

Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich
(Direktor: Prof. Dr. E. HADORN)

FRAGMENTIERUNGS- UND BESTRAHLUNGSVERSUCHE
ZUR BESTIMMUNG VON DETERMINATIONSZUSTAND UND
ANLAGEPLAN DER GENITALSCHEIBEN VON
*DROSOPHILA MELANOGASTER**

Von

HEINRICH URSPRUNG

Mit 17 Textabbildungen (21 Einzelbilder)

(Eingegangen am 21. Juli 1959)

Inhalt	Seite
I. Einleitung und Problemstellung	504
II. Material und Methoden	506
1. Zucht.	506
2. Fragmentation der Genitalscheiben	506
3. Lokalbestrahlung der Genitalscheiben	506
III. Fragmentation männlicher Genitalscheiben	507
1. Kontrollversuche.	508
2. Entwicklungspotenzen männlicher Genitalscheibenhälften in zwei extremen Versuchsanordnungen	509
3. Entwicklungspotenzen männlicher Genitalscheibenhälften um die Zeit der 2. Larvenhäutung im gleichalten Wirt	517
4. Erstarren des Regulationsvermögens im Laufe der Larvenentwick- lung?	529
IV. Fragmentation weiblicher Genitalscheiben.	531
1. Kontrollversuche.	531
2. Entwicklungspotenzen weiblicher Genitalscheibenhälften	532
V. Lokalbestrahlungen an Genitalscheiben aus verpuppungsreifen Larven	539
1. Männliche Genitalscheibe	539
2. Regenerative Leistung von weiblichen Genitalscheiben nach Lokal- bestrahlung	546
VI. Diskussion	548
VII. Summary	555
VIII. Literatur	556

I. Einleitung und Problemstellung

In der Entwicklung eines holometabolen Insekts können zwei Determinationsgeschehen unterschieden werden: die Determination des Materials, das die larvale Organisation liefert, und die Determination

* Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. HADORN, bin ich für Anregung und Leitung dieser Arbeit sowie für die Einführung in die Transplantationstechnik sehr zu Dank verpflichtet. Den Herren Prof. Dr. A. v. MURALT und Ing. E. DE GRUYTER (Bern) danke ich für mannigfache Hilfe in Fragen der Bestrahlungsmethode, Herrn PD Dr. H. BURLA (Zürich) für statistische Ratschläge, Herrn Dr. H. KROEGER (Oak Ridge) für kritische Diskussion.

des Imaginalmaterials. Die frühen experimentellen Arbeiten an Dipteren befaßten sich mit der ersten Frage. REITH (1925) und PAULI (1927) fanden bei *Musca* und *Calliphora*, daß das präsumptiv larvale Material bereits im Keimhautblastem stabil determiniert ist. Die zweite Frage wurde unter anderem von GEIGY (1931) und von HOWLAND and CHILD (1935) angegangen. Dabei zeigte sich, daß in einem frühen Keimstadium von *Drosophila* ein Anlagemuster präsumptiv imaginalen Materials besteht, dessen Topographie weitgehend mit der Adultmorphologie übereinstimmt. Die einzelnen Bereiche schienen indessen erst im Verlauf der Embryogenese — also später als die larvalen Bezirke — determiniert zu werden. Es wurde angenommen, daß die Determination beim Schlüpfen der Larve aus dem Ei vollzogen sei. Auch für spätere Stadien wurde dementsprechend Mosaikentwicklung erwartet. Diese Auffassung konnte BODENSTEIN (1941) zunächst erhärten: Halbe Bein-Imaginalseiben des 3. Larvenstadiums entwickelten nur ein halbes Bein.

Demgegenüber erreichte WADDINGTON (1942) mit Röntgenbestrahlung von Larven des frühen 3. Stadiums einzelne Doppelbildungen an Imaginalseiben-Derivaten. WADDINGTON (1947, 1953) und PANTELLOURIS and WADDINGTON (1955) konnten darüber hinaus zeigen, daß Halterenscheiben zusätzliche Strukturen differenzieren können, die normalerweise gar nicht zu ihrem Entwicklungsmuster gehören. Eine solche „Adventivleistung“ wurde neuerdings — ebenfalls an der Halterenscheibe — von LOOSLI (1959) analysiert. M. VOGT (1946) fand, daß Teilstücke einer larvalen Augen-Imaginalseibe insgesamt mehr Facetten bilden als eine unzerteilte Scheibe. Ein ausgesprochen hohes Regulationsvermögen wurde in den Arbeiten von HADORN und GLOOR (1946), HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) und HADORN und CHEN (1956) für Fragmente der Genitalscheibe nachgewiesen. Dabei zeigte sich jedoch, daß die Genitalscheibe als Ganzes kein harmonisch-äquipotentielles System darstellt. Regulationsfähig sind nur die einzelnen Organfelder der Scheibe. Es ist aber anzunehmen (HADORN, BERTANI und GALLERA 1949), daß dieser Feldorganisation ein Zustand vorausgeht, in dem die Genitalscheibe als Ganzes voll regulationsfähig ist. Dieser Zustand ist jedenfalls während der Embryonalentwicklung verwirklicht: Durch Ätherbehandlung von *Drosophila*-Embryonen erzielte GLOOR (1947) vollkommene Verdoppelung aller Teile des Geschlechtsapparates.

Die entwicklungsphysiologische Analyse des Genitalprimordiums ist besonders interessant im Hinblick auf Probleme der Intersexualität und des Gynandromorphismus, die bisher vorwiegend auf deskriptivem und experimentell-genetischem Wege angegangen worden sind (Literatur bei KROEGER 1959).

Für die vorliegende Arbeit stellten sich folgende allgemeine Probleme:

1. Gibt es während der Larvenentwicklung einen Zeitpunkt, in dem die Genitalscheibe auch als Ganzes voll regulationsfähig ist?
2. Wenn das der Fall ist, ändert sich dann der Determinationszustand während des Larvenlebens?
3. Können die Organfelder, die HADORN und Mitarbeiter (1946, 1949, 1956) auf Grund von Fragmentationsexperimenten postulierten, durch Strahlenstichdefekte nachgewiesen werden?

II. Material und Methoden

1. Zucht

Wir verwendeten für sämtliche Versuche den Wildstamm *Sevelen* von *Drosophila melanogaster*. Die Kulturen wurden bei $25 \pm 1/2$ °C auf Standardfutter (Mais, Zucker, Hefe, Agar) gehalten. Das Alter der Larven geben wir in Stunden nach Eiablage an. Die Versuchstiere stammen durchwegs aus Ein-Stunden-Gelegen. Durch häufiges Wechseln der Gelegeschälchen suchten wir Retention der Eier im Uterus zu verhindern.

2. Fragmentation der Genitalscheiben

Die Genitalscheiben wurden bei 35facher Binokularvergrößerung in steriler Holtfreterlösung aus den Larven freipräpariert und bei 50—75facher Vergrößerung mit 6—10 μ dicken Wolframnadeln median halbiert. Die Schnittführung geht z. B. aus Abb. 2, S. 510 hervor. Je zwei zusammengehörende Scheibenhälften wurden sodann nach der von EPHRUSSI und BEADLE (1936) eingeführten Technik in die Körperhöhle einer Wirtslarve implantiert. Die Scheiben blieben bis zur Implantation höchstens 2 Std in der Holtfreterlösung liegen. Dieser Aufenthalt hat keine schädigenden Nachwirkungen, wenn man dafür sorgt, daß der Holtfretertropfen nicht durch Abdunsten stark hypertonisch wird. Hypertonische Salzlösungen können zu abnormen Entwicklungsleistungen von Genitalscheiben Anlaß geben (HADORN und FRITZ 1950). Für die Implantation verwendeten wir Nadeln, deren Lumen etwas größer ist als der Umfang des Implantats. Dadurch konnte die in früheren Arbeiten oft beobachtete mechanische Schädigung der Scheiben beim Aufsaugen in die Transplantationsnadel weitgehend verhindert werden. Bei der Sektion der Wirtsfiegen nach der Metamorphose wurde ein erstes Protokoll der Implantate aufgenommen. Für die mikroskopische Untersuchung wurden die Genitaltrakte nach der bei HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) angegebenen Methode zu Totalpräparaten verarbeitet. Ich berücksichtigte dabei nur diejenigen Fälle, in denen beide Implantate im Wirtsabdomen gefunden wurden. Wenn oft nur ein einziges Implantat auffindbar ist, so beruht das darauf, daß beim Zurückziehen der Implantationsnadel nicht selten eine Scheibenhälfte mitgerissen wird, was sich indessen bei der Kleinheit der Fragmente meist der Beobachtung entzieht. Die Mortalität betrug rund 15%.

3. Lokalbestrahlung der Genitalscheiben

Der verwendete Strahlenstichapparat wurde unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. VON MURALT und Herrn Ing. E. DE GRUYTER am Physiologischen Institut der Universität Bern gebaut. Die ausführliche Beschreibung einer ähnlichen Apparatur findet sich bei VON MURALT (1945). Unsere Abb. 1 zeigt den Strahlengang. An einen Spannungs-Stabilisator (S) ist über die Drossel (D) ein Hg-Hochdruckbrenner (Br) angeschlossen. Die Entladung im Brenner wird durch

die Quarzlinse (*L*) auf die in Form und Größe verstellbare Blende (*B*) abgebildet. Ein UV-Filter (*F*) schneidet alles sichtbare Licht mit Ausnahme des violetten und roten ab. Das Öffnungsbild der Blende (*B*) wird durch ein Quarzobjektiv (*Q*), das an Stelle des Mikroskop-Kondensators angebracht ist, auf dem Objektstisch des Mikroskops verkleinert abgebildet. Infolge der Dispersion entstehen in der Vertikalen mehrere einigermaßen monochromatische Blendenbilder. Durch die Glasoptik des Mikroskops hält man zunächst die Lage des violetten Blendenbildes im Koordinatensystem des Okulars fest. Dann wird der Strahlengang durch den Photoverschluß (*V*) unterbrochen. Nun werden freipräparierte Genitalscheiben in Holtfreierlösung durch sanftes Andrücken mit der Platinschlinge auf einem Quarzobjektträger befestigt. Durch Verschieben des Kreuztisches werden die Scheiben auf dem Objektstisch des Mikroskops so orientiert, daß die zu bestrahlende Stelle mit den Feldern des Okular-Koordinatensystems zur Deckung kommt, in denen das violette Blendenbild lokalisiert worden war. Für diese Orientierung genügt Auflicht einer Punktlichtlampe. Mit der Mikrometerschraube werden sodann Objektstisch samt Präparat um die Strecke gesenkt, die zwischen dem violetten Blendenbild und dem Bild z. B. der Wellenlänge 265 $m\mu$ liegt. Diesen Betrag kann man auf einer zuvor aufgenommenen Dispersionskurve ablesen. Jetzt wird der Photoverschluß geöffnet und damit die gewünschte Region der Genitalscheibe mit kurzwelligem UV bestrahlt. Bei unseren Versuchen verwendeten wir ausschließlich die Wellenlänge 265 $m\mu$. Nach der Bestrahlung werden die Scheiben in der üblichen Weise in Wirtslarven implantiert. Die Weiterbehandlung der Implantate erfolgt nach den oben angegebenen Methoden.

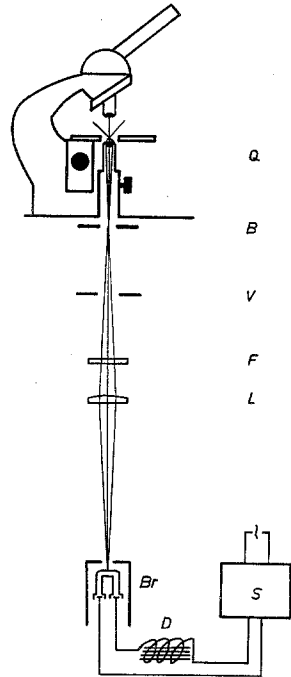


Abb. 1. Strahlenstich-Apparat. *B* Blende; *Br* Brenner; *D* Drossel; *F* Filter; *L* Linse; *Q* Quarzobjektiv; *S* Spannungs-Stabilisator; *V* Verschluß

III. Fragmentation männlicher Genitalscheiben

In Tabelle 1 sind die durchgeführten Versuchsanordnungen zusammengestellt.

Tabelle 1. Versuchsanordnungen der Fragmentationsexperimente
Das Alter von Spender und Wirt ist in Stunden nach Eiablage angegeben

Serie	Spender der Sagittalhälften-Paare	Wirtslarven	Zeit zwischen Transplantation und Verpuppung Std
A	48—55 Std, 2. Stadium	55 Std, 2. Stadium	46
B	96 Std, 3. Stadium	96 Std, 3. Stadium	2
C	64 Std, 2. Stadium	64 Std, 2. Stadium	34
D	68 Std, 3. Stadium	68 Std, 3. Stadium	30
E	72 Std, 3. Stadium	72 Std, 3. Stadium	26
F	96 Std, 3. Stadium	55—64 Std, 2. Stadium	39
K	96 Std, 3. Stadium	96 Std, 3. Stadium	2

1. Kontrollversuche (Versuchsserie K, Tabelle 1)

Es wäre denkbar, daß implantierte Ganzscheiben in ihrer Entwicklung durch die isolierte Lage im Wirtsabdomen oder durch die Transplantation selbst beeinflußt würden gegenüber Scheiben, die sich *in situ* entwickeln. HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) transplantierten unbehandelte Genitalscheiben und verglichen die Implantate mit *in situ* entstandenen Geschlechtsapparaten. Bei den Implantaten unterbleibt die Evagination der äußeren Genitalien. Diese Stellungsanomalie hat jedoch keinen Einfluß auf die qualitative Entwicklungsleistung. Quantitativ leisten Implantate etwas weniger als Scheiben *in situ*. Das ist für unsere Untersuchungen aber belanglos, weil wir die Daten der Experimente nicht mit den Differenzierungen *in situ* vergleichen, sondern mit der Leistung von Scheiben, die ungeteilt transplantiert wurden.

a) *Die untersuchten Strukturelemente.* Der männliche Geschlechtsapparat von *Drosophila* ist von verschiedenen Autoren ausführlich beschrieben worden (DOBZHANSKY 1930, GLEICHAUF 1936, SALLES 1947, HSU 1949, HADORN, BERTANI und GALLERA 1949, NATER 1953). Wir können uns deshalb auf die Aufzählung der Strukturelemente beschränken, die wir in unsere Untersuchung einbezogen haben. Dabei übernehmen wir die Nomenklatur von HADORN, BERTANI und GALLERA (1949). Ein ausführliches Synonyma-Verzeichnis findet sich bei SALLES (1947).

Aus einer transplantierten Genitalscheibe entstehen 2 Vasa deferentia, 2 Paragonien, der unpaare Ductus ejaculatorius, die Samenpumpe (mit den 4 Seitenlappen, dem Sklerit und seiner Basalplatte) sowie der hinterste Teil des Enddarms (Abb. 2, S. 510). Diese Strukturelemente werden wir gelegentlich zusammenfassend als „Weichteile“ bezeichnen und ihnen folgende „Hartteile“ gegenüberstellen, die ebenfalls aus der Genitalscheibe hervorgehen: 2 Claspers (Medialplatten), 2 Lateralplatten, 2 Analplatten, weitere chitinisierte Teile des Genitalbogens und die Penis-Tragplatte. Diese Hartteile sind — mit Ausnahme der Tragplatte — mit Borsten oder Zähnen besetzt, die auf jeder Platte in charakteristischer Weise angeordnet sind. Für die Borsten, die auf den „übrigen chitinisierten Teilen des Genitalbogens“ stehen, verwenden wir den Terminus „Peripherborsten“ (abgekürzt P-Borsten). Sie lassen sich von den Lateralplatten nicht eindeutig abgrenzen. In einzelnen Tabellen führen wir deshalb Lateralplatten und Peripherborsten gemeinsam auf. Oft verhalten sich die beiden Borstengruppen jedoch entwicklungsphysiologisch verschieden. In solchen Fällen untersuchen wir sie gesondert.

Mit Ausnahme des Darmteils sind die aufgezählten Strukturelemente auch in der Arbeit von HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) untersucht worden. Die Entstehung des Darmteils aus der Genitalscheibe ist von ROBERTSON (1936) und von FABER, SOBELS, FLORSCHÜTZ und OPPENOORTH (1954) beschrieben worden. In unseren Implantaten ragt das Darmstück deutlich sichtbar zwischen den Analplatten vor.

b) *Qualitative und quantitative Entwicklungsleistung von implantierten Ganzscheiben.* Wir verwendeten für diese Kontrollversuche als Spender und Wirte verpuppungsreife Larven (96 ± 1 Std). Alle 37 transplantierten Scheiben brachten einen qualitativ normalen Geschlechtsapparat

hervor (vgl. Abb. 2, S. 510). Stichproben an jüngerem Material ergaben, daß auch Scheiben aus 55 Std bzw. 72 Std alten Larven, in gleichalte Wirte verpflanzt, normale Genitaltrakte differenzieren.

Für die Beurteilung der *quantitativen* Entwicklungsleistung eignen sich die Weichteile der Implantate nicht gut, weil sie bei der Fixierung mehr oder weniger stark schrumpfen oder je nach Füllungszustand mehr oder weniger aufgebläht sind. Sehr gut meßbar hingegen sind die Hartteile. Bei günstiger Orientierung des Präparates kann man die Borsten und Zähne der verschiedenen Platten leicht zählen und erhält dadurch ein exaktes Maß für die quantitative Entwicklungsleistung (HADORN, BERTANI und GALLERA 1949). In Tabelle 2 sind die Zahlen für die einzelnen Platten zusammengestellt. Die Auszählung von Stichproben an jüngerem Material ergab Werte, die sich

Tabelle 2. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung(s) für die verschiedenen Platten*
Kontrollversuche (Spender und Wirt 96 ± 1 Std).

Platten	n	\bar{x}	s
Analplatten	74	35,6	3,09
Claspers	74	25,4	2,69
Lateralplatten	74	15,0	1,88
P-Borsten-Gruppen	74	14,9	2,48
Lateralplatten und P-Borsten-Gruppen	74	29,9	3,58

von diesen Zahlen nicht unterscheiden. Wir dürfen daher die in Tabelle 2 aufgeführten Daten auch als „Kontrollen“ für Experimente verwenden, die an jüngeren Larven durchgeführt wurden.

2. *Entwicklungspotenzen männlicher Genitalscheibenhälften in zwei extremen Versuchsanordnungen*

a) *Junge Scheibenhälften in jungen Wirtslarven* (Versuchsserie A, Tabelle 1, S. 507). Die *qualitative* Entwicklungsleistung von 20 Sagittalhälftenpaaren ist in Tabelle 3 zusammengestellt. In der Tabelle wird

Tabelle 3. *Entwicklungsleistung von 20 Sagittalhälftenpaaren von 48—55 Std alten männlichen Genitalscheiben in 55 Std alten Wirten*

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen und Prozent der Scheibenhälften mit Regulation (%R).

Strukturelemente	Zahl der Implantatpaare mit				% R
	4	3	2	1	
Vasa deferentia (V)	20	—	—	—	100
Paragonien (P)	20	—	—	—	100
Ductus ejaculatorius (D)	—	—	20	—	100
Samenpumpe (Sp)	—	—	20	—	100
Tragplatte (Tp)	—	—	20	—	100
Darm (Da)	—	—	20	—	100
Analplatten (A)	17	—	3	—	92,5
Claspers (C)	20	—	—	—	100
Lateralplatten (L) und P-Borsten- Gruppen (PB)	18	1	1	—	95

gleichzeitig angegeben, wieviel Prozent der Scheibenhälften ein bestimmtes Strukturelement regulativ ergänzen (%R). In Abb. 2 ist ein typisches Implantatpaar dieser Serie dargestellt. Von 20 untersuchten Sagittalhälftenpaaren haben 17 je zwei vollständige Genitaltrakte ausgebildet.

