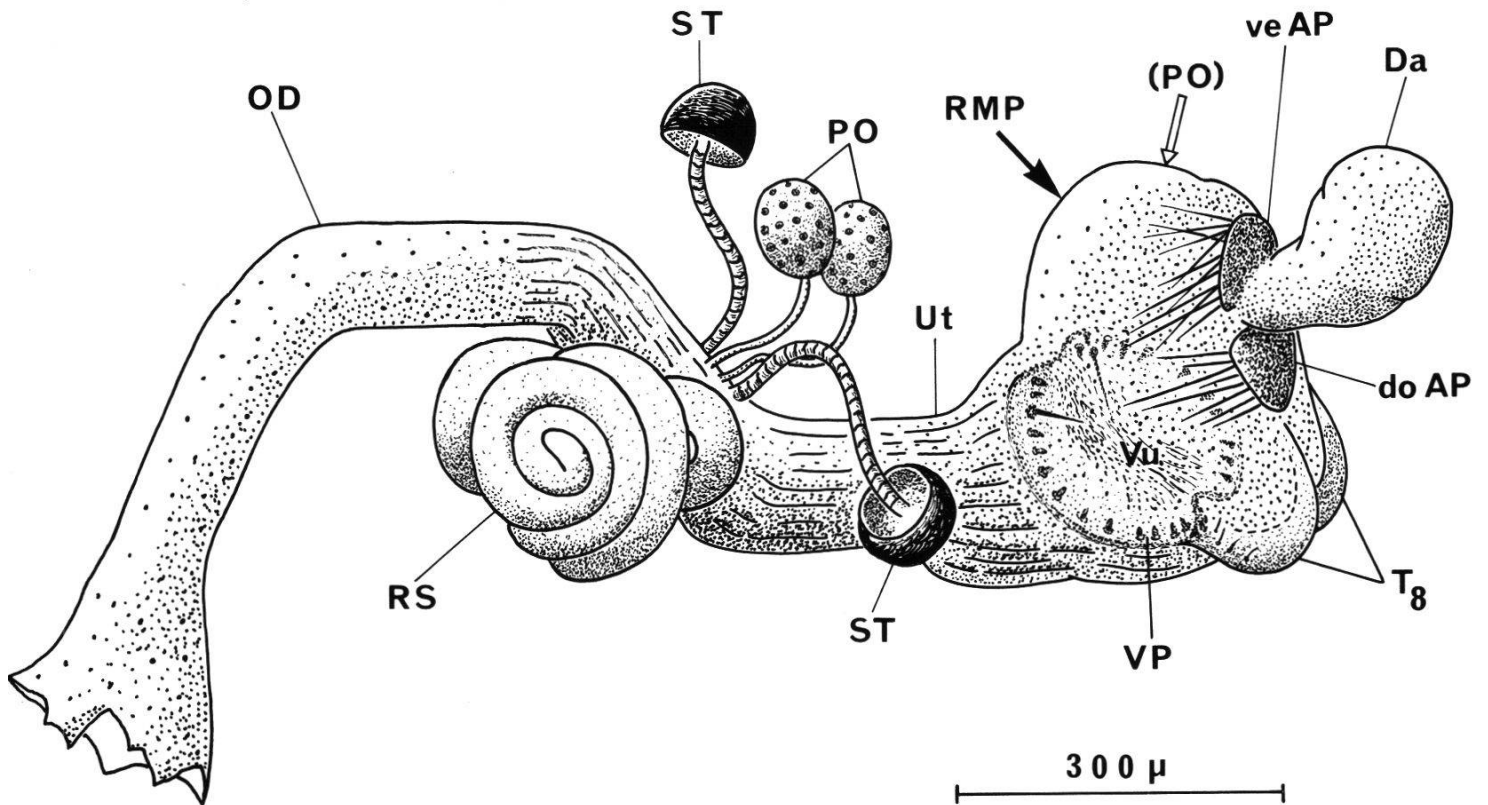


Abb. 28: Metamorphosiertes Ganzscheibentransplantat einer weiblichen Genitalscheibe (linke Lateralansicht), halbschematisch:

Die Pfeile geben die Stellen an, wo nach Epper (1980) die Parovarienanlage (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 Parovarienanlagen. Bei *Musca* wurden sie in der Medianscheibe, neben dem Analprimordium, lokalisiert (Dübendorfer, 1971). Auch bei *Calliphora* sind sie in der Medianscheibe, die nach Emmert (1972b) auch noch die Analien und ein Stück Genitalien, die Vagina, produziert. In welchem der drei Hauptprimordien von *Drosophila* liegen nun aber die Parovarienanlagen 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 Parovarienkclone 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 – Dorsalanalplattenanlage 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 T₈-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 Ganzscheibentransplantaten (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.