

# Zur labilen Determination der Imaginalscheiben von *Drosophila*:

## VI. Die Umwandlung präsumptiven Rüsselgewebes in Bein- oder Fühlergewebe

Von MARGUERITE VOGT

Aus dem Institut der Deutschen Hirnforschungsgesellschaft, Neustadt/Schwarzwald

(Z. Naturforsch. 1, 469–475 [1946]; eingegangen am 17. Juni 1946)

Die temperatursensible Periode der Mutante *proboscipedia* fällt in das letzte Larvenstadium. Es sind somit auch die Rüssel-Imaginalscheiben bei *Drosophila* bis zum letzten Larvenstadium in ihrer Differenzierungsrichtung noch nicht festgelegt. Die Fühler-Mutante *aristopedia* zeigt in der Gen-Kombination *proboscipedia-aristopedia* einen Einfluß auf die Rüssel-Differenzierung, während ein entsprechender Einfluß der Rüssel-Mutante *proboscipedia* auf die Fühler-Differenzierung nicht nachweisbar ist. Möglicherweise gehen die von *proboscipedia* abhängigen Entwicklungsprozesse den von *aristopedia* gesteuerten Prozessen voran.

Nachdem frühere Untersuchungen gezeigt hatten (Vogt, im Druck), daß bei der *Drosophila*-Mutante *aristopedia*-Finck ( $ss^a-F$ )<sup>1</sup> die Entwicklungsrichtung der Antennen-Anlagen noch im letzten Larven-Stadium — sei es im Sinne einer Fuß- oder aber einer Aristen- (Fühlergeißel-) Bildung — durch einen Temperaturreiz geändert werden kann, war es von Interesse, ob auch die Rüssel-Anlagen noch im letzten Larvenstadium eine ähnliche, durch Temperatur beeinflussbare Ablenkbarkeit ihrer Entwicklungsrichtung zeigten. Die Möglichkeit zu einer solchen Untersuchung schien durch die von Bridges<sup>2</sup> aufgedeckte Mutation *proboscipedia* (*pb*) gegeben. Gleichzeitig wurden entsprechende Temperaturversuche mit der Gen-Kombination *proboscipedia-aristopedia* (*pb ss^a*) durchgeführt. Da bei dieser Gen-Kombination eine Wirkung der Mutation  $ss^a$  auf die Rüsselanlagen zutage trat, konnte ferner eine erste vergleichende Untersuchung der Wirkungsweise der beiden so auffällig in die Determinationsprozesse eingreifenden Fühler- bzw. Rüsselmutationen  $ss^a$  und *pb* in Angriff genommen werden.

Im folgenden soll mit den an der Mutante *pb* durchgeführten Temperaturversuchen begonnen werden.

<sup>1</sup> E. v. Finck, Biol. Zbl. 62, 379 [1942].

<sup>2</sup> C. B. Bridges u. Th. Dobzhansky, Roux' Arch. 127, 575 [1933].

### Versuche

#### 1. Temperatursensible Periode der Mutante *pb*

Bei einer konstanten Zuchttemperatur von 25° ist das äußere Erscheinungsbild der Mutante *pb* äußerst variabel. Es können die Rüsselanhänge teils *bein-*, teils *fühler-*ähnliche, teils *unklassifizierbare* Auswüchse aufweisen. Oft ist auf derselben Körperseite an einem tarsal-ähnlichen Anhang neben einer oder zwei Klauen noch eine kleine *aristen-*ähnliche verzweigte Borste vorhanden, eine „Mischform“, wie sie unter den Umwandlungsstufen der Mutante  $ss^a-F$  bisher nie von mir beobachtet worden ist. Fig. 4–6 von Bridges u. Dobzhansky<sup>2</sup>, sowie Abb. 4 der vorliegenden Arbeit mögen einen Eindruck der großen phänotypischen Variabilität bei 25° geben.

Im Gegensatz hierzu zeigt die Mutante *pb* bei einer Zuchttemperatur von 16° ein auffällig konstantes Erscheinungsbild. Es entspricht der Fig. 3B von Bridges und Dobzhansky und ist hier in Abb. 3d wiedergegeben. Es stellt die höchste bisher von mir bei *pb* beobachtete Umwandlungsstufe des Rüssels in eine *Arista* dar.