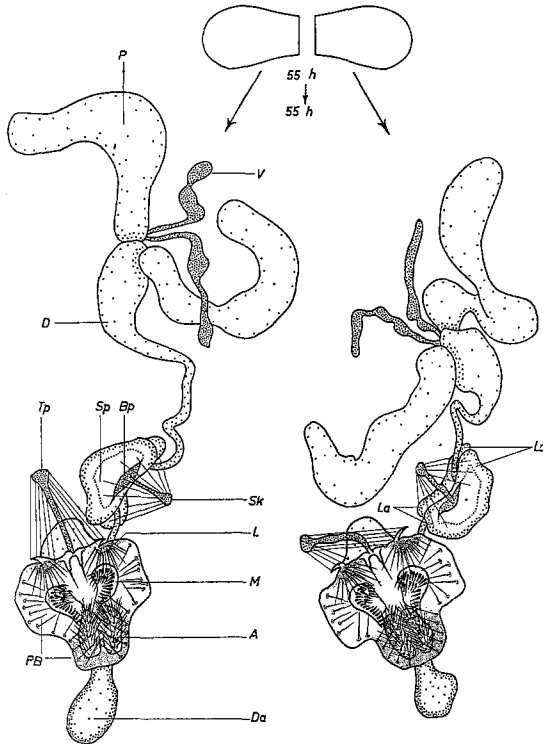


Abb. 2. Typisches Implantatpaar aus 2 Sagittalhälften (oben) männlicher Genitalscheiben von 48—55 Std alten Spendern in 55 Std alten Wirten. Die Geschlechtsapparate unterscheiden sich nicht von Kontrollen. *A* Analplatte; *Bp* Basalplatte des Samenpumpensklerits; *D* Ductus ejaculatorius; *Da* hinterster Teil des Enddarms; *L* Lateralplatte; *La* Seitenlappen der Samenpumpe; *M* Medialplatte (clasper); *P* Paragonium; *PB* Peripherborsten; *Sp* Samenpumpe; *Sk* Sklerit der Samenpumpe; *Tp* Tragplatte des Penis; *V* Vas deferens. Vergrößerung etwa 50 ×

Die drei übrigen Paare entwickelten je einen vollständigen Trakt und einen Apparat, dem die Analplatten fehlen; bei einem dieser 3 Trakte fehlen zudem Lateralplatten und P-Borsten; diese geringfügigen Minderleistungen beruhen wohl auf Schädigung der einen Scheibenhälfte bei der Transplantation. Damit ist gezeigt, daß jede Scheibenhälfte jedes untersuchte Strukturelement in gleicher Zahl ausbildet wie eine ungeteilte Imaginalscheibe. *Die männliche Genitalscheibe des mittleren 2. Larvenstadiums ist also als Ganzes qualitativ vollständig regulationsfähig.*

Zur Ermittlung der *quantitativen* Entwicklungsleistung müssen wir fragen, ob die regulativ entstandenen Strukturelemente normale oder reduzierte Größe aufweisen. Die „Weichteile“ der Implantate eignen sich, wie wir auf S. 509 ausgeführt haben, nicht gut für exakte Größenmessung am Präparat. Durch die Erfahrung beim Sezieren einer großen Zahl von Imagines und Kontrollen ist es aber möglich, zu entscheiden, ob diese Strukturelemente normal ausgebildet sind. Die in unseren Versuchen von den Sagittalhälften entwickelten Weichteile scheinen

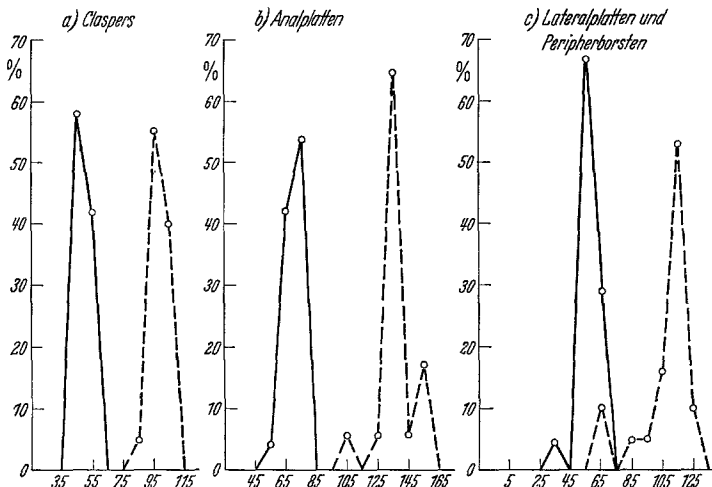


Abb. 3. Gesamtborstenzahl in Zehnerklassen pro Genitalscheibe (Abszisse) und prozentuale Frequenz (Ordinate) bei Ganzimplantaten (ausgezogene Linien) und sagittaler Zweiteilung (unterbrochene Linien). Ganzimplantate: Spender und Wirte 96 Std. Zweiteilung: Spender 48—55 Std, Wirte 55 Std

ausnahmslos die Größe von Kontrollen zu erreichen. Sehr gut meßbar sind die chitinisierten Teile des Geschlechtsapparates. Zunächst zählen wir die pro implantierte Kontrollscheibe auf Analplatten, Claspers, Lateralplatten und den übrigen chitinisierten Teilen des Genitaltrakts ausgebildeten Borsten und vergleichen sie mit den Borstenzahlen unserer Sagittalhälftenpaare. Das Ergebnis ist in Abb. 3 dargestellt. Wir stellen fest, daß die von einem Hälftenpaar gebildete Zahl der Borsten verdoppelt ist gegenüber der Leistung von Kontrollen. Nun fragen wir weiter, wieviele Borsten im Sagittalhälftenversuch durchschnittlich auf einer Platte stehen (Tabelle 4) und vergleichen die erhaltenen Werte mit den mittleren Borstenzahlen aus Kontrollversuchen (Tabelle 2, S. 509). Der mittlere Borstenbesatz von Implantaten, die aus Sagittalhälften hervorgehen, unterscheidet sich statistisch in keinem Fall von den Borstenzahlen der Kontrollen. *Eine Scheibenhälfte erzeugt also nicht nur je 2 Platten wie eine Ganzscheibe; die von der Halbscheibe gebildeten Platten haben auch gleiche Größe wie Kontrollplatten.*

Die Genitalscheibe unseres Behandlungsstadiums mißt in der größten Breite rund 100μ . Exakt mediane Schnittführung ist deshalb kaum möglich. Es ist nun zu untersuchen, ob ungleich große Schnitthälften ungleich große Genitaltrakte hervorbringen. Wenn das der Fall wäre, dann müßte neben einem besonders großen Partner eines Implantatspaares immer ein besonders kleiner gefunden werden. Bei Betrachtung der Weichteile während der Sektion fällt zunächst auf, daß die den verschiedenen Wirten entnommenen Implantate nicht alle die gleiche Größe haben; oft scheint ein Paar gegenüber einem anderen harmonisch vergrößert. Ebenso auffällig ist aber, daß die beiden Paarlinge stets gleich groß sind: Neben einem gegenüber der

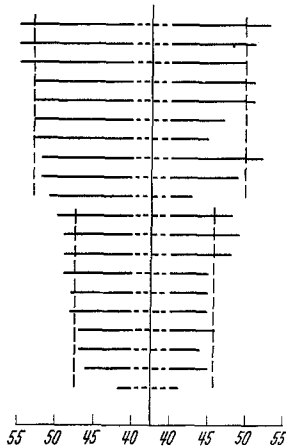


Abb. 4. Vergleich der Zahnzahlen auf den Claspers, die von Sagittalhälftenpaaren aus 48—55 Std alten Larven in 55 Std alten Wirten gebildet wurden. Erklärung im Text

haben; oft scheint ein Paar gegenüber einem anderen harmonisch vergrößert. Ebenso auffällig ist aber, daß die beiden Paarlinge stets gleich groß sind: Neben einem gegenüber der

Tabelle 4. Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) für die verschiedenen Platten

Sagittalhälften von Scheiben des mittleren 2. Larvenstadiums in gleichaltrigen Wirten.

Platten	n	\bar{x}	s
Analplatten	74	34,2	3,83
Claspers	80	24,4	2,14
Lateralplatten und P-Borsten-Gruppen . . .	77	27,1	6,6

Norm kleinen Trakt finden wir einen kleinen, neben einem großen Partner einen großen. Auch für die Chitinstrukturen können wir uns die Frage stellen, ob die Platten einer Sagittalhälfte besonders viele oder besonders wenige

Borsten tragen, wenn wir auf den Platten der anderen Hälfte besonders viele Borsten finden. In Abb. 4 sind für die Claspers die Borstenzahlen je eines Implantatspaares durch horizontale Linien links und rechts einer Vertikalen aufgetragen und zwar so, daß in der linken Kolonne alle höheren Werte der Größe nach von oben nach unten aufgetragen wurden. Beide Kolonnen sind willkürlich in 2 Gruppen eingeteilt worden: eine „große“ und eine „kleine“. Die Mittel dieser Gruppen sind durch unterbrochene Linien angegeben. Man erkennt sofort, daß Implantate mit hoher Borstenzahl von Partnern mit ebenfalls hoher Zahl begleitet sind, während die Partner kleiner Implantate meist ebenfalls klein sind. Der Intraklassen-Korrelationskoeffizient (r_I) beträgt 0,51; die positive Korrelation ist mit $p < 0,01$ gesichert (F-Test). In Tabelle 5 haben wir die auf derselben Vergleichsmethode beruhenden Ergebnisse für alle Platten zusammengestellt. *Es ist also für die Entwicklungsleistung einer Sagittalhälfte gleichgültig, ob ihr* — innerhalb der Präzisionsgrenze

unserer Technik — *etwas mehr oder etwas weniger Zellmaterial zugeteilt wird*. Trotz ungleicher Menge von Zellen bilden die beiden Hälften eines Paares gleich große Genitaltrakte aus. Eine entsprechende Feststellung haben HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) an der Regulationsleistung innerhalb des Samenpumpenfeldes gemacht.

Von Interesse ist weiter die Frage, ob die der Schnittseite zugekehrte Seite der Scheibenhälfte weniger leiste als die vom Schnitt abgewandte. Zur Beantwortung dieser Frage scheint es nötig, „links“ und „rechts“ der Implantate eines Paares unterscheiden zu können. Die aus den Halbscheiben unseres Behandlungsstadiums hervorgegangenen Trakte weisen jedoch keine auf die Schnittseite hinweisenden Asymmetrien auf; geringfügige Asymmetrien vom Typus der abgекrümmten Tragplatte (Abb. 2, S. 510) sowie leichte Einstauchungen der lateralen Chitinteile kommen auch bei Kontrollen vor (vgl. HADORN, BERTANI und GALLERA 1949). Man müßte in einem anderen Experiment rechte und linke Scheibenhälfte in gesonderten Wirten aufziehen.

Dieses Verfahren hätte aber den Nachteil, daß die beiden Hälften in ungleichem Milieu aufwachsen würden. Auch ohne direkte Identifizierung von links und rechts sind wir jedoch berechtigt, die Frage nach Leistungsunterschieden von Schnittseite und abgewandter Seite zu verneinen. Bei der Durchsicht unseres Materials stellen wir nämlich fest, daß die Abweichungen der Borstenzahlen zwischen 2 Platten ein und desselben Traktes äußerst gering sind. Das gilt sowohl für die Claspers als auch für Analplatten, Lateralplatten und P-Borsten. Bei den Claspers z.B. beträgt die Differenz der Borstenzahlen zweier Platten desselben Traktes in 90% aller Fälle ≤ 3 Borsten, bei den Analplatten in 81%, bei Lateralplatten und P-Borsten ebenfalls in 90% der Fälle. Wenn wir dazu berücksichtigen, daß unsere Zählungen bestenfalls auf ± 1 Borste genau erfolgen können, so ließe sich bestimmt kein Leistungsunterschied statistisch sichern, selbst wenn wir links und rechts unterscheiden könnten. Ein solcher Leistungsunterschied müßte sich überdies durch zweigipfligen Verlauf einer Borstenzahl-Frequenzkurve äußern. In Abb. 5 sind für alle Plattentypen die Borstenzahlen pro Platte (Abszisse) und die Anzahl der Fälle in Prozent (Ordinate) dargestellt (Borstenzahlen in Zweierklassen). Der eingipflige Kurvenverlauf schließt Leistungsunterschiede zwischen Schnittseite und Gegenseite aus.

Tabelle 5. Vergleich der Borstenzahl auf den von Sagittalkhälften-Paaren gebildeten Platten

Spender 48—55 Std, Wirte 55 Std. r_I = Intra-klassen-Korrelationskoeffizient. Erklärung im Text.

Platten	r_I	F	p
Analplatten	+0,57	3,66	<0,01
Claspers	+0,51	3,09	<0,01
Lateralplatten und P-Borsten-Gruppen .	+0,47	2,74	$\approx 0,02$

Schließlich stellt sich die Frage nach der Ursache der Variabilität der Implantatspaare. Die Erfahrung zeigt, daß kleine Wirte kleine Implantate liefern, während wir in großen Fliegen große Implantate finden. Demnach beruhen die unterschiedlichen Entwicklungsleistungen der Hälftenpaare auf denselben Außen- und Innenbedingungen wie bei Kontrollen und bei der Entwicklung *in situ*.

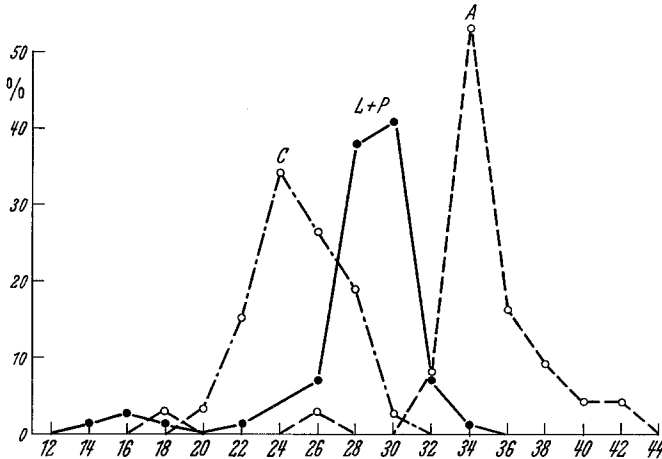


Abb. 5. Borstenzahlen (Abszisse), gebildet von implantierten Sagittalhälften und prozentuale Frequenz (Ordinate). Spender 48—55 Std, Wirte 55 Std. A Analplatten; C Claspers; L + P Lateralplatten und Peripherborsten

Abschließend kommen wir zum Ergebnis, daß die männliche Genitalscheibe des mittleren 2. Larvenstadiums als Ganzes auch quantitativ vollständig regulationsfähig ist.

b) Alte Scheibenhälften in alten Wirtslarven (Versuchsserie B, Tabelle 1, S. 507). Tabelle 6 gibt eine Übersicht über die qualitative Entwicklungs-

Tabelle 6. Entwicklungsleistung von 22 Sagittalhälftenpaaren von 96 Std alten männlichen Genitalscheiben in gleichalten Wirten

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen und Prozent der Scheibenhälften mit Regulation (%R). Bezeichnungen wie in Tabelle 3, S. 509.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit				% R
	4	3	2	1	
V, P, A, C, L + PB, je	—	—	22	—	0
D, Sp, Tp, Da, je	—	—	22	—	100

leistung von 22 Sagittalhälftenpaaren. In Abb. 6 ist ein typisches Implantatspaar dargestellt. Alle 22 Sagittalhälftenpaare haben zwei in charakteristischer Weise unvollständige Geschlechtsapparate ausgebildet. Jedes Strukturelement ist nur in der Einzahl vorhanden, auch

die im normalen Genitaltrakt paarigen Platten, Vasa und Paragonien. Die eine „Hälfte“ der Chitintteile, nämlich je eine Analplatte, ein Clasper, eine Lateralplatte und eine P-Borsten-Gruppe jedes Implantates fehlen auf der in Abb. 6 mit dickem Pfeil bezeichneten Seite. Dadurch rücken

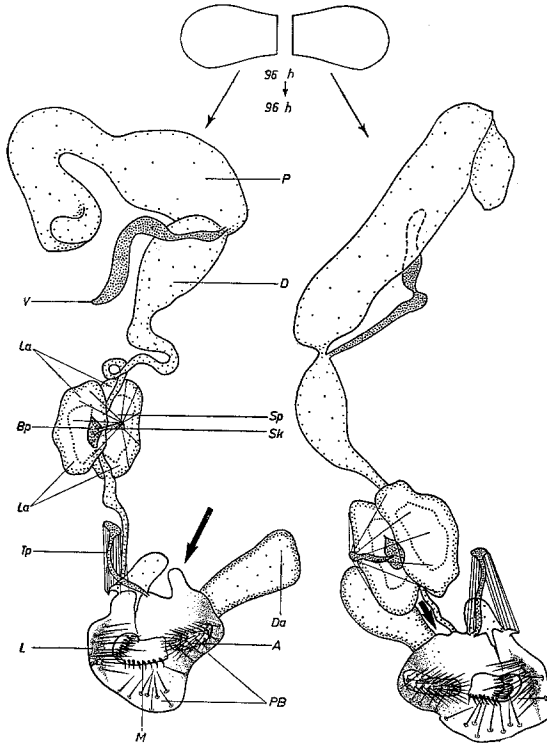


Abb. 6. Typisches Implantatspaar aus 2 Sagittalhälften männlicher Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven in gleichalten Wirten. Alle Strukturelemente nur in der Einzahl, aber in normaler Größe. Bezeichnungen wie in Abb. 2, S. 510. Die dicken Pfeile bezeichnen die Schnittseite. Vergrößerung etwa 50 ×

die normal ausgebildete Tragplatte und der Darm zusammen und die Implantate erhalten eine asymmetrische Form. Wenn wir uns zwei zusammengehörende Implantate entlang den mit Pfeilen bezeichneten Seiten zusammengesetzt denken, so erhalten wir ein bilateral-symmetrisches Gebilde, bei dem die paarigen Elemente des Geschlechtsapparates in normaler Zahl vorhanden sind, die unpaaren verdoppelt. *Jedenfalls ist die männliche Genitalscheibe der verpuppungsreifen Larve im gleichaltrigen Wirt als Ganzes nicht mehr regulationsfähig.* Nach sagittaler Zweiteilung werden nur die unpaaren Elemente des Geschlechtsapparates in beiden Scheibenhälften regulativ ersetzt.

Zur Frage der *quantitativen* Entwicklungsleistung läßt sich schon bei oberflächlicher Betrachtung der Implantate wiederum feststellen, daß alle Strukturelemente normale oder annähernd normale Größe haben. Auch die regulativ entstandenen Samenpumpen, Penistragplatten, der Darm und der Ductus ejaculatorius sind keinesfalls Halbbildungen oder auf die Hälfte verkleinerte Ganze. Bei der Samenpumpe z. B. finden wir stets alle 4 Seitenlappen, den Sklerit und seine Basalplatte normal ausgebildet (vgl. Abb. 6). Für den Samenpumpenskerit und die Penistragplatte haben HADORN, BARTANI und GALLERA (1949) an zum Teil gleichaltem Material bei gleicher Versuchsanordnung normale Größe nachweisen können. *Für die in der Einzahl vorhandenen borstentragenden*

Tabelle 7. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) auf den verschiedenen Platten und Standardabweichung (s)*

Sagittalhälften von männlichen Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven in gleichalten Wirten.

Platten	n	\bar{x}	s
Analplatten	44	35,6	1,88
Claspers	44	26,6	2,19
Lateralplatten und P-Borsten-Gruppen . . .	44	29,3	2,63

Platten kann durch Auszählen der Borsten festgestellt werden, daß sie gegenüber Kontrollen keineswegs verkleinert sind (Tabelle 7; vgl. Tabelle 2, S. 509). Auch die Gesamtgröße einer Platte, die in unseren Präparaten schwierig meßbar wäre, scheint normal.

Die Genitalscheibe einer verpuppungsreifen Larve ist rund 275μ breit und läßt sich deshalb viel präziser in der Medianen zerschneiden als die Scheibe aus einer jüngeren Larve. Trotzdem kann nicht vermieden werden, daß der Schnitt oft etwas schief liegt. Das Zellmaterial ist dann ungleich auf die Schnitthälften verteilt. Wir müssen uns deshalb wieder fragen, ob Leistungsunterschiede zwischen zwei ungleichen Schnitthälften festgestellt werden können. Bei den borstentragenden Platten sehen wir beim Auszählen der Borsten zunächst, daß in der Mehrzahl der Fälle beide Scheibenhälften je eine große oder je eine etwas kleinere Platte bilden. Das wäre nicht zu erwarten, wenn die Größe des Scheibenfragments die Größe des entstehenden Strukturelements bedingen würde. Statistisch läßt sich die Frage ähnlich wie beim jüngeren Material (S. 512) lösen. Weil wir aber jetzt infolge der Asymmetrie der Implantate „linke“ und „rechte“ Hälften unterscheiden können, so reduziert sich die Frage auf eine einfache Korrelationsrechnung. In Tabelle 8 sind die Korrelationskoeffizienten (r) für alle Platten angegeben. Die positive Korrelation besteht bei Analplatten und Claspers gesichert. Für Lateralplatten und P-Borsten-Gruppen läßt sie sich nicht sichern; jedenfalls besteht aber keine negative Korrelation. Wir können daraus schließen, daß es für die Entwicklungsleistung einer Sagittalhälfte gleichgültig ist, ob ihr — wieder innerhalb der Fehler-

breite unserer Technik — etwas mehr oder etwas weniger Zellmaterial zugeteilt wird.

Somit vermag eine Sagittalhälfte einer Genitalscheibe der verpuppungsreifen Larve zwar nicht alle Strukturelemente des Geschlechtsapparates in normaler Anzahl auszubilden; die entstandenen Elemente weisen jedoch normale Größe auf und stellen nicht Halbbildungen dar.

c) *Zusammenfassung.* 1. Männliche Genitalscheiben wurden median durchgeschnitten und die Fragmente paarweise in Wirtslarven transplantiert.

2. Wurden 48—55 Std alte Larven als Spender, 55 Std alte als Wirte verwendet, so bildeten von 40 untersuchten Scheibenhälften 37 je einen qualitativ und quantitativ normalen Geschlechtsapparat aus und zeigten damit zu 100% Regulation.

3. Dienten verpuppungsreife Larven als Spender und Wirte, so bildeten alle 44 untersuchten Scheibenhälften je einen Geschlechtsapparat aus, bei dem sämtliche Strukturelemente in der Einzahl vorhanden sind. In dieser Versuchsanordnung verhalten sich somit die unpaaren Elemente zu 100% regulativ, während bei den paarigen keine Regulation feststellbar ist.

4. In beiden Versuchsanordnungen sind die Partner eines Implantatspaares in allen untersuchten Strukturelementen gleichwertig ausgebildet, obwohl sie zum Teil aus ungleich großen Anlagebereichen hervorgegangen sind. Die Strukturelemente erreichen zudem durchwegs Normalgröße.

3. Entwicklungspotenzen männlicher Genitalscheibenhälften um die Zeit der 2. Larvenhäutung im gleichalten Wirt

a) *Unmittelbar vor der Häutung* (Versuchsserie C, Tabelle 1, S. 507). Eine Scheibenhälfte aus einer Larve des mittleren 2. Stadiums bildet einen vollständigen Genitaltrakt aus. Sagittalhälften von Scheiben aus verpuppungsreifen Larven zeigen nie Regulation zum Ganzen, wenn sie in gleichalte Wirte verpflanzt werden. Diese Befunde führten für die weitere Untersuchung zur Frage, von welchem Zeitpunkt an eine Sagittalhälfte im gleichalterigen Wirt keinen ganzen Geschlechtsapparat mehr auszubilden vermöge. Zunächst interessierte, ob die Fähigkeit zur Regulation auch am Ende des 2. Larvenstadiums noch bestehe.

Tabelle 8. Vergleich der Borstenzahlen auf den von Sagittalhälftenpaaren gebildeten Platten

Spender und Wirte verpuppungsreif.
r Korrelationskoeffizient. Erklärung im Text.

Platten	r	p
Analplatten . . .	+0,66	<0,01
Claspers	+0,63	<0,01
Lateralplatten und P-B-Gruppen . .	+0,25	>0,05

Wir verwendeten für diese Versuche als Spender und Wirte Larven, die kurz vor der Häutung zum 3. Stadium standen ($64 \pm \frac{1}{2}$ Std). Die Vorderstigmata hatten die für das 2. Stadium charakteristische Form. Die Häutung findet in unserem Stamm ungefähr 66 Std nach der Eiablage statt. 2 Std nach der Operation fanden wir in den Zuchtchalen, aus denen die Versuchstiere stammten, nur noch wenige Larven des 2. Stadiums. Bei einigen operierten Tieren konnte die Häutung rund eine Stunde nach der Transplantation direkt beobachtet werden.

Die *qualitative* Entwicklungsleistung der 28 untersuchten Sagittalhälftenpaare ist in Tabelle 9 zusammengestellt. Abb. 7 zeigt ein typisches Implantatspaar dieser Serie. Von 28 Sagittalhälftenpaaren bildeten 19 je 2 Geschlechtsapparate aus, die alle Strukturelemente enthalten.

Tabelle 9. *Entwicklungsleistung von 28 Sagittalhälftenpaaren von 64 Std alten Genitalscheiben in gleichalten Wirten*

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen und Prozent der Scheibenhälften mit Regulation (%R). Bezeichnungen wie in Tabelle 3, S. 509.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit				% R
	4	3	2	1	
V, P, je	21	5	2	—	84
Analplatten	26	1	1	—	96
C, L, je	26	2	—	—	96
P-Borsten	23	4	1	—	89
D, Sp, Tp, Da, je .	—	—	28	—	100

kann das eine oder andere Strukturelement fehlen (9 Fälle). Die Asymmetrie äußert sich immer im chitinierten Teil, nicht immer bei Vasa und Paragonien. Es gibt also asymmetrische Trakte mit 2 Vasa und 2 Paragonien. Wenn man die Strukturelemente gesondert betrachtet (Tabelle 9), so fällt auf, daß erwartungsgemäß die unpaaren Teile zu 100% regulativ ersetzt werden. Auch die paarigen Elemente zeigen noch in der Mehrzahl der Fälle Regulation, vor allem Lateralplatten, Analplatten und Claspers. Die Gruppe der P-Borsten wird von 89% der Scheibenhälften paarig ausgebildet. Vasa und Paragonien fehlen unter den paarigen Teilen am häufigsten; immerhin werden auch sie von 84% der Scheibenhälften in der Normalzahl ausgebildet.

Wir schließen daraus, daß eine Sagittalhälfte auch am Ende des 2. Larvenstadiums einen Geschlechtsapparat mit allen Strukturelementen hervorbringen kann (insgesamt 45 von 56 Fällen). Viele dieser Trakte (24 Fälle) scheinen auch in bezug auf Symmetrie normal ausgebildet zu sein. Die Asymmetrie der übrigen 32 Implantate deutet indes auf Minderleistungen hin.

Man könnte hier einwenden, die normal ausgebildeten Trakte stammen aus zufällig jüngeren Larven. Die exakte Altersbestimmung ist tatsächlich schwierig.

Von diesen 19 Paaren brachten aber nur fünf je zwei völlig symmetrische Trakte vom Typus der Abb. 2 (S. 510) hervor; bei den übrigen 14 Fällen ist ein Trakt ganz oder annähernd symmetrisch, sein Partner asymmetrisch (Abbildung 7). Oft sind beide Partner asymmetrisch, wie das Implantat links in Abb. 7; dabei

Der Einwand ist aber kaum berechtigt, weil auch Scheibenhälften aus Larven, die mit Sicherheit dem 3. Stadium zugeordnet werden können, im gleichalten Wirt oft zwei normale Geschlechtsapparate entwickeln (S. 523).

Was die *quantitative* Leistung der Sagittalhälften betrifft, sind erwartungsgemäß die unpaaren Teile in normaler Größe vorhanden.

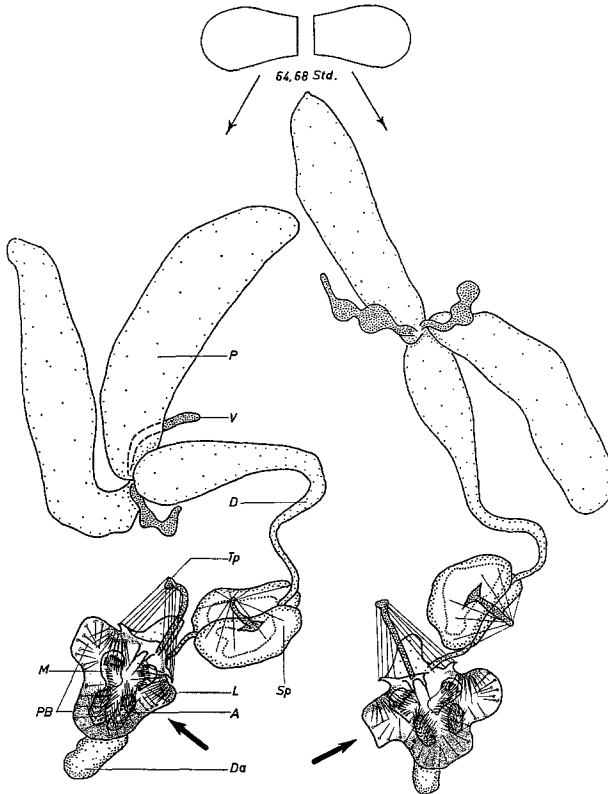


Abb. 7. Typisches Implantatspaar aus 2 Sagittalhälften männlicher Genitalscheiben, Spender und Wirte 64 Std bzw. 68 Std alt. Alle Strukturelemente sind in Normalzahl vorhanden. Borstenzahl von Claspers und P-B-Gruppen der Schnittseite (dicke Pfeile) vermindert, alle übrigen Teile annähernd normale Größe. Bezeichnungen wie in Abb. 2, S. 510. Vergrößerung etwa 50×

Dasselbe gilt für die paarigen Vasa und die große Mehrzahl der Paragonien. Wir haben schon früher darauf hingewiesen, daß Größenmessungen insbesondere der Paragonien wegen unterschiedlichem Füllungsgrad und Schrumpfung schwierig durchzuführen sind. In einem Fall dieser Serie sind indessen alle 4 Paragonien der beiden Implantate derart deutlich auf etwa $\frac{1}{5}$ der Normallänge reduziert, daß es sich hier kaum um ein Artefakt handeln kann. Als Maß für die Entwicklungsleistung in den chitinisierten Teilen der Implantate verwenden wir

wieder die Zahl der Borsten auf den Platten. Dabei fällt sofort auf, daß die beiden Claspers eines Implantats mit großer Regelmäßigkeit ungleiche Borstenzahlen aufweisen. Dasselbe gilt für die P-Borsten-Gruppen. Diese Minderleistung der einen Seite führt zur Asymmetrie der Trakte. Wenn wir die Implantate eines Paares spiegelbildlich symmetrisch anordnen (Abb. 7), so zeigt sich, daß auf beiden Trakten die den dicken Pfeilen zugewandte Seite weniger Borsten trägt. Wir nennen diese „Schnittseite“ und unterscheiden sie von der „abgewandten Seite“. In Tabelle 10 haben wir für alle Platten die mittleren Borstenzahlen der beiden Seiten angegeben. Die Platten, die auf der abgewandten

Tabelle 10. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) auf Platten von Spender und Wirte 64 Std alt.*

Platten	Schnittseite			Abgewandte Seite			t	p
	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s		
Analplatten	54	30,9	8,88	55	35,8	3,03	3,8	<0,01
Claspers	54	21,6	4,45	56	25,4	2,35	5,8	<0,01
Lateralplatten	54	14,7	2,43	56	13,6	2,28	—	—
P-Borsten-Gruppen .	51	11,0	3,57	55	14,4	2,26	5,9	<0,01

Seite stehen, sind normal ausgebildet; ihre Borstenzahl unterscheidet sich nicht von derjenigen bei Kontrollen (vgl. mit Tabelle 2, S. 509). Die Platten der Schnittseite hingegen tragen — mit Ausnahme der Lateralplatten — statistisch gesichert weniger Borsten als die Platten der abgewandten Seite. Wir müssen nun fragen, ob die verschiedenen Plattentypen verschieden stark betroffen sind. Diesbezügliche Informationen ergeben sich aus den s - und t -Werten der Tabelle 10. Bereits aus den ersten Protokollen war ersichtlich, daß bei der Mehrzahl der Implantate für die Analplatten keine großen Unterschiede der Borstenzahl von Schnittseite und abgewandter Seite bestehen, bis auf einige Fälle, in denen die Borstenzahl sehr deutlich (z. B. auf 8 oder 13 Borsten) herabgesetzt war. Diese Verteilung äußert sich in dem großen Wert für s , und trotz der beträchtlichen Differenz der Mittel (4,9) wird t nur 3,8. Demgegenüber finden wir für Claspers und P-Borsten trotz kleinerer Differenz der Mittel größere t -Werte, weil s klein ist. Wir können somit festhalten, daß Claspers und Zahl der P-Borsten der Schnittseite am stärksten verkleinert sind; es folgen die Analplatten; die Lateralplatten werden quantitativ durch die Sagittalteilung nicht in Mitleidenschaft gezogen.

Auf S. 518 haben wir festgestellt, daß — nach der Symmetrie der Trakte zu schließen — ein Sagittalhälftenpaar qualitativ zwei normale Geschlechtsapparate hervorbringen könne. Wir müssen jetzt fragen,

ob diese Feststellung durch die Borstenzählung bestätigt wird. Wir finden, daß bei 3 der 5 Paare völlig symmetrischer Trakte die Borstenzahlen nicht stärker vom Mittel abweichen als um den Wert der Standardabweichung (s ; vgl. Tabelle 2, S. 509); das gilt für alle Plattentypen. Bei den zwei anderen Paaren symmetrischer Trakte übersteigt die Borstenzahl der Analplatten sogar den Wert $x+s$ von Kontrollen, während die Größe der anderen Platten wiederum nicht stärker vom Kontrollmittel abweicht als um den Wert der Standardabweichung. Es ergibt sich somit, daß ein *Sagittalhälftenpaar unseres Behandlungsstadiums durchaus imstande ist*,

2 Geschlechtsapparate hervorzubringen, die qualitativ und quantitativ mindestens das Maß von Kontrollen erreichen (5 von 28 Paaren).

b) Unmittelbar nach der Häutung (Versuchsserie D, Tabelle I, S. 507). Die bisherigen Versuche haben ergeben, daß die Fähigkeit der Regulation zum Ganzen auch bei

Sagittalhälften aus Larven des späten 2. Stadiums besteht. Schebenhälften verpuppungsreifer Larven hingegen zeigten im gleichaltrigen Wirt nie Regulation zum Ganzen. Es war nun weiter zu untersuchen, ob dieser Verlust der Regulationsfähigkeit mit der Häutung zum 3. Larvenstadium zusammenhänge.

Spender und Wirte dieser Versuchsserie waren $68 \pm 1/2$ Std alt. Die Larven stammten aus denselben Zuchtschalen wie die Tiere der letzten Versuchsanordnung (S. 517). Fragmentierung und Implantation wurden im Mittel rund 4 Std später durchgeführt als in der letzten Serie. Die Larven ließen sich an der Form der Vorderstigmien mit Sicherheit dem 3. Stadium zuordnen.

Die qualitative Entwicklungsleistung von 31 Sagittalhälftenpaaren ist in Tabelle 11 dargestellt. Das Implantatspaar der Abb. 7, S. 519, ist auch für diese Versuchsserie typisch, besonders das Implantat links. Von insgesamt 31 Hälftenpaaren bildeten 14 je 2 Geschlechtsapparate aus, die alle Strukturelemente enthalten. Von diesen 14 brachten aber nur 4 Hälftenpaare je zwei vollständig symmetrische Trakte vom Typus der Abb. 2, S. 510, hervor. Bei 7 der 14 Fälle ist ein Trakt symmetrisch ausgebildet, der andere mehr oder weniger asymmetrisch wie das Implantat links in Abb. 7. In 20 Fällen sind beide Genitalapparate eines Hälftenpaares asymmetrisch. Dabei fehlt oft das eine oder andere

Tabelle 11. Entwicklungsleistung von 31 Sagittalhälftenpaaren von Genitalscheiben frischgeschlüpfter Larven des 3. Stadiums in gleichalten Wirten

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen und Prozent oder Schebenhälften mit Regulation (% R). Bezeichnungen wie in Tabelle 3, S. 509.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit				% R
	4	3	2	1	
V, P, je	14	11	6	—	63
A, C, L, je	29	2	—	—	97
P-Borsten	25	5	1	—	89
D, Sp, Tp, Da, je .	—	—	31	—	100

Strukturelement. Es gibt in dieser Versuchsserie Fälle, in denen die Hartteile symmetrisch ausgebildet sind, aber ein Vas und ein Paragonium fehlen. Aus Tabelle 11 geht hervor, daß die unpaaren Teile erwartungsgemäß von allen Scheibenhälften regulativ ersetzt werden. Von den

Tabelle 12. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) auf Platten von Schnittseite und abgewandter Seite*
Frischgeschlüpfte Larven des 3. Stadiums als Spender und Wirte.

Platten	Schnittseite			Abgewandte Seite			t	p
	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s		
Analplatten	60	33,6	5,76	62	35,9	2,98	2,78	< 0,01
Claspers	60	20,3	3,46	62	25,6	2,29	9,99	< 0,01
Lateralplatten	60	14,8	2,52	62	14,1	1,22	0,66	> 0,40
P-Borsten-Gruppen . .	55	10,4	3,66	62	14,8	1,53	8,66	< 0,01

paarigen Teilen zeigen Lateralplatten, Analplatten und Claspers am häufigsten Regulation. Etwas weniger häufig werden die P-Borsten-Gruppen ersetzt. Vasa und Paragonien fehlen am häufigsten. *Scheibenhälften aus frischgeschlüpfte Larven des 3. Stadiums sind immerhin imstande, einen qualitativ vollständigen Geschlechtsapparat hervorzubringen*

Tabelle 13. *Entwicklungsleistung von 25 Sagittalhälftenpaaren aus 72 Std alten Larven in gleichalten Wirten*

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen und Prozent der Scheibenhälften mit Regulation. Bezeichnungen wie in Tabelle 3, S. 509.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit				%R
	4	3	2	1	
Vasa	2	5	18	—	18
Paragonien	3	5	17	—	22
Analplatten	17	7	1	—	82
C, L, je	20	4	1	—	88
P-Borsten	11	7	7	—	58
D, Sp, Tp, Da, je . .	—	—	25	—	100

unterscheiden wiederum zwischen Platten von Schnittseite und abgewandter Seite. Die Platten der abgewandten Seite sind normal ausgebildet (vgl. mit Tabelle 2, S. 509). Auf der Schnittseite hingegen tragen alle Platten — mit Ausnahme der Lateralplatten — gesichert weniger Borsten. Der Vergleich der t -Werte weist darauf hin, daß der Unterschied bei den Analplatten am wenigsten ausgeprägt ist. Deutlicher ist er bei den P-Borsten, am deutlichsten bei den Claspers. Diese Feststellung konnten wir schon in den Versuchen an Larven vor der Häutung zum

(38 von 62 Fällen). Einige dieser Trakte (15) scheinen auch in bezug auf Symmetrie normal ausgebildet zu sein.

Quantitativ sind die vorhandenen Weichteile in normaler Größe ausgebildet. Einzig in einem Fall ist ein Paragonium deutlich verkleinert. Tabelle 12 gibt eine Übersicht über die Borstenzahlen auf den verschiedenen Platten. Wir

3. Stadium machen (S. 520). Von insgesamt 31 Hälftenpaaren haben in dieser Serie sechs je 2 Geschlechtsapparate hervorgebracht, die qualitativ und quantitativ mindestens die Masse von Kontrollen erreichen. In 2 Fällen finden wir als auffällige Mehrleistungen darunter einen Clasper mit 29 Dornen, in einem Fall eine Analplatte mit 45 Borsten.

Wir kommen somit zum Schluß, daß die *Genitalscheibe* auch nach der 2. Larvenhäutung im *Sagittalhälftenversuch* noch vollständig regulationsfähig sein kann.

c) Nach der 72. Std (Versuchsserie E, Tabelle 1, S. 507). Aus den bisherigen Versuchen geht hervor, daß der Verlust der vollen Regulationsfähigkeit von Scheibenhälften im gleichaltrigen Wirt irgendwann während des 3. Larvenstadiums eintreten muß. Seit der Arbeit von BEADLE, TATUM und CLANCY (1938) weiß man, daß um die 70. Std nach Eiablage eine wichtige Organisationsphase liegen muß. Es wäre denkbar, daß der Verlust der Regulationsfähigkeit der Genitalscheibe im gleichaltrigen Wirt mit diesem "seventy-hours-change" in Zusammenhang stünde. Wir prüfen deshalb nach der bisherigen Methode das Regulationsverhalten von Sagittalhälften aus $72 \pm \frac{1}{2}$ Std alten Larven.

Die *qualitativen* Entwicklungsleistungen sind in Tabelle 13 zusammengefaßt. Ein typisches Implantatspaar ist in Abb. 8 dargestellt. Von den 25 Sagittalhälftenpaaren bildeten nur zwei je 2 Geschlechtsapparate aus, die alle Strukturelemente enthalten. Bei drei weiteren Paaren war zwar eines der Implantate qualitativ normal, doch fehlten beim anderen verschiedene Strukturelemente. Kein einziges der 50 Implantate ist symmetrisch. Wenn man die Teile gesondert betrachtet (Tabelle 13), so fällt auf, daß die unpaaren Elemente zu 100% ersetzt werden. Bei den

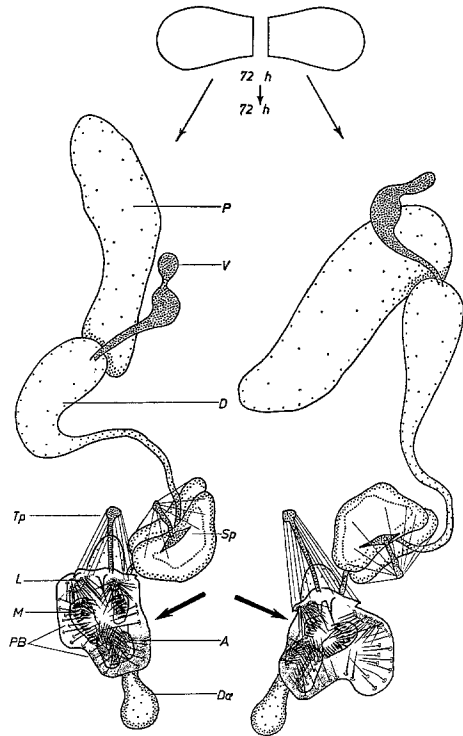


Abb. 8. Typisches Implantatspaar aus 2 Sagittalhälften männlicher Genitalscheiben von 72 Std alten Larven in gleichaltrigen Wirten. Vasa und Paragonien nur in der Einzahl vorhanden. Borstenzahl von Claspers, P-B-Gruppen und Analplatten auf der Schnittseite (dicke Pfeile) vermindert, alle übrigen Teile in Normalgröße. Bezeichnungen wie in Abb. 2, S. 510. Vergrößerung etwa $50\times$

paarigen Teilen werden die Platten häufig aufreguliert, die P-Borsten-Gruppe nur in 58% der Scheibenhälften, Paragonien und Vasa jedoch selten.

Eine Sagittalhälfte hat somit bei der 72. Std nach Eiablage die Fähigkeit zur qualitativ vollkommenen Regulation im gleichalten Wirt weitgehend verloren.

Quantitativ sind wiederum alle Weichteile normal gestaltet, bis auf einen Fall, in dem ein Paragonium deutlich verkleinert ist. Tabelle 14 gibt eine Übersicht über die Borstenzahlen der Platten. Auf der abgewandten Seite sind die Platten normal ausgebildet (vgl. mit Tabelle 2, S. 509). Auf der Schnittseite hingegen tragen alle Platten — mit Aus-

Tabelle 14. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) auf Platten von Schnittseite und abgewandter Seite*

72 Std alte Larven des 3. Stadiums als Spender und Wirte.

Platten	Schnittseite			Abgewandte Seite			<i>t</i>	<i>p</i>
	<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>	<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>		
Analplatten	41	24,1	10,50	50	34,4	5,14	6,1	<0,01
Claspers	44	16,5	4,36	50	26,0	2,01	13,8	<0,01
Lateralplatten	44	13,9	2,55	50	14,1	1,70	0,45	>0,60
P-Borsten-Gruppen .	28	8,4	4,20	50	14,9	1,84	9,5	<0,01

nahme der Lateralplatten — gesichert weniger Borsten. Der Vergleich der *t*-Werte zeigt, daß die Differenz bei den Analplatten am wenigsten ausgeprägt ist, deutlicher bei den P-Borsten, am deutlichsten bei den Claspers. Kein einziges Implantatspaar stellt 2 Trakte dar, die qualitativ und quantitativ die Masse von Kontrollen erreichen.