Um in den Temperaturversuchen eine bequeme Klassifizierungsmöglichkeit für die einzelnen bei *pb* vorkommenden Umwandlungsformen des Rüssels zu haben, wurden willkürlich fünf Umwandlungsstufen unterschieden: Stufe 0 entsprach der Umwandlungsform mit stärkstem Aristen- (Abb. 3d), Stufe 5 derjenigen mit stärkstem Beincharakter (Abb. 3b und c). (Zur Stufe 5 wurden auch die Fälle gerechnet, in denen es nicht zur Ausbildung von Tarsalgliedern, wohl aber zur Entwicklung von Krallen gekommen war, Abb. 3c.) Die Zwischenstufen 1–4 umfaßten: Stufe 1: Fälle mit kleinen Aristen; Stufe 2: weder im Sinne eines Fühlers noch



Temperatur	Durchschnittliche Rüsselstufe bei							
	I. „ <i>pb</i> “ ( <i>pbss</i> <sup>a</sup> / <i>pb</i> +)		II. „ <i>pb ss</i> <sup>a</sup> “ ( <i>pbss</i> <sup>a</sup> / <i>pbss</i> <sup>a</sup> )		III. „ <i>pb ss</i> <sup>a-F</sup> “ ( <i>pbss</i> <sup>a-F</sup> / <i>pbss</i> <sup>a-F</sup> )		IV. „ <i>pbss</i> <sup>a</sup> / <i>ss</i> <sup>a-F</sup> “ ( <i>pbss</i> <sup>a</sup> / <i>pbss</i> <sup>a-F</sup> )	
	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n
ganze Zeit 16°	0,0 ± 0,00 0,0 ± 0,02	193 92*	2,0 ± 0,00 0,3 ± 0,09	170 89	2,0 ± 0,02	156	2,0 ± 0,00	213
48 Stdn. 25°	0,0 ± 0,00	229	2,0 ± 0,00	191	2,0 ± 0,00	197	2,0 ± 0,02	213
60 „ 25°	0,1 ± 0,03	110	0,5 ± 0,15	84	2,0 ± 0,02	224		
72 „ 25°	0,3 ± 0,10	209	2,1 ± 0,05	172	2,7 ± 0,08	248		
84 „ 25°	0,5 ± 0,09	98	0,7 ± 0,15	70	4,6 ± 0,06	227		
96 „ 25°	1,7 ± 0,08	222	2,9 ± 0,09	179	4,6 ± 0,05	245		
Rest 16°	2,1 ± 0,12	107	4,7 ± 0,40	80			3,4 ± 0,07	216
	2,9 ± 0,08	222	4,4 ± 0,09	162				
	2,1 ± 0,11	105	9,2 ± 0,36	67				
	3,5 ± 0,09	193	4,8 ± 0,06	142				
	2,3 ± 0,16	91	10,6 ± 0,22	89				
ganze Zeit 25°	3,4 ± 0,09 2,7 ± 0,23	209 105	4,8 ± 0,06 10,2 ± 0,28	199 98	4,7 ± 0,05 2,7 ± 0,18	234 96	3,4 ± 0,08 4,2 ± 0,28	185 96

Tab. 1. Temperaturabhängigkeit der Rüsselumwandlung bei verschiedenen Genotypen. Anzucht bei 25°.

\* Kursive Zahlen: durchschnittliche Zahl der Borstenkammmhaare an den Rüsselanhängen der Männchen.

eines Beines deutbare Formen; Stufe 3: Rüssel mit alleiniger Tarsenbildung oder mit Tarsalgliedern und einer sehr kleinen Arista; Stufe 4: Mischformen, die neben Krallen eine eben erkennbare Arista aufwiesen (Abbildung 4a und c).

Abb. 1 (*pb*) und Tab. 1 (I) zeigen die Ergebnisse eines Versuches, bei dem die *pb*-Larven<sup>3</sup> sich zunächst bei einer Zuchttemperatur von 25° entwickelten und anschließend auf verschiedenen Entwicklungsstadien in eine Temperatur von 16° übertragen wurden. Die im Alter von 48 Stdn. übertragenen Larven bildeten eine gut ausgeprägte Arista aus (Stufe 0); erfolgte die Übertragung später, so entstanden zunehmend Formen mit stärkerem Beincharakter, bis schließlich die im Alter von 96 Stdn. (d. h. 4 bis 6 Stdn. nach der Pupariumbildung) übertragenen Larven eine durchschnittliche Umwandlungsstufe erreichten, wie sie für eine Dauerzucht bei 25° charakteristisch ist. Während also eine im Alter von 48 Stdn. erfolgte Kälteübertragung noch die Entwicklungstendenz der Rüsselscheiben völlig im Sinne einer Aristenbildung abzulenken vermag, wird ihre Wirkung mit zunehmendem Larvenalter geringer. Im Alter von 96 Stdn., d. h. kurz nach der Verpuppung, ist jeg-

<sup>3</sup> Die genaue genotypische Konstitution der hier benutzten Larven war *pbss*<sup>a</sup>/*pb*. Vorversuche mit der reinen Mutante führten zum gleichen Ergebnis.

licher erkennbarer Einfluß der Kälteübertragung erloschen.