Die Genitalscheibe hat also die Fähigkeit zur vollen Regulation im gleichaltrigen Wirt nach der 72. Std verloren.

d) *Korrelation der Implantatsgröße im Sagittalhälftenversuch.* Wir haben auf S. 512 und 516 darauf hingewiesen, daß es wegen der Kleinheit der Genitalscheibe nicht möglich ist, den Schnitt immer genau median zu führen. Trotzdem konnten wir bei den Versuchsserien A und B (Tabelle 1, S. 507) feststellen, daß beide Fragmente gleichgroße Platten differenzierten.

Es gilt nun zu prüfen, ob eine solche Korrelation zwischen den Platten eines Implantatspaares auch bei den Serien C, D und E festzustellen sei; bei diesen Versuchsserien wurden, wie auf S. 528 zusammengefaßt ist, die Platten der Schnittseite häufig verkleinert ausgebildet. Die schematische Abb. 9 orientiert über die untersuchten Korrelationen.

Zunächst interessiert die Frage, ob 2 Platten des linken Implantats eines Paares insgesamt besonders viele oder wenige Borsten tragen, wenn auf den Platten des rechten Implantats besonders viele stehen. In Tabelle 15 sind die mittleren Korrelationskoeffizienten (*r*) aus den Serien C, D und E für alle Plattenpaare zusammengestellt. Ein Homogenitätstest (vgl. SNEDECOR 1953) ergab, daß diese Zusammenfassung der Koeffizienten der einzelnen Serien zu einem gemeinsamen *r* bei allen Platten gerechtfertigt ist. *Wir stellen fest, daß für die Borstenzahl-Summe zweier Implantate eines Paares bei allen Strukturelementen positive Korrelation besteht.*

Man muß nun weiter fragen, ob eine Korrelation bestehe zwischen den Platten der Schnittseite beider Implantate (S_l und S_r , Abb. 9) bzw. den Platten der abgewandten Seite beider Implantate (A_l und A_r). Wiederum rechtfertigte ein Homogenitätstest die Zusammenfassung aller Korrelationskoeffizienten der 3 Serien C, D und E in einen mittleren Wert r , der in Tabelle 16 für die verschiedenen Platten angegeben ist. Wie wir sehen, herrscht sowohl zwischen den Schnittseitenplatten als auch zwischen den Platten der abgewandten Seite positive Korrelation. Auf der Schnittseite ergibt sich — mit Ausnahme der Lateralplatten — eine bessere Sicherung als auf der abgewandten.

Tabelle 15. *Mittlere Korrelationskoeffizienten (r) aus den Versuchsserien C, D und E für die Beziehung zwischen den Borstenzahl-Summen der Platten der linken Implantate und den Borstenzahl-Summen der Platten der rechten Implantate (vgl. Abb. 9)*
 n , Anzahl Plattenpaare.

Strukturelemente	n	r	p
Analplatten	71	+0,462	< 0,01
Claspers	72	+0,477	< 0,01
Lateralplatten	71	+0,302	= 0,01
P-Borsten-Gruppen	69	+0,413	< 0,01

Zusammenfassend stellen wir fest, daß sowohl bei Gegenüberstellung der Summen (Tabelle 15) als auch beim Vergleich der Einzelplatten (Tabelle 16) positive Korrelation besteht. *Obwohl die beiden Fragmente einer Scheibe entsprechend der Fehlerbreite unserer Technik nicht genau gleich groß sind, differenzieren sie im Mittel zwei gleichgroße Trakte.*

Nun interessiert weiter die Frage, ob z. B. ein Clasper der Schnittseite eines Implantats besonders groß sei, wenn die Analplatte der

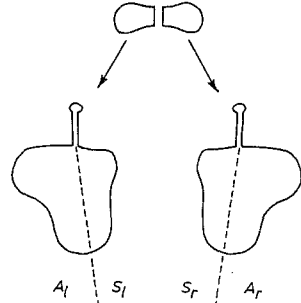


Abb. 9. Schematische Darstellung der Hartteile eines Implantatspaars vom Typus der Abb. 8, S. 523. A_l abgewandte Seite des linken Implantats; S_l Schnittseite des linken Implantats; S_r Schnittseite und A_r abgewandte Seite des rechten Implantats. Die unterbrochenen Linien trennen die abgewandte Seite von der Schnittseite

Tabelle 16. *Mittlere Korrelationskoeffizienten (r) aus den Versuchsserien C, D und E für die Beziehung A_l-A_r bzw. S_l-S_r (vgl. Abb. 9)*
 n , Anzahl Plattenpaare.

Strukturelemente	Abgewandte Seite			Schnittseite		
	n	r	p	n	r	p
Analplatten	71	+0,255	< 0,05	71	+0,522	< 0,01
Claspers	72	+0,282	< 0,05	72	+0,532	< 0,01
Lateralplatten	71	+0,362	< 0,01	71	+0,298	< 0,05
P-Borsten-Gruppen	69	+0,238	≈ 0,05	69	+0,545	< 0,01

Schnittseite desselben Implantats besonders klein ist. Das könnte bedeuten, daß der Clasper „auf Kosten“ der Analplatte groß geworden ist, daß also zwischen den beiden Primordien eine Konkurrenz besteht.

Tabelle 17 zeigt, daß das kaum der Fall ist. In den drei daraufhin untersuchten Serien herrscht positive Korrelation zwischen Clasper- und Analplattengröße. Die beiden Anlagen scheinen weitgehend autonom heranzuwachsen. Zum gleichen Schluß sind HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) auf Grund anderer Überlegungen gekommen.

e) *Art der Minderleistung auf den verkleinerten Platten.* Bei den Sagittalhälftenversuchen haben wir verschiedentlich festgestellt, daß die Platten der Schnittseite mehr oder weniger reduziert ausgebildet sind (S. 520, 522, 524). Nun zeigen die verschiedenen Platten des männlichen Geschlechtsapparates typische Borstenmuster. Wir müssen deshalb fragen, ob bei der Verkleinerung einer Platte beliebige

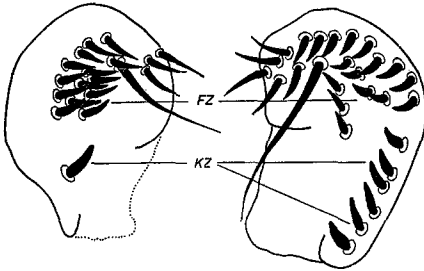


Abb. 10. Reduziert ausgebildeter (links) und normaler (rechts) Clasper. Die Reduktion erfaßt die Kammzähne (KZ) stärker als die Feldzähne (FZ). Vergrößerung ca. 250 ×

Tabelle 17. Korrelationskoeffizienten (r) in den Versuchsserien C, D und E für die Beziehung zwischen Borstenzahl der Analplatte und Zähnezahl des Claspers der Schnittseite n , Anzahl Paare.

Serie	n	r	p
C	55	+ 0,736	< 0,01
D	58	+ 0,261	< 0,05
E	49	+ 0,571	< 0,01

Borstenregionen erfaßt werden. Eine solche Untersuchung kann Aufschlüsse geben über die feldinterne Gliederung des Blastems.

Die normale *Medialplatte* (Clasper) trägt eine Gruppe von etwa 19 flächig angeordneten „Feldzähnen“, deren einer besonders lang ist, sowie eine einfache Reihe von etwa 6 „Kammzähnen“ (Abb. 10 rechts; vgl. mit Abb. 5 in HADORN, BERTANI und GALLERA 1949). Wird die Medialplatte im Sagittalhälftenversuch auf der Schnittseite verkleinert ausgebildet, so scheint auf der Platte vorwiegend die Zahl der Kammzähne von der Reduktion erfaßt zu werden, während die Feldzahn-Zahl meist nur unbedeutend oder überhaupt nicht vermindert ist (Abb. 10 links). Für die statistische Untersuchung zählen wir zunächst Kamm- und Feldzähne auf den Medialplatten von Kontroll-Implantaten. Dieselbe Zählung führen wir sodann bei allen Versuchsserien durch, bei denen regelmäßig verkleinerte Platten vorkommen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 18 dargestellt. Es fällt auf, daß die Mittel von Kamm- und Feldzahn-Zahl auf der abgewandten Seite in allen 3 Versuchsserien annähernd gleichgroß ist wie bei der Kontrollserie. Dasselbe gilt für das Verhältnis der Mittel. Auf der Schnittseite ist das Verhältnis Feld : Kamm in allen 3 Serien deutlich zugunsten der Feldzähne verschoben, und zwar um so ausgeprägter, je älter Spender und Wirte der Scheiben sind.

Tabelle 18. *Kamm- und Feldzähne-Zahl der Claspers auf Schnittseite und abgewandter Seite im Sagittalhälftenversuch*

\bar{x} mittlere Zähnezahl, s Standardabweichung. Bezeichnungen der Serien nach Tabelle 1, S. 507.

Serie	n	Schnittseite					Abgewandte Seite				
		Feld		Kamm		Feld:Kamm	Feld		Kamm		Feld:Kamm
		\bar{x}	s	\bar{x}	s		\bar{x}	s	\bar{x}	s	
C	49	17,6	3,43	3,8	1,77	4,6:1	19,7	1,94	5,9	0,97	3,3:1
D	57	17,0	2,11	3,2	1,64	5,3:1	19,6	2,13	6,1	0,83	3,2:1
E	42	14,5	3,46	1,9	1,68	7,6:1	19,7	1,68	6,2	0,76	3,2:1
K	48	—	—	—	—	—	19,0	2,03	5,9	0,69	3,2:1

Die Verschiedenheit der Verhältnisse läßt sich statistisch mit Hilfe von 4-Felder-Tafeln prüfen. Wir fragen uns z. B., ob in Serie C die Verhältniswerte 4,6:1 und 3,3:1 signifikant von dem Wert verschieden sein, der zu erwarten wäre, wenn Schnittseite und abgewandte Seite zusammen eine homogene Stichprobe von Claspers darstellen würden. Ungekürzt lauteten die Verhältnisse 860:186 bzw. 966:288. Aus der 4-Felder-Tafel ergibt sich $\chi^2 = 9,64$ und $p < 0,01$. Bei der Serie D ergibt die gleiche Berechnung $\chi^2 = 24,85$ ($p < 0,001$), in Serie E wird $\chi^2 = 42,95$ mit $p < 0,001$. Die Claspers von Schnittseite und abgewandter Seite stellen somit kein homogenes Material dar; die Verhältnisse sind gesichert verschieden. Mit der gleichen Methode läßt sich prüfen, ob auf der Schnittseite das Feld:Kamm-Verhältnis verschieden sei. Bei Gegenüberstellung der Serien C und D sind die Verhältnisse nicht gesichert verschieden ($\chi^2 = 1,3$). Für die Daten von D und E hingegen finden wir $\chi^2 = 6,85$ und $p < 0,01$. Das Feld:Kamm-Verhältnis verschiebt sich demnach mit zunehmendem Alter von Spender und Wirt immer deutlicher zugunsten der Feldzähne. Für die Claspers der abgewandten Seite gilt diese Feststellung nicht; die Verhältniszahlen bleiben hier durch alle Altersstufen unverändert.

Nun haben wir weiter auf jedem einzelnen Implantat die Differenzen der Kammzähne von Schnittseite und abgewandter Seite gebildet und das Mittel dieser Differenzen berechnet. Mit t -Test wurde geprüft, ob diese Differenz signifikant von Null verschieden sei. Das gleiche Verfahren haben wir für die Feldzähne angewandt. Die Ergebnisse gehen aus Tabelle 19 hervor.

Tabelle 19. *Zähnezahl-Differenzen auf Schnittseite und abgewandter Seite desselben Implantats für Kamm- und Feldzähne der Claspers*

\bar{x} , mittlere Differenz; $s_{\bar{x}}$, ihr standard error; s Standardabweichung. Bezeichnung der Serien nach Tabelle 1, S. 507.

Serie	n	Kammzähne-Differenz			Feldzähne-Differenz			$\bar{x}_K - \bar{x}_F$	s^2	t
		\bar{x}_K	$s_{\bar{x}}$	t	\bar{x}_F	$s_{\bar{x}}$	t			
C	49	2,1	0,32	6,5	2,2	0,49	4,5	0,1	8,4	0,17
D	57	2,9	0,26	10,9	2,5	0,44	5,7	0,4	7,5	1,10
E	42	4,4	0,32	13,5	5,2	0,55	9,4	0,8	8,6	1,77

Wir stellen fest, daß in allen Serien sowohl Kammzähne-Differenz als auch Feldzähne-Differenz signifikant von Null verschieden ist, und zwar ist die Signifikanz bei den Kammzähnen durchwegs höher als bei den Feldzähnen. Sie ist zudem um so ausgeprägter, je älter Spender und Wirt sind. Merkwürdig ist, daß die

Differenz $\bar{x}_K - \bar{x}_F$ in keiner Serie signifikant ist. Man muß bedenken, daß auf einem Clasper rund 3—4mal mehr Feldzähne stehen als Kammzähne. Würden im Sagittalhälftenversuch beide Borstentypen relativ zu ihrer Größe gleichstark betroffen, dann müßte \bar{x}_F 3—4mal größer sein als \bar{x}_K . Das ist jedoch nicht der Fall.

Wir können aus diesen statistischen Überlegungen schließen, daß bei Verkleinerung der Medialplatte zwar sowohl Feld-, als auch Kammzähne-Zahl betroffen werden, daß aber *die Kammzahn-Region stärker reduziert wird als der Bereich der Feldzähne*. Diese Diskrepanz wird mit zunehmendem Alter von Spender und Wirt immer ausgeprägter.

Die normale *Analplatte* ist auf der Seite der Penis-Tragplatte mit einem dichten Besatz von etwa 17 Borsten versehen. Auf dem medianen Teil des Rests der Platte stehen in weniger dichter Anordnung weitere 18 Borsten (vgl. Abb. 6 in HADORN, BERTANI und GALLERA 1949). Wie auf S. 524 gezeigt wurde, ist bei der Versuchsserie E die Borstenzahl der Analplatte auf der Schnittseite deutlich herabgesetzt (vgl. Tabelle 14, S. 524). Bei der Mehrzahl der Implantate scheint auf der Schnittseiten-Analplatte vorwiegend die Zone der weniger dicht stehenden Borsten reduziert zu sein. Die Abgrenzung der beiden Areale läßt sich indessen nicht so exakt durchführen, daß der Unterschied statistisch erfaßt werden könnte.

Etwa neun der durchschnittlich 15 *Peripherborsten* stehen in der lateralen bauchigen Blase des Genitalbogens; die übrigen 6 Borsten finden sich in dem dunkel pigmentierten Bereich unmittelbar seitlich der Analplatte (vgl. Abb. 2, S. 510). Bei allen Serien, in denen die P-Borsten-Gruppe der Schnittseite reduziert ausgebildet ist, betrifft die Verkleinerung zumeist nur die Region der bauchigen Blase.

f) *Zusammenfassung*. 1. Männliche Genitalscheiben wurden um die Zeit der 2. Larvenhäutung median durchgeschnitten und die Fragmente in jeweils gleichalte Wirtslarven verpflanzt.

2. Erfolgte die Operation unmittelbar vor der Häutung, so bildeten 19 von 28 Sagittalhälftenpaaren je 2 Geschlechtsapparate aus, die alle Strukturelemente enthalten. Insgesamt 5 Paare differenzierten je 2 Apparate, die auch quantitativ normal sind.

3. Auch unmittelbar nach der Häutung fragmentierte Scheiben vermögen je zwei quantitativ und qualitativ normale Geschlechtsapparate auszubilden (sechs von 31 Paaren). Insgesamt 14 Paare waren qualitativ vollständig.

4. Bei Operation nach der 72. Std wurde nie quantitativ volle Regulation beobachtet (25 Paare). Zwei Implantatspaare waren qualitativ normal.

5. Die Regulationsfähigkeit der Fragmente nimmt also mit zunehmendem Alter von Spender und Wirt kontinuierlich ab.

6. In allen 3 Versuchsserien gibt es einzelne Sagittalhälften, aus denen mehr oder weniger unvollständige Genitaltrakte hervorgehen. Solche Apparate zeichnen sich durch Fehlen oder Verkleinerung einzelner Strukturelemente der Schnittseite aus.

7. Fehlen bzw. Verkleinerung betreffen hauptsächlich Vasa und Paragonien, P-Borsten, dann Claspers und Analplatten. Die Lateral-

platten fehlen gleich häufig wie Claspers und Analplatten, sind aber stets normal ausgebildet.

8. Die Borstenzahlen der Platten zweier Implantate eines Sagittalhälftenpaares sind positiv korreliert.

9. Zwischen der Borstenzahl der geschädigten Analplatte und der Zahnzahl des verkleinerten Claspers auf der Schnittseite der Implantate besteht positive Korrelation.

10. Die Verkleinerung der Claspers erfaßt die Zone der Kammzähne stärker als die Feldzahn-Region.

11. Auf der Analplatte scheint die dicht beborstete Zone von der Reduktion weniger stark betroffen zu sein als die übrige Platte.

12. In der P-Borstengruppe fehlt bei Reduktion vorwiegend die bauchige Blase des Genitalbogens.

4. Erstarren des Regulationsvermögens im Laufe der Larvenentwicklung?

a) *Alte Scheibenhälften in jungen Wirten* (Versuchsserie F, Tabelle 1, S. 507). Die bisherigen Serien A—E zeigen, daß mit zunehmendem Alter der Versuchstiere die Regulationsleistungen der Scheiben geringer werden. Das könnte bedeuten, daß das Anlagematerial im Laufe des Larvenlebens zunehmend fester determiniert wird. Nun haben wir aber immer gleich alte Tiere als Spender und Wirte verwendet. Die Versuchsserie F soll jetzt prüfen, was eine alte Scheibenhälfte im jungen Wirt leistet. Das Ergebnis kann entscheiden, ob sich der Determinationszustand der Scheibe während des Larvenlebens verändert.

Tabelle 20. *Entwicklungsleistung von 32 Sagittalhälftenpaaren männlicher Genitalscheiben verpupungsreifer Larven in Wirten des späten 2. Stadiums*

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen und Prozent der Scheibenhälften mit Regulation (% R). Bezeichnungen wie in Tabelle 3, S. 509.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit				% R
	4	3	2	1	
V, P, je	19	8	5	—	72
Analplatten	30	2	—	—	97
C, L, je	28	4	—	—	94
P-Borsten	22	9	1	—	83
D, Sp, Tp, Da, je .	—	—	32	—	100

Die *qualitative* Entwicklungsleistung von 32 Sagittalhälftenpaaren ist in Tabelle 20 zusammengestellt. Abb. 2 (S. 510) und Abb. 7 (S. 519) stellen typische Implantatspaare dar. Von 32 Paaren haben 19 je 2 Geschlechtsapparate hervorgebracht, die alle Strukturelemente enthalten. Die Gesamtform der Hartteile ist darunter bei 14 Paaren je symmetrisch; die übrigen 5 Paare haben je einen symmetrischen und einen asymmetrischen Genitaltrakt differenziert. In den restlichen 13 Implantatspaaren stellen wir oft Fehlen oder Verkleinerung des einen oder anderen Elementes fest; die Hartteile erscheinen dann oft asymmetrisch. Die Regulations-

leistung ist bei Vasa und Paragonien am geringsten (Tabelle 20), etwas besser bei den Peripherborsten und nahezu normal bei den anderen Platten. Alle unpaaren Teile werden voll ausgebildet. *Eine Sagittalhälfte aus einer verpuppungsreifen Larve ist somit imstande, einen qualitativ normalen Geschlechtsapparat hervorzubringen* (insgesamt 44 von 64 Fällen), *wenn sie in einen jungen Wirt verpflanzt wird.*

In bezug auf die *quantitative* Ausbildung sind die unpaaren Teile normal. Dasselbe gilt für Vasa und Paragonien; nur in 2 Fällen war eines der beiden Paragonien deutlich verkleinert. Die Platten der schnittabgewandten Seite weisen erwartungsgemäß normale Borstenzahlen auf (Tabelle 21, vgl. mit Tabelle 2, S. 509). Auf der Schnittseite

Tabelle 21. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) auf Platten von Schnittseite und abgewandter Seite*

Sagittalhälften von Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven in Wirten des späten 2. Stadiums.

Platten	Schnittseite			Abgewandte Seite			<i>t</i>	<i>p</i>
	<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>	<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>		
Analplatten	62	33,8	7,90	64	36,7	3,03	2,74	< 0,01
Claspers	60	22,8	4,91	64	27,7	2,54	7,04	< 0,01
Lateralplatten	60	15,4	2,13	64	14,9	1,46	—	—
P-Borsten-Gruppen .	51	12,1	4,33	64	17,2	3,26	7,20	< 0,01

tragen alle Platten — mit Ausnahme der Lateralplatten — gesichert weniger Borsten. Diese Minderleistung der Schnittseite ist am ausgeprägtesten für P-Borsten und Claspers, weniger deutlich für die Analplatten. Die 14 vollkommen symmetrischen Implantatspaare dieser Versuchsserie erreichen in den Borstenzahlen aller Platten das Maß von Kontrollen. *Sagittalhälftenpaare von männlichen Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven können also im jungen Wirt je zwei qualitativ und quantitativ normale Geschlechtsapparate differenzieren.*

b) Vergleich mit früheren Versuchsserien. In Serie B (Tabelle 1, S. 507) hatten wir die Entwicklungsleistung von Sagittalhälften aus verpuppungsreifen Larven im gleichalten Wirt geprüft. Wir erinnern uns (S. 517), daß keine einzige Scheibenhälfte einen ganzen Genitaltrakt ausbildete. Demgegenüber zeigen Hälften aus verpuppungsreifen Larven der Serie F Regulationsleistungen, die fast durchwegs identisch sind mit den Leistungen junger Scheiben in jungen Wirten. In der Versuchsserie F verwendeten wir Larven des späten 2. Stadiums als Wirte (55—64 Std); Wirte des gleichen Alters finden wir auch in Serie C. Ein Vergleich von Tabelle 9, S. 518, und Tabelle 20 zeigt, daß die Leistungen der alten und der jungen Scheibenhälften im jungen Wirt annähernd identisch sind. Einzig Vasa und Paragonien werden in Serie F etwas

schlechter aufreguliert als in Serie C. Die 14 völlig normalen Implantatspaare, die wir in Serie F aus Scheibenhälften verpuppungsreifer Larven erhielten, zeigen jedoch deutlich, daß die Genitalscheiben während des ganzen Larvenlebens im Sagittalhälftenversuch voll regulationsfähig bleiben. *Der Determinationszustand des Anlagematerials scheint sich somit vom mittleren 2. Larvenstadium bis zur verpuppungsreifen Larve nicht irreversibel zu verändern.*

IV. Fragmentation weiblicher Genitalscheiben

Verschiedene frühere Arbeiten (HADORN und GLOOR 1946, HADORN, BERTANI und GALLERA 1949, HADORN und CHEN 1956) ließen vermuten,

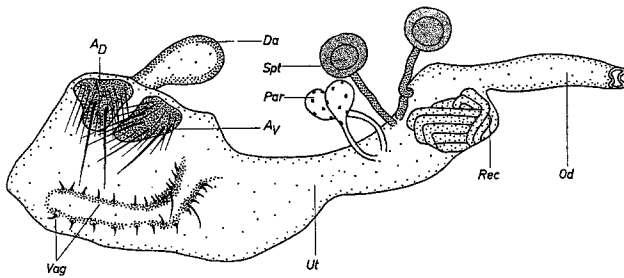


Abb. 11. Normaler weiblicher Geschlechtsapparat, aus einer implantierten Ganzscheibe. *A_D* dorsale Analplatte; *A_V* ventrale Analplatte, *Da* hinterster Teil des Enddarms; *Od* Ovidukt; *Par* Parovarien; *Rec* ventrales Receptaculum; *Spt* Spermatheken; *Ut* Uterus; *Vag* Vaginalplatten. Vergrößerung ca. 100×

daß sich weibliche und männliche Genitalprimordien entwicklungsphysiologisch sehr ähnlich verhalten. Einzelne Befunde sprachen jedoch dafür, daß zumindest im zeitlichen Ablauf der Entwicklungsvorgänge geschlechtsspezifische Unterschiede bestehen. Es schien deshalb lohnend, gleichzeitig mit den Versuchen am Männchen entsprechende Experimente am Weibchen durchzuführen. Einzig bei der schwer durchzuführenden Fragmentation 55 Std alter Scheiben beschränkt sich unser Material auf das männliche Geschlecht.

Die weiblichen Versuchstiere stammen durchwegs aus den gleichen Zuchtschalen wie die Männchen.

1. Kontrollversuche (Versuchsserie K, Tabelle I, S. 507)

a) *Die untersuchten Strukturelemente.* Der weibliche Geschlechtsapparat von *Drosophila* wurde von verschiedenen Autoren beschrieben (NONIDÉZ 1920, DOBZHANSKY 1930, GLEICHAUF 1936, HADORN und GLOOR 1946, MILLER 1950). Wir beschränken uns hier auf die Aufzählung der untersuchten Strukturelemente.

Aus der weiblichen Genitalscheibe entstehen Ovidukt, Uterus, ventrales Receptaculum, 2 Spermatheken, 2 Parovarien, 2 Vaginalplatten, je eine dorsale und eine ventrale Analplatte sowie der hinterste Teil des Enddarms (Abb. 11). Die beiden Analplatten sind durch ihr

Borstenmuster leicht voneinander unterscheidbar. Die dorsale Platte trägt zwei dicke Langborsten, die alle übrigen Borsten überragen; zwischen den Langborsten stehen regelmäßig zwei auffallend kurze Borsten. Bei der ventralen Platte fallen 4 Langborsten auf, die aber die Größe der dorsalen Langborsten nicht erreichen.

b) *Qualitative und quantitative Entwicklungsleistung von implantierten Ganzscheiben.* Alle 33 transplantierten ungeteilten Genitalscheiben brachten einen qualitativ normalen Geschlechtsapparat hervor (vgl. Abb. 11). Beim Ovidukt ist — soweit wir dies nach unseren Totalpräparaten beurteilen können — immer dann nur der unpaare Teil ausgebildet, wenn das Implantat frei im Wirtsabdomen liegt oder mit nur einem Wirtsovar

Tabelle 22. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) für die verschiedenen Platten*
Kontrollversuche (Spender und Wirt 96 ± 1 Std).

Platten	n	\bar{x}	s
Vaginalplatten	66	13,4	1,07
Dorsale Analplatten	33	17,8	1,53
Ventrale Analplatten	33	18,6	1,84

Kontakt aufgenommen hat. Oft verbinden sich aber beide Ovarien des Wirts mit dem Implantat; dann ist — wie bei der Entwicklung *in situ* — der paarige Teil des Ovidukts ausgebildet. Auch bei den Ex-

perimentalserien konnten wir diese Beobachtung immer wieder machen. Sie stimmt überein mit den Angaben von PANTELOURIS (1955).

Die Untersuchung der *quantitativen* Entwicklungsleistung haben wir auf Borstenzählung der Platten beschränkt. Die Implantate sind oft längs des Uterus eingerollt, so daß die Größe von Uterus und Ovidukt nicht exakt bestimmt werden kann. Der Umfang der Parovarien variiert stark, was wohl auf unterschiedlichem Füllungszustand und Schrumpfungsgrad beruht. An den auffälligen, braunen Kapseln der Spermatheken fallen Größenanomalien leicht auf; wir haben deshalb auf Messungen verzichtet. In der Tabelle 22 sind die Borstenzahlen der einzelnen Platten zusammengestellt. Sie stimmen überein mit Daten, die wir an Stichproben von jüngerem Material ermittelten.

2. *Entwicklungspotenzen weiblicher Genitalscheibenhälften*

a) *Spender und Wirt unmittelbar vor der 2. Larvenhäutung* (Versuchsserie C, Tabelle 1, S. 507). Die *qualitative* Entwicklungsleistung von 20 Sagittalhälftenpaaren ist in Tabelle 23 zusammengestellt. Abb. 12 zeigt ein typisches Implantatspaar. Bei den meisten Implantaten sind Ovidukt, Uterus, Darm, Receptaculum und Spermatheken in normaler Zahl vorhanden. Hingegen stellen wir häufig Minderleistungen im Bereich der Analplatten, Vaginalplatten und Parovarien fest. Vor allem die dorsalen Analplatten sind häufig als „Halbplatten“ ausgebildet, wie sie auch nach Lokalbestrahlungen von Genitalscheiben beobachtet

wurden (URSPRUNG 1957). Diese Halbplatten sind bei der mikroskopischen Untersuchung einmal an ihrer Form und dann besonders daran zu erkennen, daß nur die linke oder rechte Hälfte des typischen Borstenmusters ausgebildet ist. Eine dorsale Halbplatte z. B. trägt nur eine der für die Ganzplatte charakteristischen 2 Langborsten; auf einer ventralen Halbplatte finden wir nur 2 statt 4 Langborsten.

Zwei Hälftenpaare bilden je 2 Geschlechtsapparate aus, die sämtliche Strukturelemente enthalten.

Soweit wir die *quantitative* Leistung bei der Sektion und im Präparat beurteilen können, scheinen die unborsteten Teile sämtlich Normalgröße zu haben. Die Ergebnisse der Borstenzählungen auf den verschiedenen Platten sind in Tabelle 24 zusammen-

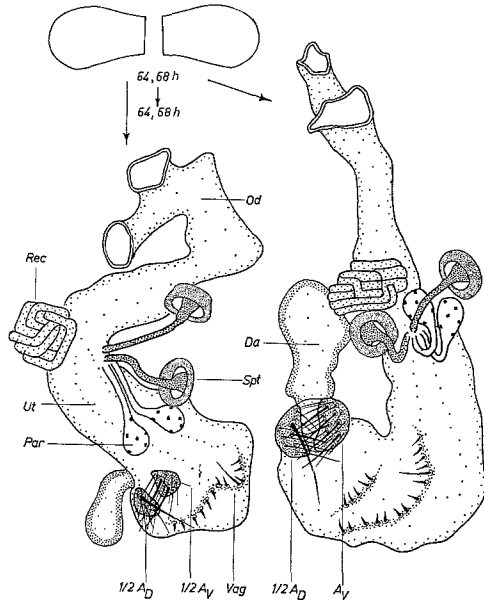


Abb. 12. Typisches Implantatspaar aus 2 Sagittalhälften weiblicher Genitalscheiben, Spender und Wirte 64 Std bzw. 68 Std alt. Unpaare Teile sowie Parovarien und Spermatheken in Normalzahl und -größe ausgebildet. Bei den paarigen Teilen Reduktionen: Dorsale Analplatten als Halbplatten ($\frac{1}{2} A_D$), eine der ventralen ebenfalls als Halbplatte ($\frac{1}{2} A_V$), eine der vaginalen platten fehlend oder verkleinert. Bezeichnungen wie in Abb. 11, S. 531. Vergrößerung ca. 100x

Tabelle 23. *Entwicklungsleistung von 20 Sagittalhälftenpaaren von 64 Std alten weiblichen Genitalscheiben in gleichalten Wirten*

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen bzw. Fälle mit Ganz- ($\frac{1}{1}$) und Halbplatten ($\frac{1}{2}$). %R: Prozentsatz der Scheibenhälften mit Regulation.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit				% R
	4	3	2	1	
Ovidukt (Od)	—	—	20	—	100
Uterus (Ut)	—	—	20	—	100
Receptaculum (Rec)	—	—	20	—	100
Spermatheken (Spt)	19	1	—	—	98
Parovarien (Par)	8	8	4	—	65
Vaginalplatten	3	10	7	—	40
Darm (Da)	—	—	20	—	100
	$\frac{1}{1} + \frac{1}{1}$	$\frac{1}{1} + \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	
Dorsale Analplatten	1	7	12	—	22
Ventrale Analplatten	6	12	2	—	60

gestellt. Bei der Mehrzahl der Implantate ist nur eine der beiden Vaginalplatten ausgebildet. Sie erreicht im Mittel angenähert die Größe von Kontrollen (vgl. mit Tabelle 22, S. 532). Auf 16 der 40 Implantate steht außerdem eine zweite, deutlich verkleinerte Vaginalplatte, die wir wohl der Schnittseite zuordnen können. Bei der Auszählung der Analplatten-Borsten mußten wir unterscheiden zwischen Ganz- und Halbplatten. Frühere Untersuchungen haben ergeben, daß die dorsale und die ventrale Analplatte aus je zwei bilateral-symmetrisch angeordneten Feldern hervorgehen, deren Zentren in den Seitenflügeln der Genitalscheibe liegen; in der Normalentwicklung bildet wohl jedes dieser Felder eine Halbplatte

Tabelle 24. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) auf Platten von Schnittseite und abgewandter Seite bzw. Ganz- und Halbplatten aus Sagittalhälften von Genitalscheiben 64 Std alter Larven in gleichalten Wirten.*

Platten	Schnittseite			Abgewandte Seite		
	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s
Vaginalplatten	16	6,0	3,85	40	12,6	2,21
	Halbplatten			Ganzplatten		
Dorsale Analplatten . . .	31	9,6	3,36	9	17,1	1,54
Ventrale Analplatten . .	16	11,6	3,35	24	18,9	3,20

(URSPRUNG 1957). Aus Tabelle 24 geht hervor, daß die Halbplatten annähernd die Hälfte der Borsten von Ganzplatten tragen. Nun gibt es auch Implantate, bei denen auf einer Analplatte z. B. 12 Borsten stehen. Weil in solchen Fällen die für Ganzplatten charakteristische Langborstenzahl meist reduziert ist, haben wir sie bei den Halbplatten eingereiht. Es kann sich dabei aber durchaus um Übergangsformen zwischen Ganz- und Halbplatten handeln. Die für die Halbplatten angegebenen Borstenmittel dürften somit eher etwas zu hoch liegen.

Nur bei einem der 2 Hälftenpaare, die zwei qualitativ normale Trakte lieferten, erreichten alle Strukturelemente auch quantitativ die Größe von Kontrollen. Daraus geht immerhin hervor, daß *vollständige Regulationsfähigkeit der Genitalscheibe in dieser Versuchsanordnung auch beim Weibchen noch bis zum Ende des 2. Larvenstadiums bestehen kann.*

b) Spender und Wirt unmittelbar nach der 2. Larvenhäutung (Versuchsserie D, Tabelle 1, S. 507). Was die *qualitative* Leistung der Sagittalhälften betrifft, ist aus Tabelle 25 ersichtlich, daß die unpaaren Teile und die Spermatheken in allen Implantaten regulativ ergänzt wurden. Wie schon bei den Versuchen vor der Häutung (S. 532), stellen wir auch hier jedoch Minderleistungen bei Platten und Parovarien fest. Meistens ist pro Implantat nur eine der beiden Vaginalplatten ausgebildet. Von der dorsalen Analplatte ist auf jedem Implantat eine Halbplatte vor-

Tabelle 25. *Entwicklungsleistung von 28 Sagittalhälftenpaaren von 68 Std alten weiblichen Genitalscheiben in gleichalten Wirten*

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen bzw. Fälle mit Ganz- ($\frac{1}{1}$) und Halbplatten ($\frac{1}{2}$). %R: Prozentsatz der Scheibenhälften mit Regulation. Bezeichnungen wie in Tabelle 23, S. 533.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit				%R
	4	3	2	1	
Od, Ut, Rec, Da, je . . .	—	—	28	—	100
Spermatheken	28	—	—	—	100
Parovarien	15	8	5	—	68
Vaginalplatten	4	7	17	—	27
	$\frac{1}{1} + \frac{1}{1}$	$\frac{1}{1} + \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	
Dorsale Analplatten . . .	1	6	21	—	14
Ventrale Analplatten . .	8	14	6	—	53

handen; die beiden Halbplatten eines Implantatspaares ergänzen sich spiegelbildlich zu einer Ganzplatte, wenn wir uns die beiden Trakte median zusammengesetzt denken. Die ventralen Analplatten sind häufiger in normaler Form ausgebildet. Sie sind „besser“ aufreguliert worden als die dorsalen. Ein typisches Implantatspaar dieser Serie ist in Abb. 12, S. 533, dargestellt. *2 Sagittalhälftenpaare haben je zwei qualitativ vollständige Geschlechtsapparate hervorgebracht.*

Tabelle 26. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) auf Platten von Schnittseite und abgewandter Seite bzw. Ganz- und Halbplatten aus Sagittalhälften von Genitalscheiben 68 Std alter Larven in gleichalten Wirten*

Platten	Schnittseite			Abgewandte Seite		
	<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>	<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>
Vaginalplatten	15	4,8	3,69	56	13,4	1,94
	Halbplatten			Ganzplatten		
Dorsale Analplatten . . .	48	10,0	2,69	8	17,1	1,55
Ventrale Analplatten . .	27	12,2	3,33	29	18,8	3,00

In der Tabelle 26 sind die *quantitativen* Leistungen zusammengestellt. Ein Vergleich mit den Kontrolldaten der Tabelle 22, S. 532, zeigt, daß die Vaginalplatten der abgewandten Seite sowie die Anal-Ganzplatten angenähert gleichviele Borsten tragen wie Kontrollplatten. Die Vaginalplatten der Schnittseite hingegen tragen — soweit sie überhaupt ausgebildet sind — wesentlich weniger Zähne. Bei den Halbplatten stellen wir die gleichen mittleren Borstenzahlen fest wie bei der letzten Versuchsserie (Tabelle 24).

Aus einem der 2 Hälftenpaare, die in qualitativer Hinsicht je zwei vollständige Trakte entwickelt hatten, entstanden *zwei auch quantitativ als normal anzusehende Trakte.*

Tabelle 27. *Entwicklungsleistung von 30 Sagittalhälftenpaaren von 72 Std alten weiblichen Genitalscheiben in gleichalten Wirten*

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen bzw. Fälle mit Ganz- ($\frac{1}{1}$) und Halbplatten ($\frac{1}{2}$). %R: Prozentsatz der Scheibenhälften mit Regulation. Bezeichnungen wie in Tabelle 23, S. 533.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit					%R
	4	3	2	1		
Od, Ut, Rec, Da, je . . .	—	—	30	—		100
Spermatheken	29	1	—	—		98
Parovarien	9	7	14	—		42
Vaginalplatten	1	5	24	—		12
	$\frac{1}{1} + \frac{1}{1}$	$\frac{1}{1} + \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} + 0$	$\frac{1}{1} + 0$	
Dorsale Analplatten . . .	—	2	25	2	1	5
Ventrale Analplatten . .	8	6	13	1	2	40

c) *Spender und Wirte nach der 72. Std* (Versuchsserie E, Tabelle 1, S. 507). Wiederum sind die unpaaren Strukturelemente auf sämtlichen und die Spermatheken auf fast allen Implantaten in Normalzahl vorhanden (Tabelle 27, *qualitative* Entwicklungsleistung). Von den paarigen Teilen sind dorsale Analplatten und Vaginalplatten am häufigsten reduziert, dann ventrale Analplatten und Parovarien. Die dorsalen Analplatten sind meistens als Halbplatten ausgebildet. Wir finden auch einige ventrale Halbplatten; es gibt aber auch voll ausgebildete ventrale Platten. Abb. 13 stellt ein typisches Implantatspaar dar. *Kein einziges der 30 Sagittalhälftenpaare hat zwei vollständige Genitaltrakte hervorgebracht.*

Tabelle 28 gibt die *quantitative* Leistung auf den Platten. Verkleinerungen der unpaaren Strukturelemente konnten wir keine feststellen. Wiederum tragen die Vaginalplatten der abgewandten Seite

Tabelle 28. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) auf Platten von Schnittseite und abgewandter Seite bzw. Ganz- und Halbplatten aus Sagittalhälften von Genitalscheiben 72 Std alter Larven im gleichalten Wirt*

Platten	Schnittseite			Abgewandte Seite		
	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s
Vaginalplatten	6	3,2	2,32	60	12,5	3,02
	Halbplatten			Ganzplatten		
Dorsale Analplatten . . .	54	9,9	2,82	3	16,0	1,73
Ventrale Analplatten . .	32	10,6	1,98	24	18,1	1,92

annähernd gleichviele Zähne wie Kontrollplatten (vgl. Tabelle 22, S. 532). Die wenigen Vaginalplatten der Schnittseite hingegen tragen nur vereinzelte Zähne. Für die Analplatten gelten die gleichen Feststellungen, die wir schon früher machen konnten.

d) *Spender und Wirt verpuppungsreif* (Versuchsserie B, Tabelle 1, S. 507). Mit bezug auf die *qualitative* Leistung stellen wir fest, daß auf den Implantaten mit großer Regelmäßigkeit unpaare Teile und Spermatheken in Normalzahl ausgebildet sind (Tabelle 29, Abb. 13). Die Vaginalplatten sind durchwegs nur in der Einzahl vorhanden. Sowohl dorsale als auch ventrale Analplatten sind ausschließlich als Halbplatten differenziert worden. *Es gelang in dieser Versuchsserie nicht, aus einer Genitalscheibe zwei vollständige Trakte zu erhalten.*

Quantitativ finden wir auf den ausgebildeten Platten die Borstenzahlen, die für normale Vaginalplatten bzw. für Anal-Halbplatten zu erwarten sind (Tabelle 30).

e) *Alle Scheibenhälften in jungen Wirten* (Versuchsserie F, Tabelle 1, S. 507). Tabelle 31 gibt die *qualitative* Entwicklungsleistung von 15 Implantatspaaren wieder. Die unpaaren Elemente sind erwartungsgemäß von beiden Fragmenten ergänzt worden; dasselbe gilt für die Spermatheken und in der Mehrzahl der Fälle für die Parovarien. Im Bereich von Vaginalplatten und ventralen Analplatten ist die Regulation schlechter. Die dorsalen Analplatten endlich sind meist nur als Halbplatten ausgebildet. *In einem Fall haben beide Fragmente einer Scheibe je einen qualitativ vollständigen Geschlechtsapparat differenziert.* Bei vier

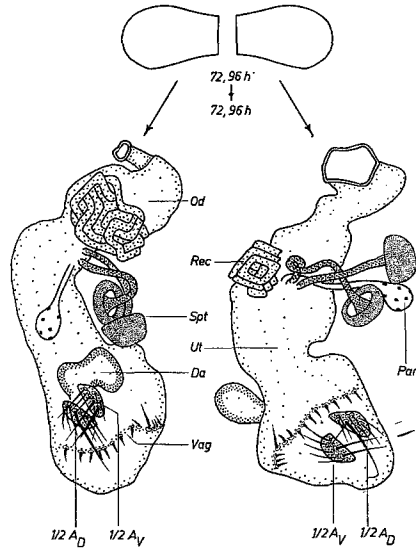


Abb. 13. Typisches Implantatspaar aus 2 Sagittalhälften weiblicher Genitalscheiben, Spender und Wirte 72 Std bzw. 96 Std alt. Unpaare Teile und Spermatheken in Normalzahl ausgebildet. Bei den paarigen Teilen Reduktionen: Vaginalplatten und Parovarien in der Einzahl, Analplatten als Halbplatten differenziert. Bezeichnungen wie in Abb. 11, S. 531. Vergrößerung ca. 100×

Tabelle 29. *Entwicklungsleistung von 20 Sagittalhälftenpaaren weiblicher Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven in gleich alten Wirten*

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen und Prozentsatz der Scheibenhälften mit Regulation (% R). $\frac{1}{2} A_D$ dorsale, $\frac{1}{2} A_V$ ventrale Anal-Halbplatte. Übrige Bezeichnungen wie in Tabelle 23, S. 533.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit				% R
	4	3	2	1	
Od, Ut, Rec, Da, je	—	—	20	—	100
Spermatheken . . .	11	8	1	—	75
Parovarien	—	1	18	1	5
Vag, $\frac{1}{2} A_D$, $\frac{1}{2} A_V$, je	—	—	20	—	0

In einem Fall haben beide Fragmente einer Scheibe je einen qualitativ vollständigen Geschlechtsapparat differenziert. Bei vier

weiteren Paaren hat eines der beiden Fragmente einen normalen Trakt gebildet.