Auch wenn umgekehrt die *pb*-Larven zunächst bei 16° gezüchtet und erst anschließend zu verschiedenen Zeitpunkten in eine Zuchttemperatur von 25° übertragen wurden, vermag eine erst nach 5 Tagen durchgeführte Wärmeübertragung die normalerweise bei 16° erfolgende Aristenbildung noch völlig zugunsten der für 25° typischen Bein- umwandlungsstufe zu beeinflussen (Abb. 1, gestrichelte Kurve, Tab. 2). Gleichzeitig hat eine

Temperatur	Durchschnittliche Rüsselstufe	
	M ± m	n
ganze Zeit 25°	4,0 ± 0,10	164
5 Tage 16°	4,0 ± 0,10	197
7 Tage 16°	2,3 ± 0,12	181
9 Tage 16°	0,7 ± 0,08	173
11 Tage 16°	0,0 ± 0,01	179
Rest 25°		
ganze Zeit 16°	0,0 ± 0,00	168

Tab. 2. Temperaturabhängigkeit der Rüsselumwandlung bei *pb*. Anzucht bei 16°.

Wärmeübertragung kurz nach der Pupariumbildung (durchschn. Pup.-B.Z. = 10½ Tage bei 16°) ebenfalls keinen Einfluß mehr auf die Rüsselbildung.

Beide Versuchsserien zeigen somit, daß die *temperaturesensible Periode von proboscipedia in das letzte Larvenstadium fällt und etwa mit der Pupariumbildung endet.*

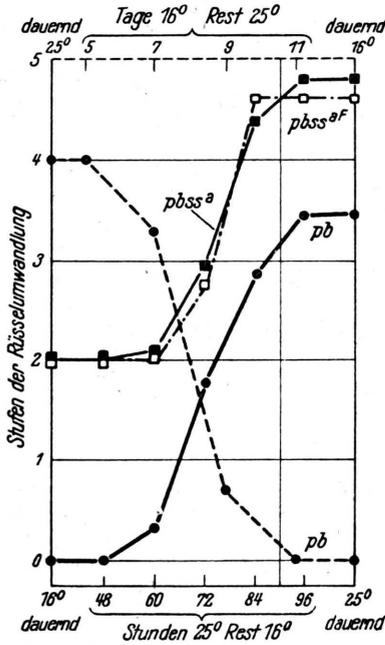


Abb. 1. Temperaturabhängigkeit der Rüssel-Umwandlung bei *pb*-, *pbss<sup>a</sup>*- und *pbss<sup>a</sup>-F*-Fliegen. Die gestrichelte *pb*-Kurve entspricht einer Anzucht bei 16° (vergl. Tab. 2), die restlichen drei Kurven entsprechen einer Anzucht bei 25° (vergl. Tab. 1). Die Vertikale bei 90 Stdn. bzw. 10½ Tagen entspricht der Zeit der Pupariumbildung.

2. *Temperaturesensible Periode der Gen-Kombination pbss<sup>a</sup> und pbss<sup>a</sup>-F*

a) *Temperaturesensible Periode für die Rüsselumwandlung.* Analoge Temperaturversuche mit den Gen-Kombinationen *pbss<sup>a</sup>* sowie *pbss<sup>a</sup>-F* führten zu einem ähnlichen Ergebnis, wie wir es soeben für die Mutante *pb<sup>3</sup>* kennengelernt haben. Man vergleiche den annähernd parallelen Verlauf der *pb*-, *pbss<sup>a</sup>*- und *pbss<sup>a</sup>-F*-Kurven in Abb. 1. Gleichzeitig zeigten beide Gen-Kombinationen im Vergleich zu *pb* eine sich bei allen Temperaturbedingungen äußernde *Verstärkung der Beinbildungstendenz*, die sich u. a. in einer Ver-

schiebung der *pbss<sup>a</sup>*- und *pbss<sup>a</sup>-F*-Kurven nach oben äußert (vergl. die Spalten I, II und III in Tab. 1).

Hierbei ist die Frage zu erörtern, inwieweit es sich hier um eine spezifische Beeinflussung der *pb*-Rüsselscheiben durch die Gen-Mutationen *ss<sup>a</sup>* bzw. *ss<sup>a</sup>-F*, oder aber um eine solche durch Modifikationsgene handelt, die in dem *ss<sup>a</sup>*- bzw. *ss<sup>a</sup>-F*-Stamm ursprünglich enthalten waren und bei Herstellung der Gen-Kombinationen *pbss<sup>a</sup>* bzw. *pbss<sup>a</sup>-F* mit übertragen wurden.