Ein Vergleich der %R-Werte der Tabelle 31 mit den entsprechenden Daten der Tabelle 29, S. 537 (alte Scheibenhälften in alten Wirten) zeigt, daß alte Teilstücke in jungen Wirten bedeutend mehr leisten als in alten. Die Leistung der alten Fragmente im jungen Wirt erreicht

fast durchwegs diejenige junger Teilstücke in jungen Larven (Serien C und D, vgl. Tabelle 23, S. 533, und Tabelle 25, S. 535).

Tabelle 30. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) auf Platten aus Sagittalhälften von weiblichen Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven in gleichalten Wirten*

Platten	<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>
Vaginalplatten	40	14,0	1,65
Dorsale Anal-Halbplatten .	40	9,5	1,09
Ventrale Anal-Halbplatten .	40	9,3	1,41

Auch die *quantitative* Leistung (Tabelle 32) läßt sich am ehesten mit den Ergebnissen der

Versuchsserie C vergleichen (Tabelle 24, S. 534). Ein einziges Sagittalhälftenpaar der neuen Versuchsserie F hat zwei quantitativ vollständige Genitaltrakte differenziert.

Wie wir auf S. 530 schon für die männliche Scheibe festgestellt haben, ist demnach *auch bei der weiblichen Genitalscheibe das Alter des Wirts entscheidend für die Differenzierungsleistung eines Implantats, nicht das Alter des Sponders.*

Tabelle 31. *Entwicklungsleistung von 15 Sagittalhälftenpaaren weiblicher Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven in Wirten des späten 2. Stadiums*

Zahl der Fälle mit 4, 3, 2, 1 Elementen bzw. Fälle mit Ganz- ($\frac{1}{1}$) und Halbplatten ($\frac{1}{2}$). %R: Prozentsatz der Scheibenhälften mit Regulation.

Strukturelemente	Zahl der Implantatspaare mit				%R
	4	3	2	1	
Od, Ut, Rec, Darm, je .	—	—	15	—	100
Parovarien	10	3	2	—	77
Spermatheken	14	1	—	—	97
Vaginalplatten	5	4	6	—	47
	$\frac{1}{1} + \frac{1}{1}$	$\frac{1}{1} + \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} + \frac{1}{2}$		
Dorsale Analplatten . . .	2	4	9	—	27
Ventrale Analplatten . .	6	3	6	—	50

f) *Zusammenfassung.* 1. Weibliche Genitalscheiben wurden median durchgeschnitten und die Teilstücke paarweise in die Körperhöhle von Wirtslarven implantiert.

2. Erfolgte die Operation unmittelbar vor oder nach der 2. Larvenhäutung und wurden die Fragmente in jeweils gleichalte Wirte

Tabelle 32. *Mittlere Borstenzahl (\bar{x}) und Standardabweichung (s) auf Platten von Schnittseite und abgewandter Seite bzw. Halb- und Ganzplatten aus Sagittalhälften von Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven in Wirten des späten 2. Stadiums*

Platten	Schnittseite			Abgewandte Seite		
	<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>	<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>
Vaginalplatten	14	7,4	5,57	30	13,8	4,35
	Halbplatten			Ganzplatten		
Dorsale Analplatten . . .	22	10,5	1,30	8	18,8	2,25
Ventrale Analplatten . .	15	11,1	1,11	15	21,1	3,74

verpflanzt, so konnte in insgesamt zwei von 48 Fällen volle Regulation in beiden Teilstücken beobachtet werden.

3. Scheibenhälften, die aus 72 Std oder 96 Std alten Larven stammen, bringen in keinem Fall zwei normale Geschlechtsapparate hervor, wenn sie in jeweils gleichalte Wirte implantiert wurden (50 Paare).

4. Scheibenhälften aus 96 Std alten Spendern sind hingegen imstande, einen vollständigen Geschlechtsapparat zu differenzieren, wenn sie in jungen Wirtslarven heranwachsen können (4 Fälle). In einem Fall von 15 Paaren bildeten beide Fragmente einer Scheibe je einen normalen Trakt.

5. Die Entwicklungsleistung einer weiblichen Scheibenhälfte scheint also — wie beim Männchen — vom Wirtsalter abhängig zu sein, nicht vom Alter des Fragments.

6. In allen Versuchsserien wurden die unpaaren Teile des Geschlechtsapparates in beiden Hälften ergänzt. Dasselbe gilt für die Spermatheken; einzig in der Serie B wurden sie nicht in allen Fällen aufreguliert.

7. Die paarigen Teile hingegen werden mit zunehmendem Alter von Spender und Wirt immer seltener in beiden Fragmenten ergänzt. Das betrifft durchwegs vor allem die dorsalen Analplatten, dann die Vaginalplatten und die ventralen Analplatten, dann die Parovarien. Dorsale und ventrale Analplatten sind häufig als „Halbplatten“ ausgebildet. Die Vaginalplatten der Schnittseite tragen oft eine verminderte Anzahl Zähne.

V. Lokalbestrahlungen an Genitalscheiben aus verpuppungsreifen Larven

1. Männliche Genitalscheibe

Durch Isolationsversuche konnten HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) einen Anlageplan der männlichen Scheibe ermitteln. Da eine Genitalscheibe nur etwa 275 μ breit ist, bieten sich exakten mechanischen Eingriffen Schwierigkeiten. Wenn die Scheibe tatsächlich ein Mosaik aus (in sich regulationsfähigen) Einzelfeldern darstellt, dann müßten

diese Felder durch die präzisere Strahlenstich-Defektmethode direkt nachweisbar sein.

Wir exponierten 5μ breite Streifen der Genitalscheibe *in vitro* während 10 bzw. 15 sec in verschiedenen Abständen von der Medianen der Länge nach ultravioletttem Licht. In zwei weiteren Versuchsserien legten wir den UV-Streifen an zwei verschiedenen Stellen über die ganze Breite der Scheibe mit einer Bestrahlungsdauer von 10 sec. Die Versuchsanordnungen und die häufigsten Implantate sind in Abb. 14 zusammengestellt, ebenso eine Übersicht über die Häufigkeit der verschiedenen Schädigungen ohne Rücksicht auf das Ausmaß der Schäden. Für die Darstellung haben wir jedoch ausschließlich nur diejenigen Fälle als Schädigungen klassiert, in denen die Borstenzahl einer Platte mindestens um die Standardabweichung unter dem Wert von Kontrollplatten liegt (s. Tabelle 2, S. 509). Die Summe der in einer Versuchsserie derartig geschädigten Hartteile plus die Anzahl Darmschäden ergibt die „totale Schadenzahl“ (n in Abb. 14). Abb. 15 stellt die Schadenereignisse quantitativ dar.

Es zeigte sich, daß bei längerer Bestrahlungsdauer (15 sec) die Ausfälle quantitativ größer waren als bei der 10 sec-Serie. Da die Unterschiede jedoch in den meisten Fällen nicht signifikant sind, haben wir die beiden Dosisserien zusammengefaßt. Für die folgende Besprechung der Schädigungen beschränken wir uns auf die Hartteile der Implantate. Für die übrigen Strukturelemente vgl. S. 544.

a) *Medianbestrahlung* (M in Abb. 14 und 15). Bei der Durchsicht der metamorphosierten Implantate fällt zunächst auf, daß die Genitaltrakte *dieselbe bilateral-symmetrische Gestalt haben wie unbehandelte Kontrollen*. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß Schädigungen in der Mehrzahl der Fälle symmetrisch zur Craniocaudalachse des Geschlechtsapparates liegen. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zu den Befunden nach Paramedianbestrahlung, wo durchwegs nur eines von zwei paarigen Strukturelementen geschädigt wird und die Umrisse der Hartteile oft asymmetrisch sind. Für die graphische Darstellung der Schadenereignisse (Abb. 14) nach Medianbestrahlung haben wir deshalb die symmetrischen Schädigungen, die z. B. beide Lateralplatten betreffen, nur einfach gerechnet.

Das häufigste Schadenereignis ist der Ausfall des Darms. Wir können allerdings in unseren Totalpräparaten nicht beurteilen, ob der Darm überhaupt nicht zur Ausbildung gekommen oder nur soweit verkleinert ist, daß er nicht zwischen den Analplatten hervortritt. Die Borstenzahl der beiden *Lateralplatten* ist oft deutlich vermindert, ohne daß gleichzeitig weitere Strukturelemente — mit Ausnahme des Darms — geschädigt sind. In einigen Fällen sind die Lateralplatten median verschmolzen. Weniger als 10% der Schäden betreffen die Analplatten. Wenn sie von der Schädigung erfaßt sind, so stellen wir fast stets verschiedene Grade

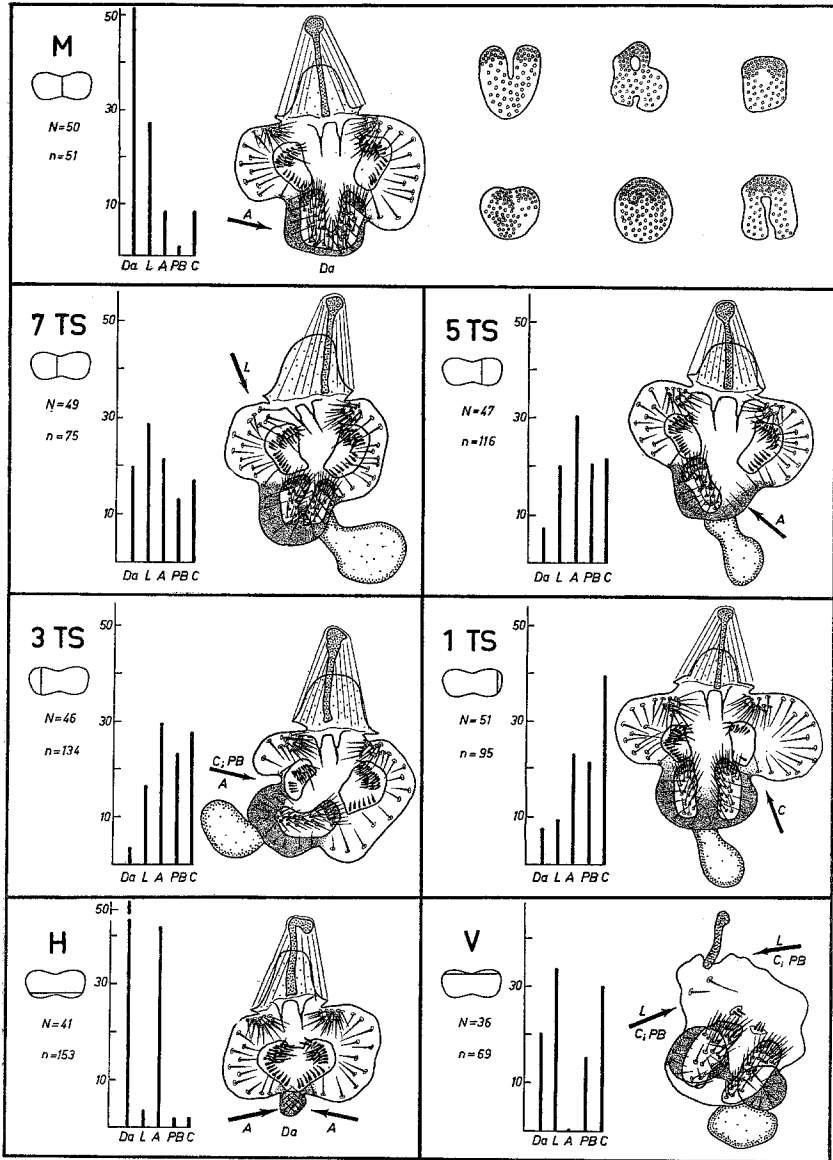


Abb. 14. Bestrahlungsexperimente. Der schwarze Längs- oder Querbalken im schematischen Umriß der Genitalscheibe gibt die Lage des UV-Bandes an. Für jede Versuchsanordnung ist der häufigste Implantatstyp dargestellt, in Serie V ein Extremfall. Oben rechts: Verschiedene Typen verwachsener Analplatten. Die Buchstaben bei den Implantaten weisen auf die geschädigten Strukturelemente hin. Ordinaten: Frequenz, mit der die einzelnen Strukturelemente (Abszisse) geschädigt wurden, in Prozent der totalen Schadenzahl (vgl. S. 540) einer Versuchsserie (n). N Anzahl Implantate; Da Darm; L Lateralplatten; A Analplatten; PB Peripherborsten; C Claspers. Vergrößerung ca. 60×

von Verwachsung dieser Strukturelemente fest. Die Borstenzahl kann dabei vermindert, normal oder beträchtlich (z. B. auf 110 Borsten) erhöht sein (Abb. 14, oben rechts). Die *Verwachsung der Analplatten* tritt nach unseren Beobachtungen nur dann auf, wenn der Darm fehlt (insgesamt 49 Fälle). Die Claspers erscheinen gleich selten geschädigt wie die Analplatten. Ihre Minderleistung übersteigt aber in keinem Fall den Wert s von Kontrollclaspers. Zentrale Fusion, wie sie bei den Analplatten häufig ist, wurde nicht beobachtet. Der Bereich der

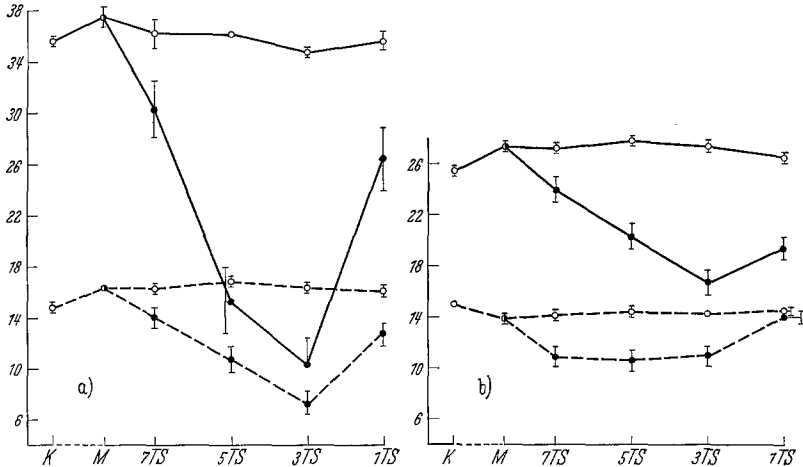


Abb. 15. Quantitative Schädigung der Platten bei verschiedenen Bestrahlungsanordnungen (Abszisse). Ordinate: Borstenzahl. \circ unbestrahlt, \bullet bestrahlte Seite. a — Analplatten, — — — P-Borsten; b — Claspers, — — — Lateralplatten. K unbestrahlte Kontrollen. Nicht eingezeichnete "standard errors" sind kleiner als $\pm 0,2$

P-Borsten schließlich wird nur in einem einzigen Fall von der Schädigung erfaßt. Insgesamt stützen sich die Befunde dieser Serie auf 51 geschädigte Strukturelemente in 50 Implantaten.

b) *Bestrahlung 7 Teilstriche vom Lateralrand der Scheibe entfernt* (7 TS in Abb. 14 und 15). Diese unmittelbar paramediane Bestrahlung führt in der Mehrzahl der Fälle zu *unilateraler Schädigung*. Die relativ häufigen Schäden der Analplatten betreffen zumeist nur die eine der beiden Platten. Verwachsungen kommen nur selten vor; sie dürften auf Versuchsfehlern beruhen (mediane Lage des Strahlenbandes). Der Ausfall des Darms macht 20% aller Schäden aus. Am häufigsten wird eine der beiden *Lateralplatten* von der Schädigung erfaßt, oft bei vollständig erhaltenem Rest des Geschlechtsapparates. P-B-Schäden und Verkleinerungen eines Claspers kommen ebenfalls vor, wenn auch in kleiner Zahl. Wir fanden auf 49 Implantaten 75 geschädigte Teile.

c) *Bestrahlung 5 Teilstriche vom Lateralrand entfernt* (5 TS in Abb. 14 und 15). In dieser Versuchsserie konnten wir ausschließlich *unilaterale* Schäden beobachten. Der Umriß der Hartteile erscheint zudem oft asymmetrisch. Nach unseren Erfahrungen kommt das daher, daß in dieser Serie — wie auch in den zwei folgenden — häufig die P-Borstenregion von der Schädigung erfaßt wird. Die „bauchige Blase“ des Genitalbogens ist gestaucht. Das führt zur seitlichen Abknickung des Implantats, wie wir es von den Fragmentationsversuchen her kennen (vgl. Abb. 6, S. 515, und Abb. 8, S. 523). Fast gleich häufig wie die P-Borstenregion ist eine der Lateralplatten verkleinert. Der Darm hingegen ist in nahezu allen Fällen vorhanden. Sehr häufig fehlt eine der beiden *Analplatten*; oft ist sie verkleinert ausgebildet. Besonders interessant scheint uns die Feststellung, daß oft bei völligem Fehlen einer Analplatte alle übrigen Teile des Geschlechtsapparates (inklusive Weichteile) normal ausgebildet sind und die allgemeine Symmetrie des Apparates vollständig erhalten ist. In diesen Fällen ist also durch die Bestrahlung eine Analplatte selektiv entfernt worden, ohne daß dadurch die Gesamtarchitektur des Implantats gelitten hätte. Etwas über 20% der Schäden betreffen einen der beiden *Claspers*. Die Gesamtzahl der Schädigungen ist wesentlich größer als in den vorhergehenden Bestrahlungsserien: 116 Schäden auf 47 Implantaten.

d) *Bestrahlung 3 Teilstriche vom Lateralrand entfernt* (3 TS in Abb. 14 und 15). Die Schadenzahl erreicht in dieser Serie mit 134 Schädigungen auf 46 Implantaten das Maximum. Der größte Anteil der Schäden fällt auf *Analplatten und Claspers*. Je eines dieser Strukturelemente ist verkleinert ausgebildet oder fehlt ganz. Dabei braucht die Symmetrie des Implantats als Ganzes nicht gestört zu sein. Die P-Borstengruppe ist häufig reduziert; solche Implantate sind im Umriß deutlich asymmetrisch. Etwas weniger häufig werden die Lateralplatten erfaßt. Der Darm fehlt nur selten.

e) *Bestrahlung 1 Teilstrich vom Lateralrand entfernt* (1 TS in Abb. 14 und 15). Fast 40% aller Schäden dieser Serie betreffen die *Claspers*. Oft ist ein Clasper selektiv ausgeschaltet oder verkleinert worden bei normal erhaltenem Rest des Implantats. Analplatten werden zwar häufig geschädigt; doch haben die Verkleinerungen quantitativ bei weitem nicht das Ausmaß der unter d) besprochenen Serie. Dasselbe gilt für die P-Borstengruppe. Lateralplatten und Darm werden von dieser Bestrahlungsanordnung kaum mehr erfaßt. Auf 51 Implantaten fanden wir insgesamt 95 Schäden.

f) *Bestrahlung 1 Teilstrich vom Hinterrand der Scheibe entfernt* (H in Abb. 14 und 15). Das UV-Band liegt in dieser Serie senkrecht zur Medianen. Für alle untersuchten Implantate ist typisch, daß die Schädigungen

symmetrisch zur Medianen auftreten. Die Trakte als Ganzes sind bilateral-symmetrisch. In 39 von 41 Fällen fehlt der *Darm*. Auf den meisten Implantaten sind *keine Analplatten* ausgebildet. Oft sind beide Analplatten stark verkleinert oder zu mehr oder weniger amorphen Chitinblasen umgeformt, die nur vereinzelte Kümmerborsten tragen. Demgegenüber sind beide Claspers auf den Implantaten — mit nur 2 Ausnahmen — in normaler Größe vorhanden. Häufig sind sie indessen nach der Medianen zusammengerückt und verwachsen. Die Zahl der Zähne bleibt aber auch dann normal. Lateralplatten und P-B-Schäden konnten wir nur in je 1—2 Fällen beobachten. Der dunkel pigmentierte Bereich des Genitalbogens, der normalerweise die Analplatten umgibt, sinkt beim Fehlen derselben oft zu einer schmalen Blase zusammen; sein Borstenbesatz bleibt aber normal.

g) *Bestrahlung 1 Teilstrich vom Vorderrand der Scheibe entfernt* (V in Abb. 14 und 15). Auch in dieser Versuchsanordnung treten die Schäden bilateral-symmetrisch auf. Oft fehlen beide *Lateralplatten* ganz oder sind auf wenige Borsten reduziert. Dasselbe gilt für die *Claspers*. Etwa 16% aller Schäden betreffen die Region der *P-Borsten*. Das führt aber hier nicht zur Asymmetrie der Trakte, wie wir sie nach Paramedianbestrahlung gefunden hatten (S. 542); denn hier sind jeweils beide P-Borstenbereiche eines Implantats von der Schädigung erfaßt. Der Darm fehlt bei der Serie nur in 7 von 36 Fällen. Besonders interessant ist der Befund, daß auf keinem einzigen Implantat ein Analplattendefekt festgestellt werden kann.

h) *Andere Strukturelemente*. Die bisher besprochenen Bestrahlungsanordnungen eigneten sich vorwiegend zur Ausschaltung einzelner beborsteter Platten und des Darms. Die übrigen Strukturelemente, insbesondere die Weichteile, wurden nicht regelmäßig geschädigt. Einzig starke Verkleinerung oder Ausfall eines Paragoniums trat oft auf, und zwar am häufigsten beim Paramedianversuch 5 TS (10 Fälle), dann bei der Vorderbestrahlung (V, 3 Fälle), dann bei den Serien 3 TS und 7 TS (je 2 Fälle), jedoch nie bei Medianbestrahlung. Unter den Hartteilen wurde — außer den beborsteten Platten — nicht selten die Penistragplatte mißbildet, und zwar fast ausschließlich bei medianer und unmittelbar paramedianer Lage des UV-Bandes.

In einigen neuen Bestrahlungsserien versuchten wir, die bisher nur selten geschädigten Strukturelemente durch höhere Bestrahlungsdosen auszuschalten. Je ein Vas und ein Paragonium konnten durch paramediane Bestrahlung (5 TS, 2 TS) von 30—45 sec Dauer in 11 von 37 Fällen stark verkleinert oder ganz ausgeschaltet werden, bei Medianbestrahlung derselben Dosis jedoch nur in 2 von 31 Fällen. Dieselbe Medianbestrahlung führte häufig zum Ausfall oder zu starker Mißbildung der Samenpumpe; die Seitenlappen (vgl. Abb. 2, S. 510) sind nicht ausgebildet, der Sklerit nicht oder nur als winziges Rudiment vorhanden. Ebenso häufig fehlt bei dieser Versuchsanordnung der Ductus eiaculatorius. Die Paragonien liegen daher oft frei im Wirtsabdomen. In dieser Serie stellen wir ferner oft extreme Verkürzung der Tragplatte fest. Paramedianbestrahlung führte in keinem Fall zur Schädigung von Ductus, Samenpumpe oder Tragplatte.

Von den beborsteten Platten wurden bei intensiver Medianbestrahlung vor allem Analplatten und Lateralplatten erfaßt, meist bei völlig intakten Claspers.

i) *Anlageplan*. Die aus den Bestrahlungsexperimenten gewonnenen Daten lassen sich am besten auf Grund des in Abb. 16 wiedergegebenen Anlageplans erklären. In Übereinstimmung mit HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) kommen wir zur Annahme eines bilateral-symmetrischen Musters von Feldern. Nach den Ergebnissen der Serien H und V (Abb. 14) müssen wir schließen, daß die Anlagebereiche mehr oder weniger hintereinander angeordnet sind; die Paramedianversuche

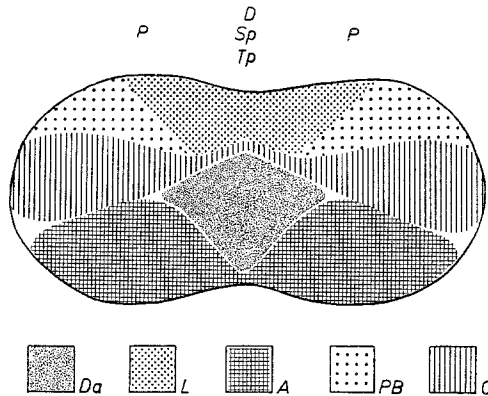


Abb. 16. Anlageplan der männlichen Genitalscheibe. *Da* Darm, *L* Lateralplatten; *A* Analplatten; *PB* Peripherborsten; *C* Claspers

sprechen dafür, daß sie sich über die ganze Breite der Scheibe erstrecken. Die häufigen Clasperschäden der Serie I TS weisen darauf hin, daß die Clasper-Anlage wohl am weitesten lateral reicht.

Weil die Bestrahlungsversuche sich auf 2 Dimensionen der Genitalscheibe beschränken, müssen wir uns damit begnügen, den Anlageplan auf die Oberfläche der Scheibe zu projizieren. Über die Tiefenlage der Felder kann noch nichts ausgesagt werden. Die Zentren der in Abb. 16 außerhalb der Scheibe mit Buchstaben angegebenen Strukturelemente konnten noch nicht genauer bestimmt werden; besonders ihre Lage in der Craniocaudalachse bedarf noch der weiteren Untersuchung.

k) *Zusammenfassung*. 1. Männliche Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven wurden *in vitro* mit einem 5μ breiten UV-Band median, an vier verschiedenen Stellen paramedian und in zwei weiteren Versuchsanordnungen vorn bzw. hinten in der ganzen Breite bestrahlt und anschließend in 10–14 Std jüngere Wirtslarven implantiert.

2. Je nach Bestrahlungsort fehlen in den metamorphosierten Implantaten die einen oder anderen Strukturelemente oder sind verkleinert ausgebildet.

3. Der in Abb. 16 dargestellte Anlageplan stimmt im wesentlichen mit dem von HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) auf Grund von Fragmentationsversuchen ermittelten Muster überein.

4. Nach Medianbestrahlung finden wir häufig mehr oder weniger weitgehend verwachsene Analplatten.

5. Ähnliche zentrale Fusion stellen wir bei den Claspers fest, und zwar nach Bestrahlung des Scheibenhinterrandes.

2. Regenerative Leistung von weiblichen Genitalscheiben nach Lokalbestrahlung

a) *Anlageplan.* Ähnlich wie an der männlichen Scheibe (S. 545) konnte auch auf der weiblichen Genitalscheibe durch Lokalbestrahlungen ein Anlageplan ermittelt werden. Die Ergebnisse wurden bereits mitgeteilt (URSPRUNG 1957). Für die nachfolgende Fragestellung müssen wir lediglich wissen, daß die Spermathekenanlage der verpuppungsreifen Larve im vorderen Medianbereich der Scheibe liegt.

b) *Einfluß des Wirtsalters auf die Entwicklungsleistung.* Nach medianer mechanischer *Fragmentierung* von Genitalscheiben des dritten Larvenstadiums bilden beide Scheibenhälften je 2 Spermatheken aus und zeigen damit eine regulative Mehrleistung. Dieser Befund wurde erstmals von HADORN und CHEN (1956) erhoben und konnte in der vorliegenden Arbeit bestätigt werden (S. 539).

Demgegenüber wurden nach *Bestrahlung* der Medianregion nie Mehrfachbildungen der Spermatheken beobachtet. Hingegen gab es in Versuchsserien, in denen durch Medianbestrahlung die Spermathekenbildung in der Mehrzahl der Fälle verhindert wurde, immer einzelne „Durchbrennerscheiben“, die 1 oder 2 Spermatheken differenzierten (URSPRUNG 1957). Diese Fälle könnten darauf beruhen, daß keine oder zu wenig Zellen dauernd geschädigt wurden. Wir dürfen diese Möglichkeit wohl ausschließen, weil Bestrahlungsdosis und Scheibengröße exakt kontrollierbar sind. Es ist aber auch denkbar, daß die Spermatheken durch regenerative Tätigkeit unbetroffener Zellen ausgebildet werden. Nun haben HADORN und CHEN (1956) gefunden, daß Scheibenfragmente, die in junge Wirte verpflanzt wurden, häufiger je 2 Spermatheken ausbilden als solche, die in alten Wirten aufwachsen. Dieser Befund weist auf die Möglichkeit hin, daß eine Erholungsrate geschädigter Zellen oder die Regenerationsleistung von der Zeitspanne abhängig sind, die zwischen Operation und endgültiger Differenzierung liegt. Es stellte sich daher die methodisch interessante Frage, ob ein derartiger Wirtsalter-Einfluß auf die Entwicklungsleistung eines Implantats auch beim Bestrahlungsexperiment festgestellt werden könne.

Genitalscheiben von 96 ± 1 Std alten Larven wurden *in vitro* 45 sec lang median in der ganzen Länge bestrahlt (vgl. Abb. 14, M, S. 541); die Breite des Strahlenbündels betrug 2μ . Als Wirte wurden dann Larven verschiedenen Alters verwendet: 96 Std, 74 Std, 52 Std. Die Implantate kamen 2 Tage nach dem Schlüpfen der Wirtsfiegen zur Untersuchung. Die Resultate der verschiedenen Versuchsanordnungen sind in Tabelle 33, A—C, zusammengestellt.

Tabelle 33. Zahl der Fälle (*n*) und Prozentsatz (%) mit 0, 1, 2 Spermatheken in Abhängigkeit vom Wirtsalter

Medianbestrahlte Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven. N: Gesamtzahl. In der Serie E wurden die Scheiben 2mal transferiert.

Serie	Wirtsalter (Std)	N	Spermatheken					
			0		1		2	
			<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
A	96	42	39	92,8	1	2,4	2	4,8
B	74	32	8	25,0	19	59,4	5	15,6
C	52	15	2	13,3	9	60,0	4	26,7
D	90	20	13	65,0	6	30,0	1	5,0
E	90 → 90 → 90	22	4	18,1	11	65,0	7	31,9

Die Pupariumbildung erfolgt in unserem Stamm ungefähr 98 Std nach Eiablage. Durch die Implantation wird die Verpuppung 1—2 Std hinausgeschoben. Die Genitalscheiben der Serie A (Tabelle 33) liegen also rund 4 Std in der Wirtslarve, bevor die Metamorphose einsetzt. Von 42 Scheiben bildeten 39 keine Spermatheken aus. Demgegenüber differenzierten gleich geschädigte Genitalscheiben häufig eine oder sogar 2 Spermatheken, wenn sie in 74 Std alte Larven verpflanzt wurden (B). Die Wirte verpuppten sich in dieser Serie rund 24 Std nach der Operation. Wir versuchten, die Entwicklungsleistung noch weiter zu steigern, indem wir Larven des 2. Stadiums als Wirte verwendeten (C). Obwohl die Implantate nun rund 46 Std im Larvenkörper liegenblieben, bildeten sie im Mittel nicht mehr Spermatheken aus als die Scheiben der Serie B; die Differenz der Leistung in Serie B und C ist nicht gesichert. Wir können aber festhalten, daß *auch im Bestrahlungsexperiment das Wirtsalter die Differenzierung der Implantate wesentlich beeinflusst*, und zwar im gleichen Sinne wie bei der mechanischen Fragmentierung. Zufällig zu junge Wirte mögen demnach die Ursache der „Durchbrennerscheiben“ (S. 546) sein. Offenbar kommt es auch im Bestrahlungsversuch zu Regenerationsvorgängen. Sie lassen sich aber nur indirekt nachweisen, weil sie nicht zu Mehrfachbildungen führen.

c) *Worin besteht der Wirtsalter-Einfluß?* Beruht der Wirtsalter-Einfluß einfach darauf, daß dem Implantat im jungen Wirt mehr Zeit zur Regeneration zur Verfügung steht, oder ist das Umgebungsmilieu in der jungen Larve für das Implantat günstiger als in der alten? Um diese Frage zu beantworten, müßte es gelingen, ein Implantat gleich lange in einer „alten“ Larve aufwachsen zu lassen wie in einer „jungen“.

Wir bestrahlten Genitalscheiben verpuppungsreifer Larven in gleicher Weise, wie es auf S. 547 angegeben ist. Diese Scheiben wurden dann in 90 Std alte Wirtslarven implantiert. Einem Teil der Wirte wurden die Implantate 8 Std nach der Operation, also unmittelbar vor der Verpuppung, wieder entnommen und erneut in 90 Std alte Larven verpflanzt. Weitere 8 Std später wurden die bestrahlten Scheiben diesen Wirten abermals entnommen und endgültig in 90 Std alten Larven implantiert. Untersuchung der Implantate 2 Tage nach dem Schlüpfen.

Wir entnehmen der Tabelle 33 zunächst, daß bestrahlte Scheiben, die 8—10 Std im Wirtsabdomen liegen, kaum mehr leisten als solche, denen bis zum Metamorphosebeginn nur rund 4 Std bleiben (vgl. D mit A). Der Unterschied ist statistisch nur schwach gesichert. Wenn die Scheiben aber 3mal je 8 Std in einer bei Versuchsbeginn 90 Std alten Larve aufwachsen, so leisten sie deutlich mehr (E). Diesen Implantaten stehen vor dem Einsetzen der Metamorphose des Endwirtes insgesamt rund 24 Std zur Verfügung; dabei befinden sie sich immer in einem „alten“ Wirtstier. Es ist nun besonders interessant, daß ihre Entwicklungsleistung übereinstimmt mit der Leistung von Scheiben, die einmal in 74 Std alte Larven verpflanzt wurden (B). Die Resultate B und E sind statistisch nicht verschieden. Auch die B-Implantate verweilen rund 24 Std im Wirtsabdomen, bevor die Metamorphose beginnt. Ihre Umgebung ist aber während mindestens 16 Std „jünger“ als diejenige der Scheiben in Versuchsserie E.

Wir stellen fest, daß *die Entwicklungsleistung eines geschädigten Implantats offenbar weitgehend davon abhängt, wieviel Zeit ihm bis zum Differenzierungsbeginn für die Regeneration zur Verfügung steht*. Die Beschaffenheit der Umgebung — „jung“ oder „alt“ — scheint dabei keine oder höchstens eine untergeordnete Rolle zu spielen.

VI. Diskussion

1. Determinationszustand der Genitalscheibe als Ganzes

In der Versuchsserie A (Tabelle I, S. 507) differenzieren 2 Sagittalhälften einer Genitalscheibe des mittleren 2. Larvenstadiums regelmäßig zwei normale Genitaltrakte (Abb. 2, S. 510). Damit steht fest, daß zumindest die junge Genitalscheibe als Ganzes voll regulationsfähig ist.

Demgegenüber schien die verpuppungsreife Scheibe die Fähigkeit zur Regulation als Ganzes verloren zu haben: eine Hälfte vermochte im gleichalten Wirt nur die unpaaren Strukturelemente zu ergänzen (Serie B; Abb. 6, S. 515). Experimente an Larven zwischen dem 2. und späten 3. Stadium schienen dafür zu sprechen, daß mit zunehmendem Scheibenalter die Regulationsfähigkeit stetig abnehme (Serien C, D, E; Abb. 7, S. 519; Abb. 8, S. 523). Die Gesamtheit der Befunde führte zur Vorstellung eines allmählichen Erstarrens des Regulationsvermögens. Unsere Versuchsanordnung F zeigt jedoch, daß auch Scheibenhälften aus verpuppungsreifen Larven vollständige Geschlechtsapparate differenzieren können, wenn sie in junge Wirte verpflanzt werden. *Damit ist gezeigt, daß die Genitalscheibe bis unmittelbar vor der Verpuppung im Sagittalhälftenversuch als Ganzes voll regulationsfähig bleibt.* Dieses Ergebnis bildet ein weiteres Beispiel ausgesprochen hoher Regulationsleistung innerhalb eines Entwicklungssystems, das lange Zeit zum Mosaiktypus gerechnet wurde (vgl. S. 505).

2. Vergleich mit *Ephestia*-Genitalscheiben

Unlängst hat KROEGER (1959) die Regulationspotenzen von *Ephestia*-Genitalscheibenhälften untersucht. Ähnlich wie bei *Drosophila* können aus einer Scheibenhälfte mehr oder weniger vollständige Genitaltrakte hervorgehen. Im Gegensatz zu unseren Befunden betreffen aber bei *Ephestia* die Ausfälle bei unvollständiger Regulation vor allem die Zentralorgane, und zwar symmetrisch zur Craniocaudalachse. Dieselbe Beobachtung konnte KROEGER (1958) auch an transplantierten Flügel-Imaginalscheiben von *Ephestia* machen. Zur Erklärung wird angenommen, daß in mediolateraler Richtung in Intervallen Determination abgegeben werde, und zwar zuerst für die später lateral liegenden Elemente, zuletzt für die Zentralorgane.

Dieser Unterschied zwischen *Ephestia* und *Drosophila* braucht nicht real zu sein. Vielleicht erfolgt in unserem Fall die Operation in einem Stadium, in dem eine solche (labil bleibende) Determination bereits vollzogen ist. Jedenfalls glauben wir nicht, daß *unmittelbar vor der Puparisierung* bei *Drosophila* Determinationswellen von der Medianen ausgehen. Es wäre sonst schwer einzusehen, weshalb gerade Medianbestrahlung relativ wenig Strukturelemente zum Ausfall bringt (vgl. Abb. 14, S. 541).

3. Feldorganisation

Die Ergebnisse von HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) führten zur Vorstellung, daß die Genitalscheibe „ein Segregat, zusammengesetzt aus vollkommen regulationsfähigen Einzelfeldern“ darstelle. Wird ein solches Feld genügend nahe bei seinem Zentrum zerteilt, so kann in jeder Hälfte der ursprüngliche Feldzustand wiederhergestellt werden. Wenn man fordert, daß die Feldzentren der unpaaren Teile in der Medianregion der Scheibe liegen, diejenigen der paarigen in den Seiten-

flügeln, so wird verständlich, daß bei medianer Durchtrennung nur die unpaaren Elemente aufreguliert werden, bei lateraler Schnittführung die paarigen.

Wir konnten in den Sagittalhälftenversuchen diese Befunde bestätigen (vgl. Abb. 6, S. 515). Darüber hinaus zeigte sich, daß auch die Felder der paarigen Organe, deren Zentren nach den früheren Arbeiten in den Seitenflügeln der Scheibe liegen, bei medianer Schnittführung im jungen Wirt zur vollen Regulation befähigt sind (Abb. 2, S. 510). Isoliert betrachtet, lassen diese neuen Befunde zunächst die Annahme von Einzelfeldern als überflüssig erscheinen. Eine Reihe von Beobachtungen spricht indessen für eine Feldgliederung der Scheibe:

a) Mittelstücke der Genitalscheibe liefern andere Strukturelemente als Außenstücke, Vorderhälften andere als Hinterhälften (HADORN et al., 1946, 1949).

b) Bestrahlung der Mittelregion läßt andere Teile ausfallen als Bestrahlung der Außenregion, Hinterhälftenbestrahlung andere als Vorderhälftenbestrahlung (Abb. 14, S. 541; vgl. Abb. 1 in URSPRUNG 1957).

c) Die aus Fragmentations- und Bestrahlungsexperimenten ermittelten Anlagepläne stimmen weitgehend überein (vgl. Abb. 21 in HADORN et al. 1949 mit unserer Abb. 16; vgl. auch Abb. 1 in HADORN und GLOOR 1946 mit Abb. 2 in URSPRUNG 1957).

In Erweiterung der von HADORN et al. (1949) entwickelten Vorstellung müssen wir jetzt fordern, daß *ein solches Feld auch dann zur vollen Regulation befähigt ist, wenn es weit von seinem Zentrum entfernt zerteilt wird*, vorausgesetzt, daß es in einem jungen Wirt aufwachsen kann. Im älteren Wirt können Feldfragmente nur dann voll aufregulieren, wenn der Schnitt genügend zentral geführt wurde.

Ob allerdings diese Gliederung der Scheibe in Felder in den jüngsten Versuchstieren schon vollzogen ist, können wir ohne Lokalbestrahlungen kaum entscheiden. Einen Hinweis erhalten wir immerhin aus der Beobachtung, daß der Übergang von voller Regulation (Serie A) zu Teilregulation (B) nicht umschlagend erfolgt, sondern fließend (C, D, E). Das gilt sowohl für die qualitative (Abb. 17, S. 553) als auch für die quantitative Entwicklungsleistung (vgl. die verkleinerten Platten in Abb. 8, S. 523). Ein solcher fließender Übergang spricht eher für eine bloße Zeitreaktion verschiedenalteriger, an sich gleich organisierter Systeme (vgl. S. 554).

4. Gegenseitige Beeinflussung der Felder?

Die Ergebnisse von HADORN et al. (1949) ließen die Möglichkeit weitgehend ausschließen, daß die Felder Teile eines Kompetitionssystems

sind. In unserem Material können wir zu diesem Problem Daten aus den Serien C, D und E heranziehen. Auf der Schnittseite dieser Implantate entstehen verkleinerte Anal- und Medialplatten. Wir nehmen an (vgl. S. 554), daß die Felder „auf dem Wege zur vollen Regulation“ von der Wirtsmetamorphose überrascht wurden und sich auf dem erreichten Stand differenzieren mußten. Wäre dieser Zustand durch das Heranwachsen eines einheitlichen Blastems erreicht worden und hätte dann beim Einsetzen der Metamorphose ein Determinationsmechanismus eine Portion Zellen der zukünftigen Analplatte, eine andere Portion dem Clasper zugeteilt, dann wären die beiden Platten negativ korreliert. Das ist aber nicht der Fall (Tabelle 17, S. 526). Die tatsächlich beobachtete positive Korrelation kann bedeuten, daß die *Felder autonom heranwachsen* und die erreichte Endgröße eine Funktion der Zeit zwischen Fragmentation und Metamorphose ist.