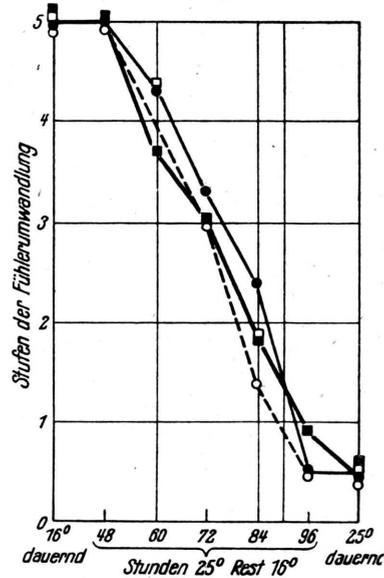
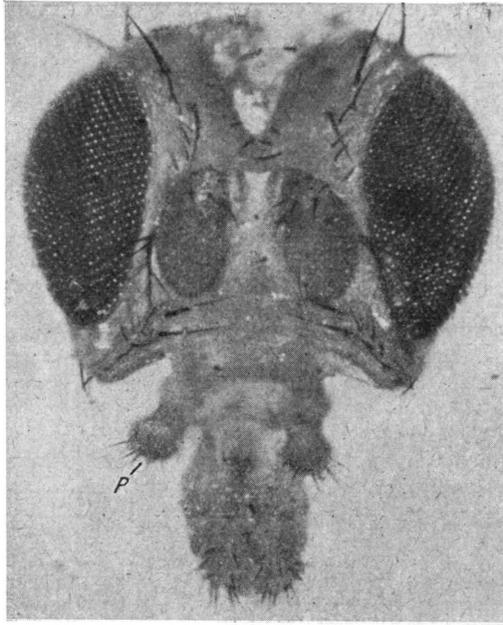
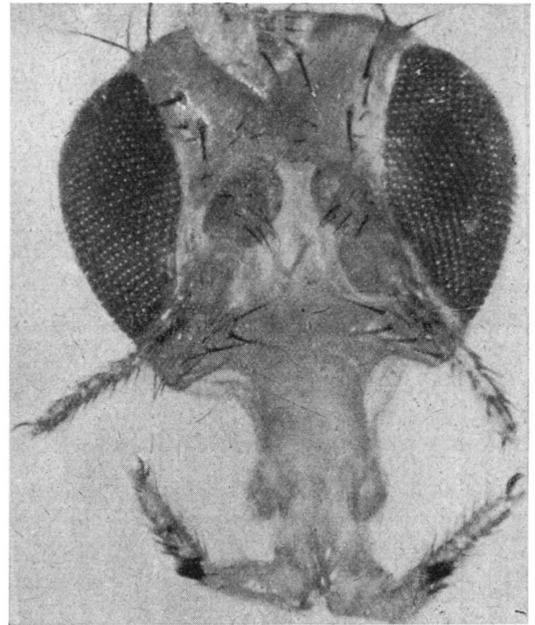


Abb. 2. Temperaturabhängigkeit der Fühler-Umwandlung bei *pbss<sup>a</sup>-F* (■), *pbss<sup>a</sup>/pbss<sup>a</sup>-F* (□), *ss<sup>a</sup>-F* (●) und *ss<sup>a</sup>/ss<sup>a</sup>-F* (○) Fliegen. Die Vertikale bei 90 Stdn. entspricht der Zeit der Pupariumbildung.

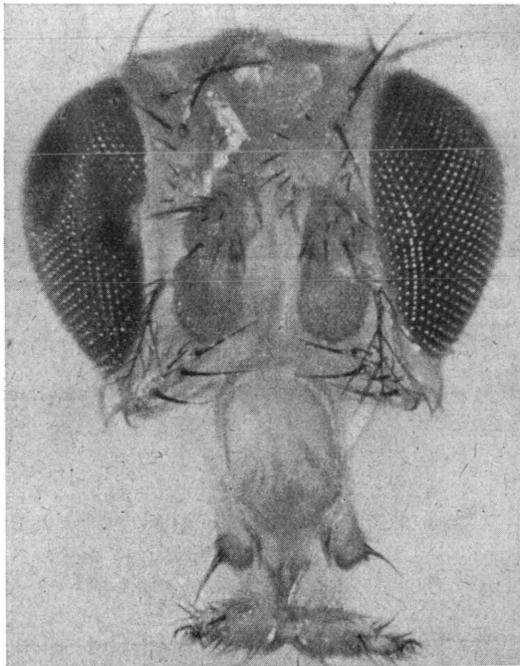
Die den Temperaturversuchen in Tab. 1 (u. Abb. 1) zugrunde liegenden *pbss<sup>a</sup>*- und *pb*-Fliegen entstammten der speziellen Kreuzung *pbss<sup>a</sup>♀ × pbss<sup>a</sup>/pb + ♂♂*. Diese Kreuzung war aus zwei Gründen gewählt worden. Erstens schlüpften hier in denselben Gläsern etwa zu gleichen Teilen *pb*-(genotypisch: *pbss<sup>a</sup>/pb +*) und *pbss<sup>a</sup>*-Tiere. Unterschiede in den Außenbedingungen konnten somit nicht die Ursache des verschiedenen Verhaltens der *pb*- und *pbss<sup>a</sup>*-Tiere sein. Zweitens gab die obige Kreuzung die Möglichkeit, zunächst die Wirkung solcher Modifikationsfaktoren auszuschalten, die nicht an das *pbss<sup>a</sup>*-Chromosom selbst gebunden waren. (Mit Ausnahme des *pbss*-Chromosoms verteilen sich die übrigen Chromosomen mit glei-