Auch die Differenzierung der Felder nach der Verpuppung erfolgt wohl autonom. Es ist häufig gelungen, durch Bestrahlung ein einzelnes Strukturelement zum Ausfall zu bringen, ohne daß die übrigen Teile in Mitleidenschaft gezogen wurden. Besonders eindrucksvoll ist das beim Fehlen einer Analplatte (Abb. 14, 5 TS, S. 541) oder in den Fällen, wo trotz Abwesenheit des Ductus eiaculatorius normale Paragonien entwickelt wurden (S. 544). Die von der Bestrahlung nicht getroffenen *Felder sind also fähig zur Selbstdifferenzierung*. Damit wird auch verständlich, daß die Gesamtarchitektur eines Implantates unverändert bleibt (S. 543), wenn z. B. eine Analplatte ausfällt. Das gilt indessen nicht uneingeschränkt. So haben wir z. B. festgestellt, daß beim Fehlen des Darmes häufig die beiden Analplatten verwachsen sind (M in Abb. 14, S. 541). Wir stellen uns vor, daß normalerweise die median zusammenhängende Analplattenanlage durch den auswachsenden Darm getrennt wird. Zerstörung der Darmanlage führt — je nach Ausmaß — zu mehr oder weniger vollständiger Verschmelzung der Analplatten.

5. Feldinterne Gliederung?

In den Versuchsserien C, D und E entstehen oft verkleinerte Medialplatten. Die Reduktion erfolgt nicht harmonisch (Abb. 10 links, S. 526). Diese Beobachtung läßt eine Gliederung des Clasperfeldes in eine Feldzahn- und eine Kammzahn-Zone möglich erscheinen. Eine derartige Gliederung müßte sich aber im Bestrahlungsversuch manifestieren: Je nach Lage des UV-Bandes sollte die eine oder andere Region geschädigt werden. Das ist nicht der Fall. Vielmehr wird auch im Bestrahlungsversuch die Kammregion fast durchweg stärker reduziert als der Feldzahnbereich, und zwar beträgt in Serie 1 TS und 3 TS das

Feld: Kamm-Verhältnis 6,6:1 bis 13,7:1, statt — wie bei Kontrollen — 3,2:1. In Einzelfällen kommt jedoch auch relativ stärkere Schädigung der Feldzähne vor. Die Deutung der unharmonischen Verkleinerung nach Fragmentation als Ausdruck einer feldinternen Gliederung muß somit nach den Bestrahlungsversuchen fraglich bleiben. Möglicherweise ist eine höhere „Empfindlichkeit“ des Kammzahnmaterials die Ursache der stärkeren Ausfälle. Dasselbe Problem bleibt auch für die Analplatten ungelöst.

In bezug auf den Genitalbogen stellen wir bei den Bestrahlungen fest, daß bei medianer und unmittelbar paramedianer Lage des Bandes vorwiegend die Lateralplatten geschädigt sind (7 TS in Abb. 14, S. 541). Erfolgt die Bestrahlung weiter lateral, wird häufig der ganze Genitalbogen geschädigt, oft auch nur Lateralplatten und „bauchige Blase“. Liegt das Band noch weiter lateral (3 TS, 1 TS), so fehlt meist nur die bauchige Blase (3 TS in Abb. 14, S. 541), oft zudem der dunkel pigmentierte Bereich, der normalerweise die Analplatten umgibt. Wird der Genitalbogen im Fragmentationsversuch verkleinert ausgebildet, so betrifft die Reduktion meist nur die bauchige Blase (Abb. 8, S. 523). Wir nehmen an, daß der Anlagebereich des Genitalbogens sich von median nach lateral in eine Lateralplattenzone und eine Zone für bauchige Blase und dunkel pigmentierten Bereich gliedert. Die gleiche Aufeinanderfolge stellen wir am metamorphosierten Implantat fest (z. B. Abb. 2, S. 510). Es ist aber auch denkbar, daß für Lateralplatten und restlichen Genitalbogen getrennte Felder bestehen, obwohl am differenzierten Apparat keine solche Grenzlinie sichtbar ist. Bei einigen Spezies erscheint tatsächlich die Lateralplatte vom übrigen Genitalbogen abgesetzt (*D. alpina*, *D. fima*, *Chymomyza bambara*, *Zygothrica clypeata*, BURLA 1951, 1954, 1956; *D. takahashii*, HSU 1949).

Das Problem der feldinternen Gliederung ist aber für kein Strukturelement gelöst. Die Entscheidung kann erst aus Einzeluntersuchungen an Platten mit ausgeprägtem Borstenmuster erwartet werden. Fragmentationsversuche, wie sie von HADORN (1953) an *Drosophila montium* begonnen wurden, versprechen zusammen mit Lokalbestrahlungen am ehesten Erfolg.

6. Elementspezifische Regulationsleistung

Eines der auffälligsten Ergebnisse der Sagittalhälftenversuche ist die unterschiedliche Regulationsleistung der einzelnen Strukturelemente. Abb. 17b zeigt z. B., daß die Vaginalplatten in allen Versuchsserien seltener aufreguliert werden als die Spermatheken, die dorsalen Analplatten seltener als die ventralen. Die Potenz zur vollen Regulation, die

beim Männchen bei 55 Std (Abb. 17a) besteht, wird mit zunehmendem Alter von Spender und Wirt elementspezifisch eingeschränkt. Man ist versucht, darin eine unterschiedlich zunehmend festere Determination zu erblicken. Die Tatsache jedoch, daß auch alte Hälften im jungen Wirt voll regulieren können, spricht gegen diese Auffassung. Zur Erklärung der elementspezifischen Regulationsleistung nehmen wir an, daß jedes Feld nach Aufteilung zu regulieren beginnt. Das Ausmaß dieser Regulation ist aber bei einem bestimmten Wirtsalter abhängig davon,

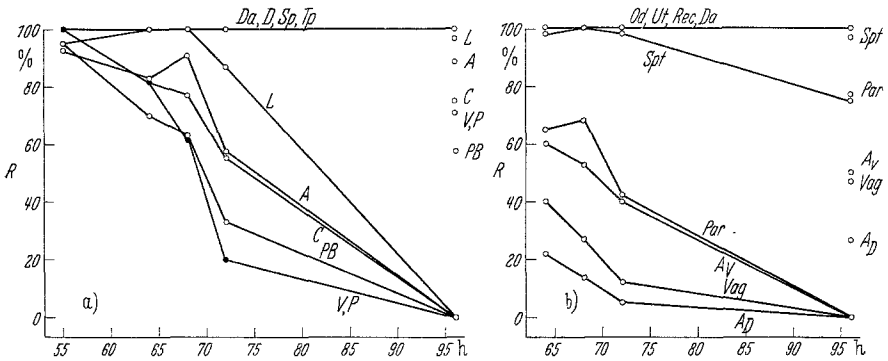


Abb. 17. Prozent der Scheibenhälften (Sagittalhälftenversuch) mit Regulation (Ordinate) als Funktion des Wirtsalters bei gleichem Spenderalter (Abszisse) für die einzelnen Strukturelemente des männlichen (a) und weiblichen (b) Geschlechtsapparates. In a sind für die borstentragenden Platten qualitative und quantitative Entwicklungsleistung kombiniert, in b ist nur die qualitative Entwicklungsleistung dargestellt. Die mit Buchstaben bezeichneten, freistehenden Punkte (rechts) gelten für Versuchsserie F (alte Scheibenhälften in jungen Wirten). A Analplatten; C Claspers; Da Darm; D Ductus eiaculatorius; L Lateralplatten; P Paragonien; PB Peripherborsten; Sp Samenpumpe; Tp Tragplatte; V Vas deferens; A_D, A_V dorsale und ventrale Analplatten; Spt Spermatheken; Ut Uterus; Vag Vaginalplatten

in welcher Entfernung vom Feldzentrum der Schnitt geführt wurde. Die Elementspezifität beruht darauf, daß die einzelnen Feldzentren in verschiedenen Abständen von der Medianen liegen. Dazu müssen wir wissen, ob (erstens) „Feldzentren mit größtem morphogenetischem Potential“ (HADORN et al., 1949) existieren und (zweitens) in verschiedenen Abständen angeordnet sind. Zur ersten Frage ist zu erwähnen, daß bei der Bestrahlungsanordnung 5 TS häufig eine Analplatte ganz ausfällt (5 TS in Abb. 14, S.541), bei 3 TS und 7 TS jedoch oft nur geschädigt, nicht ganz zerstört wird. Ist vielleicht bei 5 TS das Zentrum, bei 3 TS und 7 TS eine „weniger wichtige“ Stelle getroffen worden? Zur zweiten Frage ist festzuhalten, daß die (rein topographischen) Zentren in unserem Anlageplan tatsächlich in verschiedenen Abständen von der Medianen liegen (Abb. 16, S. 545). Die Aufeinanderfolge der Zentren stimmt weitgehend überein mit der Sequenz der Regulationsleistung: Für die stets

aufregulierenden Teile wird im Bestrahlungsversuch mediane Lage gefunden, die seltener regulierenden Teile können mehr lateral lokalisiert werden. Das gilt weitgehend auch für die weibliche Genitalscheibe.

7. Geschlechtsspezifische Regulationsleistung

Ein Vergleich der Abb. 17a und b zeigt, daß die Regulationsleistung im weiblichen Geschlecht im allgemeinen geringer ist als beim Männchen. Nun ist bekannt, daß Weibchen sich rascher entwickeln und früher verpuppen als Männchen. Die Genitalscheibe einer weiblichen Larve mag also physiologisch älter sein als die Scheibe eines chronologisch gleichalten Männchens. Wir haben aber gesehen, daß selbst verpuppungsreife weibliche Scheibenhälften im genügend jungen Wirt voll regulieren können. Als Wirte verwendeten wir für männliche und weibliche Implantate sowohl Weibchen als auch Männchen, ohne irgendeinen einfach zu sichernden Einfluß des Wirtsgeschlechts feststellen zu können. Wir müssen annehmen, daß die *Ganzheitsbildung aus einer weiblichen Scheibenhälfte absolut mehr Zeit beansprucht als beim Männchen*.

8. Der Regulationsmechanismus

Im Sagittalhälftenversuch entstehen in jedem Fragment im besten Fall so viele Teilstücke, wie das Feld unzerteilt hervorbringt. Für das Zustandekommen der Regulationsleistung scheinen uns für die paarigen Elemente zunächst 2 Möglichkeiten naheliegend:

a) Das Analplattenfeld (als Beispiel) wächst nach der Fragmentation als Teilstück zu einem einheitlichen, neuen Blastem heran; eine allfällig schon bestehende Gliederung würde rückgängig gemacht. Das Blastem gliedert sich dann wie in der Normogenese in zwei neue Felder. Bei diesem Mechanismus wäre zu erwarten, daß die beiden aus einem Fragment entstehenden Analplatten gleichgroß sind. Sie brauchten dabei nicht Normalgröße zu erreichen. Gleichgroße Analplatten finden wir in den Serien A und F (Abb. 2, S. 510); in den Serien C, D und E hingegen sind die 2 Platten zwar positiv korreliert, aber meist ungleich groß.

b) *Das im Fragment vorhandene Feldmaterial wächst weiter, bis es ungefähr Normalgröße erreicht hat. Unabhängig davon wächst vom Wundrand aus mit gesteigerter Mitoserate ein Regenerationsblastem heran.* Bei der Metamorphose kommt es zur Differenzierung des Normalfeldes und des regenerierten Teiles, ohne daß das gesamte Areal neu gegliedert wird. Für diesen Mechanismus wäre zu erwarten, daß aus jeder Scheibenhälfte mindestens eine normale Platte entstehen würde. Die Größe der zweiten Platte wäre abhängig von der Mitosezahl im Regenerationsblastem. Diese Zahl ist wohl eine Funktion der Zeit, die dem Implantat

bis zur Metamorphose zur Verfügung steht. Unsere Ergebnisse lassen sich durch diese Annahme erklären. Im jungen Wirt entstehen zwei normal große Platten (Abb. 2, S. 510), im etwas älteren Wirt neben einer normalen eine verkleinerte Platte (Abb. 8, S. 523), deren Größe mit zunehmendem Wirtsalter abnimmt (vgl. die Tabellen 10, S. 520, 12, S. 522 und 14, S. 524) und im verpuppungsreifen Wirt nur die normale Platte (Abb. 6, S. 515).

Es gibt noch weitere Argumente, die für die Möglichkeit b) sprechen. In den Serien C, D und E konnten wir zwischen den Plattengrößen zweier Implantate positive Korrelation feststellen, besonders deutlich zwischen den Platten der Schnittseite (Tabelle 16, S. 525). Das bedeutet, daß unabhängig von geringen Unterschieden in der Zellzahl zweier Fragmente entweder zwei größere oder zwei kleinere Platten entstehen. Diese Beobachtung spricht dafür, daß die sich teilenden Zellen, die zur zusätzlichen Analplatte führen, von der für beide Fragmente gleichgroßen Schnittfläche ausgehen und nicht dem Zellbestand der „ganzen“ Fragmente entstammen.

In diese Vorstellung des Regulationsmechanismus läßt sich die auf S. 552 diskutierte Elementspezifität zwanglos einfügen. In der medianen Schnittebene sind mehr (oder mitotisch aktivere) präsumptive Darmzellen vorhanden als Clasperzellen: Die neue Darmanlage wird im Regenerationsblastem rascher gebildet sein als die Clasperanlage. *Das „Feldzentrum“ ist nach dieser Vorstellung der Ort, wo relativ mehr (oder mitotisch aktivere) Zellen mit einer bestimmten präsumptiven Bedeutung vorkommen als Zellen, die auf eine andere Entwicklungsrichtung eingestellt sind.*

VII. Summary

1. Medially fragmented genital discs of male and female *Drosophila melanogaster* were implanted into the body cavity of host larvae in order to investigate their regulative capacity.

2. When young larvae were used both as donor and host, the fragments of male discs proved to be capable of full regulation (A, table 1, p. 507).

3. When fragments ready to pupate were transplanted into hosts of the same age, regulation took place only in the unpaired elements of the genital apparatus. This holds for either sex, although in the female also the two spermathecae are fully regenerated (B).

4. The same fragments ready to pupate, when transplanted into second instar larvae, may exhibit full regulation in both sexes (F). It

must therefore be assumed that determination does not change irreversibly up to the age of puparium formation.

5. Disc fragments from donors of late 2nd or early 3rd instar gradually lose their regulative capacity when transplanted into hosts of the corresponding age (C, D, E). This process does not seem to be connected with either moulting or the "seventy hours change".

6. In cases of quantitatively incomplete regulation, the reduction of male plates does not seem to concern the various parts of the bristle pattern to the same extent. However no final conclusions could be arrived at concerning the problem of intra-field organization.

7. Regulative capacity is element specific and decreases in the following order: (male) unpair elements — lateral valves — anal plates — claspers — genital arch — paragonia and vasa; (female) unpair elements — spermathecae — parovaria — ventral anal plates — vaginal plates — dorsal anal plates.

8. Provided that the conditions of investigation are identical, regulation in female discs always remains below the one observed in males.

9. By means of UV-microbeam treatment *in vitro*, a map of organ fields in male genital discs ready to pupate is found.

10. The topographic order of the field centers with regard to a medio-lateral axis largely corresponds to the order of regulation as mentioned sub 7. This relationship suggests a possible mechanism of regulation, a theory which originates in HADORN's field concept.

11. The various fields seem to grow, and differentiate, autonomously.

12. Female genital discs, when irradiated medially and implanted into hosts ready to pupate, fail to form spermathecae. In younger hosts the same discs often produced one or two spermathecae. By transferring the same discs several times from one old larva to another it could be shown that the effect of host age must largely depend on the lapse of time between implantation and the onset of metamorphosis.

13. The above data are based upon a total of 1143 implants.

VIII. Literatur

BEADLE, G. W., E. L. TATUM and C. W. CLANCY: Food level in relation to rate of development and eye pigmentation in *Drosophila melanogaster*. Biol. Bull. **75**, 477—462 (1938). — BODENSTEIN, D.: Investigation on the problem of metamorphosis. VIII. Studies on leg determination. J. exp. Zool. **87**, 31—53 (1941). — BURLA, H.: Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. Rev. suisse Zool. **58**, 23—175 (1951). — Zur Kenntnis der *Drosophiliden* der Elfenbeinküste. Rev. suisse Zool. **61**, Fasc. suppl. 1—218 (1954). — Die Drosophila-

philidengattung *Zygothrica* und ihre Beziehung zur *Drosophila*-Untergattung *Hirtodrosophila*. Mitt. zool. Mus. Berlin **32**, 189—321 (1956). — DOBZHANSKY, TH.: Studies on the intersexes and supersexes in *Drosophila melanogaster*. Bull. Bureau Genetics **8** (1930). — EPHRUSSI, B., and G. W. BEADLE: A technique of transplantation for *Drosophila*. Amer. Naturalist **70**, 218—225 (1936). — FABER, J., F. H. SOBELS, J. FLORSCHÜTZ-DE WAARD, and F. J. OPPENOORTH: An analysis of the mutant lethal-non-ovaginated of *Drosophila melanogaster*. Z. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **86**, 293—321 (1954). — GEIGY, R.: Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **125**, 406—447 (1931). — GLEICHAUF, R.: Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von *Drosophila melanogaster* (Meigen). Z. Zool. **148**, 1—66 (1936). — GLOOR, H.: Phänokopie-Versuche mit Äther an *Drosophila*. Rev. suisse Zool. **54**, 637—712 (1947). — HADORN, E.: Regulation and differentiation within field-districts in imaginal discs of *Drosophila*. J. Embryol. exp. Morph. **1**, 213—216 (1953). — HADORN, E., G. BERTANI u. J. GALLERA: Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalseibe von *Drosophila melanogaster*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **144**, 31—70 (1949). — HADORN, E., u. P. S. CHEN: Die Feldorganisation der Spermatheken-Anlage bei *Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. **63**, 268—277 (1956). — HADORN, E., u. W. FRITZ: Veränderungen am transplantierten weiblichen Geschlechtsapparat von *Drosophila melanogaster* nach Behandlung der Imaginalseiben in Salzlösungen. Rev. suisse Zool. **57**, 477—488 (1950). — HADORN, E., u. H. GLOOR: Transplantationen zur Bestimmung des Anlagemusters in der weiblichen Genital-Imaginalseibe von *Drosophila*. Rev. suisse Zool. **53**, 495—501 (1946). — HOWLAND, R. B., and G. P. CHILD: Experimental studies on development in *Drosophila melanogaster*. I. Removal of protoplasmic material during late cleavage and early embryonic stage. J. exp. Zool. **70**, 415—427 (1935). — HSU, T. C.: The external genital apparatus of male *Drosophilidae* in relation to systematics. Univ. Texas Publ. **4920**, 80—142 (1949). — KROEGER, H.: Über Doppelbildungen in die Leibeshöhle verpflanzter Flügelimaginalseiben von *Ephesia kühniella* Z. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **150**, 401—424 (1958). — Determinationsmosaik aus kombiniert implantierten Imaginalseiben von *Ephesia kühniella* Zeller. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **151**, 113—135 (1959). — The genetic control of genital morphology in *Drosophila*: A study of the external genitalia of sex mosaics. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. (im Druck). — LOOSLI, R.: Vergleich von Entwicklungspotenzen in normalen, transplantierten und mutierten Halteren-Imaginalseiben von *Drosophila melanogaster*. Developmental Biology **1**, 24—64. — MILLER, A.: The internal anatomy and histology of the imago of *Drosophila melanogaster*. In: Biology of *Drosophila* (M. Demerec ed.). New York: J. WILEY 1950. — MURALT, A. v.: Die Signalübermittlung im Nerven. Basel: Birkhäuser 1945. — NATER, H.: Vergleichend morphologische Untersuchung des äußeren Geschlechtsapparates innerhalb der Gattung *Drosophila*. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **81**, 437—486 (1953). — NONIDIZ, J. F.: The internal phenomena of reproduction in *Drosophila*. Biol. Bull. Woods Hole **39** (1920). — PANTELOURIS, E. M.: Interactions between ovary and lateral oviduct in *Drosophila melanogaster*. J. Embryol. exp. Morph. **3**, 86—91 (1955). — PANTELOURIS, E. M., and C. H. WADDINGTON: Regulation capacities of the wing and haltere discs of wild type and bithorax *Drosophila*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **143**, 515—572 (1955). — PAULI, M. E.: Die Entwicklung geschnürter und zentrifugierter Eier von *Calliphora* und *Musca*. Z. wiss. Zool. **129**, 483—540 (1927). —

REITH, F.: Die Entwicklung des *Musca*-Eies nach Ausschaltung verschiedener Eibereiche. Z. wiss. Zool. **126**, 181—238 (1925). — ROBERTSON, C. W.: The metamorphosis of *Drosophila*, including an accurately timed account of the principal morphological changes. J. Morph. **59**, 351—399 (1936). — SALLES, H.: Sôbre a genitália dos drosophilídios (diptera): I. *Drosophila melanogaster* e *Drosophila simulans*. Summa Brasil. Biol. **1**, Fasc. 15, 311—385 (1947). — SNEDECOR, G. W.: Statistical Methods, 4th ed. Ames: Iowa State Coll. Press 1953. — URSPRUNG, H.: Untersuchungen zum Anlagemuster der weiblichen Genitalscheibe von *Drosophila melanogaster* durch UV-Strahlenstich. Rev. suisse Zool. **64**, 303—316 (1951). — VOGT, M.: Zur labilen Determination der Imaginalscheiben von *Drosophila*. I. Verhalten verschiedenaltiger Imaginalanlagen bei operativer Defektsetzung. Biol. Zb. **65**, 223—238 (1946). — WADDINGTON, C. H.: Some developmental effects of X-rays in *Drosophila*. J. exp. Biol. **19**, 101—117 (1942). — Regulation in bithorax "hemi-thorax". *Drosophila* Information Service **21**, 89 (1947). — The interaction of some morphogenetic genes in *Drosophila melanogaster*. J. Genet. **51**, 243—258 (1953).

DR. HEINRICH URSPRUNG,
Zoologisch-vergleichend anatomisches Institut der Universität Zürich