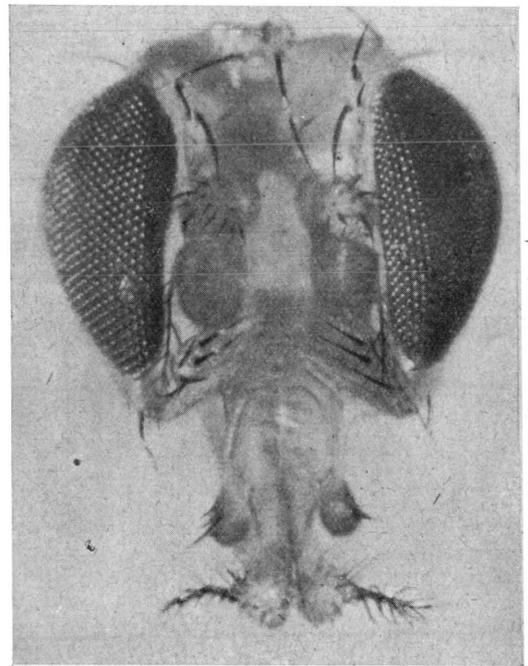
a



b



c



d

Abb. 3 a—d. Fliegenköpfe, in a eines normalen, in b eines *pbss<sup>a</sup>*, in c eines *pb*-Männchens bei 25°, in d eines *pb*-Männchens bei 16°. Man achte auf die gut ausgebildeten Tarsalglieder sowie auf die Borstenkämme der Rüsselanhänge in b im Vergleich zu den fehlenden Tarsalgliedern und den nur in Einzahl vorhandenen Borstenkammhaaren in c. Als spezifische Wirkung des Allels *ss<sup>a</sup>* in b muß die gedrungene Form der weitgehend miteinander verwachsenen Tarsalglieder der Rüsselanhänge aufgefaßt werden, die sich bei *ss<sup>a</sup>* auch an den normalen

Extremitäten äußern kann. (Eine ähnliche Wirkung fehlt in der Gen-Kombination *pbss<sup>a</sup>-F* sowie bei der reinen Mutante *ss<sup>a</sup>-F*.) Im Gegensatz zu den Rüsselbeinen zeigen die Fühler-Beine bei *pbss<sup>a</sup>* (b) sowie dem Ausgangs-*ss<sup>a</sup>*-Stamm nie Borstenkammhaare. Schließlich vergleiche man noch die Behaarung der Palpen in a, b und c. In a ist diese (P) gleichmäßig verteilt, in b maximal reduziert und in c auf drei lange Borsten am distalen Ende beschränkt (Vergr. 77,4/1).

cher Wahrscheinlichkeit auf beide Genotypen.) Ein Einfluß recessiver, im *pbss<sup>a</sup>*-Chromosom gelegener Modifikatoren konnte schließlich auf Grund folgender Überlegungen weitgehend ausgeschlossen werden. Vergleicht man das Verhalten von *pbss<sup>a</sup>-F*-Fliegen (Abb. 1) mit demjenigen der oben erwäh-

Ursprungs sind, müßte es sich dabei allerdings um gleichsinnig wirkende, aber voneinander verschiedene Modifikations-Gene handeln. Letzteres läßt sich nun weitgehend durch das Verhalten von *pbss<sup>a</sup>/pbss<sup>a</sup>-F*-Fliegen ausschließen. Eine Wirkung recessiver, im *pbss<sup>a</sup>*- bzw. *pbss<sup>a</sup>-F*-Chromo-

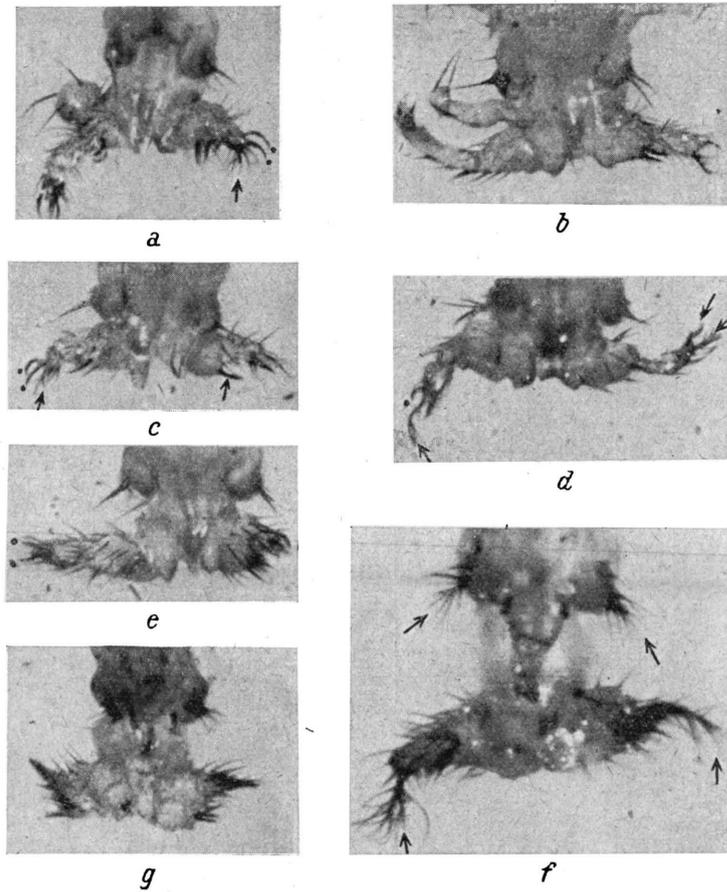


Abb. 4 a—f. Verschiedene Erscheinungsformen der Mutante *pb* bei 25°. a und b: links je ein an den Exopoditen eines Spaltfußes erinnernder Auswuchs; a: rechts 2 Klauen (\*), 1 Arista (↑) = Stufe 4; c: links 2 Klauen (\*), 1 Arista (↑) = Stufe 4, rechts 1 Borstenkammhaar

(↑); d: links 1 Klaue (\*), 1 Arista (↑) = Stufe 4, rechts Tarsus mit 2 Aristen (↑) = Stufe 3; e: links 2 Klauen (\*), 2 Aristen (↑) = Stufe 5; f: beiderseits 1 Arista (↑) = Stufe 1; ferner an beiden Palpen eine verzweigte aristenähnliche Borste (↑); g: *pbss<sup>a</sup>*-Männchen bei 16° = Stufe 2.

Vergr. 77,4/1 mit Ausnahme von f (117/1).

ten *pbss<sup>a</sup>*-Fliegen, so zeigen beide Genotypen eine sehr ähnliche Verstärkung der Beinbildungstendenz (bei 25° ist letztere bei *pbss<sup>a</sup>-F*-Fliegen etwas schwächer). Wäre diese nicht durch die Gene *ss<sup>a</sup>* bzw. *ss<sup>a</sup>-F* bedingt, so hätten wir auch für das *pbss<sup>a</sup>-F*-Chromosom das Vorhandensein recessiver Modifikations-Gene anzunehmen. Da die eingekreuzten *ss<sup>a</sup>*- und *ss<sup>a</sup>-F*-Stämme verschiedenen

som vorhandener Modifikatoren fällt hier auf Grund der Heterozygotie der beiden Chromosomen weg. Wie Spalte IV (Tab. 1) lehrt, zeigen die *pbss<sup>a</sup>/pbss<sup>a</sup>-F*-Tiere bei einer Zuchttemperatur von 16° die gleiche Rüsselumwandlungsstufe 2, wie sie auch für *pbss<sup>a</sup>*- bzw. *pbss<sup>a</sup>-F*-Tiere bei 16° charakteristisch ist. Die Verstärkung der Beinbildungstendenz, die sich hier in einer völligen Unter-

drückung der normalerweise bei  $pb$  bei  $16^{\circ}$  auftretenden Aristenbildung (Stufe 0) ausdrückt, darf somit als spezifische Wirkung der Gene  $ss^a$ ,  $ss^{a-F}$  und des Compounds  $ss^a/ss^{a-F}$  aufgefaßt werden.

Nicht mit derselben Sicherheit läßt sich dagegen das Mitwirken von Modifikatoren für eine Zuchttemperatur von  $25^{\circ}$  ausschließen. So ist auffällig, daß hier der Genotyp  $pbss^a/pbss^{a-F}$  im Gegensatz zu  $pbss^{a-F}$  nicht zu einer Verstärkung des Beincharakters führt (Tab. 1 u. 3), während bisher in

Genotyp	Prozentuale Häufigkeit der Rüsselstufen						n
	V Krallen	IV Krallen + Arista	III Tarsus + Arista	II —	I kleine Arista	0 große Arista	
$pb^a$ ( $pbss^a/pb^+$ )	22,0	32,5	27,8	3,8	13,9	—	209
$pbss^a$ ( $pbss^a/pbss^a$ )	92,5	—	—	7,5	—	—	199
$pbss^{a-F}$ ( $pbss^{a-F}/pbss^{a-F}$ )	79,1	9,8	9,0	2,1	—	—	234
$pbss^a/ss^{a-F}$ ( $pbss^a/pbss^{a-F}$ )	20,0	22,2	46,0	1,1	10,8	—	185

Tab. 3. Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Rüsselstufen bei  $pb$ ,  $pbss^a$ ,  $pbss^{a-F}$  und  $pbss^a/pbss^{a-F}$ . Zuchttemperatur  $25^{\circ}$ .

allen anderen geprüften, ebenfalls von den Allelen  $ss^a$  und  $ss^{a-F}$  abhängigen Merkmalen der Compound  $ss^a/ss^{a-F}$  stets ein intermediäres oder ein dem schwächeren Allel ( $ss^{a-F}$ ) gleiches Verhalten zeigte<sup>4</sup>. Immerhin möchte ich auch hier die stärkere Betonung des Beincharakters bei den Gen-Kombinationen  $pbss^a$  und  $pbss^{a-F}$  in erster Linie als Folge einer spezifischen Wirkung der Gene  $ss^a$  und  $ss^{a-F}$  auffassen. Hierfür spricht u. a. auch die Tatsache, daß die Verstärkung der Beinbildungstendenz bei Gegenwart des höheren Allels  $ss^a$  am ausgeprägtesten ist. (Bei  $pbss^a$ -Tieren kommt es im Gegensatz zu  $pbss^{a-F}$ -Fliegen nie zur Aristenbildung in den Rüsselanhängen; vergl. Tab. 3.)

Die im Vergleich zu  $pb$  verstärkte Beinbildungstendenz der  $pbss^a$ -Fliegen drückt sich noch in

einem weiteren, bisher unerwähnt gebliebenen Befund aus. Es zeigen die in der Tab. 1 angeführten Werte nicht nur eine Erhöhung der Rüssel-Umwandlungsstufen, sondern ebenfalls eine solche der durchschnittlichen Zahl der an den Rüsselanhängen der Männchen auftretenden Borstenkammhaare (kursive Zahlen in der Tabelle).

Letztere führt bei  $pbss^a$ -Tieren bei einer Zuchttemperatur von  $25^{\circ}$  fast ausnahmslos zur Ausbildung eines echten Borsten-Kammes<sup>4</sup> (Abb. 3 b).

Wie aus der Tabelle ferner ersichtlich ist, nimmt die Zahl der Borstenkammhaare sowohl bei  $pb$  als auch bei  $pbss^a$ -Fliegen parallel mit der Ausbildung niedriger Rüsselstufen ab. Die durchschnittliche Zahl der Borstenkammhaare ist hier also innerhalb ein- und desselben Stammes gleichzeitig ein Maß für die Beinbildungstendenz. Dagegen können bei verschiedenen Genotypen gleiche Rüsselstufen ungleiche Borstenzahlen zeigen (vergl. z. B. die Werte von  $pb$  und  $pbss^a/ss^{a-F}$  bei  $25^{\circ}$ !).

b) Temp.-sens. Periode für die Fühlerumwandlung. Nachdem die oben geschilderten Befunde zur Aufdeckung eines Einflusses der Gene  $ss^a$  und  $ss^{a-F}$  auf die Differenzierung der  $pb$ -Rüsselscheiben geführt hatten, erschien es von Interesse, ob umgekehrt die Mutante  $pb$  einen entsprechenden Einfluß auf die Entwicklung der  $ss^a$ - bzw.  $ss^{a-F}$ -Fühlerscheiben auszuüben vermöge. Die Frage kann verneint werden. Es unterscheiden sich die Fühler der  $pbss^a$ -,  $pbss^{a-F}$ - und  $pbss^a/ss^{a-F}$ -Fliegen weder bei einer Zuchttemperatur von  $25^{\circ}$  noch bei einer solchen von  $16^{\circ}$  phänotypisch von den Fühlern der Ausgangsstämme  $ss^a$ ,  $ss^{a-F}$  und  $ss^a/ss^{a-F}$ .

Um einen noch empfindlicheren Test anzuwenden, wurde zusammen mit der temperatursensiblen Periode der Rüssel-Umwandlung auch diejenige der Fühler-Umwandlung bei  $pbss^{a-F}$ - und  $pbss^a/ss^{a-F}$ -Fliegen bestimmt und mit der früher von mir gefundenen temp.-sens. Periode von  $ss^{a-F}$ - und  $ss^a/ss^{a-F}$ -Tieren (Vogt, im Druck) verglichen. Die Ergebnisse sind in Tab. 4 und Abb. 2 wiedergegeben. In letztere wurden gleichzeitig die früher von mir für  $ss^{a-F}$  und  $ss^a/ss^{a-F}$  erhaltenen Kurven übertragen. Wie aus der Abbildung zu ersehen ist, decken sich die alten und neuen Werte weitgehend. Es ergibt sich also auch hier kein Anhaltspunkt für einen Einfluß der Gen-Mutation

<sup>4</sup> Nicht selten ist auf der Vorder- und Rückseite des Rüsselanhanges der gleichen Körperseite je ein Borstenkamm mit durchschnittlich 8–10 Borsten vorhanden.

Temperatur	Durchschnittliche Fühlerstufe bei			
	$pbss^{a-F}$		$pbss^a / ss^{a-F}$	
	M ± m	n	M ± m	n
ganze Zeit 16 °	5,0 ± 0,00	156	5,0 ± 0,00	213
48 Stdn. 25 °	5,0 ± 0,01	197	4,2 ± 0,05	213
60 " 25 °	3,7 ± 0,06	224		
72 " 25 °	3,0 ± 0,01	248		
84 " 25 °	1,8 ± 0,04	227		
96 " 25 °	0,9 ± 0,02	245	1,8 ± 0,04	216
ganze Zeit 25 °	0,5 ± 0,00	234	0,5 ± 0,01	185

Tab. 4. Temperaturabhängigkeit der Fühlerumwandlung bei  $pbss^{a-F}$ - und  $pbss^a / ss^{a-F}$ -Fliegen. Anzucht bei 25 °.

*proboscipedia* auf die Differenzierung der  $ss^{a-F}$ - und  $ss^a / ss^{a-F}$ -Antennenscheiben.

#### Diskussion

Die oben geschilderten Temperaturversuche zeigten zunächst, daß die temp.-sens. Periode für die Rüsselumwandlung bei der Mutante *proboscipedia* in das letzte Larvenstadium fällt. Es sind also auch die Rüssel-Imaginalscheiben von *Drosophila* mindestens zu Beginn des letzten Larvenstadiums in bezug auf ihre spätere Differenzierungsrichtung noch nicht endgültig festgelegt. Von besonderem Interesse ist, daß sich die temp.-sens. Periode von *pb* etwa von einem Larvenalter von 60 Stdn. bis zur Zeit der Verpuppung erstreckt, d. h. dem gleichen Zeitintervall, in dem nach früheren Untersuchungen (Vogt, im Druck) auch die Fühlermutante  $ss^{a-F}$  eine Temperaturbeeinflussbarkeit zeigte. Die für eine spätere Tarsus- bzw. Aristen-Differenzierung entscheidenden Prozesse spielen sich offenbar in den Rüssel- und Fühler-Imaginalscheiben zur gleichen Zeit ab.

Fragen wir uns andererseits nach der Wirkungsweise der Gen-Mutation *proboscipedia*, so dürften hier die gleichen Denkmöglichkeiten in Betracht kommen, wie sie schon früher (Vogt, im Druck) für die Mutation *aristopedia* eingehend diskutiert worden sind. Es sei daher in bezug auf diese auf die frühere Arbeit verwiesen. Die Tatsache, daß die Mutanten *proboscipedia* und *aristopedia* auf den gleichen Temperaturreiz entgegengesetzt reagieren — ein Kältereiz bewirkt z. B. bei *pb* eine Aristen-, bei  $ss^{a-F}$  eine Tarsusbildung — darf wohl als Hinweis eines verschiedenen Angriffspunktes beider Gen-Mutationen in das Determinationsgeschehen aufgefaßt werden. Hierfür spricht ebenfalls das Verhalten der Gen-Kombinationen  $pbss^a$  sowie  $pbss^{a-F}$ . Wie oben ausgeführt wurde, zeigten hier die Gen-Mutationen  $ss^a$  und  $ss^{a-F}$  wohl einen Einfluß auf die Differenzierungsrichtung der *pb*-Rüssel-Scheiben (im Sinne einer Verstärkung der Beinbildungstendenz in letzteren), während ein entsprechender Einfluß der Mutation *pb* auf die Entwicklung der  $ss^a$ - oder  $ss^{a-F}$ -Fühler-Scheibe nicht nachweisbar war. Dieser Befund legt die Annahme nahe, daß die von *pb* abhängigen Entwicklungsprozesse den von den Genen  $ss^a$  und  $ss^{a-F}$  gesteuerten Prozessen *vorangehen*. Ob es sich dabei um Prozesse handelt, die über mehrere Reaktionsschritte zur Synthese eines Tarsus- bzw. Aristen-Induktors führen, oder aber um Prozesse, die stufenweise (d. h. epigenetisch) die *Entwicklung* der Tarsus- bzw. Aristenbildungs-Potenz innerhalb des Substrates der Rüssel- und Fühler-scheiben bewirken, läßt sich heute leider noch nicht entscheiden. Daß wir mit letzterer Möglichkeit zumindest auch rechnen müssen, zeigen die Ergebnisse der in den letzten Jahren durchgeführten Analyse der Augenpigmententstehung bei *Drosophila*. Auch hier ergab sich die epigenetische Entstehung einer zwar sehr einfachen Potenz: der Pigmentbildungspotenz innerhalb der Augenzellen.