

Über Zelldifferenzierung im Integument der Insekten und ihre Bedingungen

von KARL HENKE¹

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen

DIE besonderen Beiträge, die das Integument der Insekten zu den Fragen der Zelldifferenzierung bietet, beruhen wesentlich auf der *Vielzahl verschiedener artiger Differenzierungen*, die bei dieser hochentwickelten und dabei doch kleinwüchsigen Tiergruppe auf einzelne große Spezialzellen verteilt oft auf engem Raum *nebeneinander* vorkommen, oder auch, in der Metamorphose durch Häutungen die sonst meist verborgene Fähigkeit der Zelle zu wiederholten Differenzierungsleistungen demonstrierend, *nacheinander* von denselben Zellen hervorgebracht werden. Ein weiterer charakteristischer Zug in der Entwicklung des Insektenintegumentes ist ihre Abhängigkeit von einer Serie *hormonaler Anstöße*, in deren Gefolge nach jeder Häutung zunächst eine Mitosenperiode, danach die Herstellung einer neuen Kutikula stattfindet und schließlich die Häutungsdrüsen in Tätigkeit treten, die beim Vollzug der nächsten Häutung mitwirken. Im Lauf der Entwicklung verändert sich nun die Zusammensetzung des jeweils wirksamen Hormonsystems, und damit, allein in Abhängigkeit von ihm, auch die Differenzierungsleistung des Integuments. So bringt das *Grundepithel* eines holometabolen Insekts unabhängig von seinem Alter und seiner Vorgeschichte je nach dem hormonalen Milieu, dem es ausgesetzt wird, entweder eine larvale oder eine pupale oder schließlich eine imaginale Kutikula hervor (Piepho, 1950, 1951). Im normalen Entwicklungsgang erfährt es also eine zweimalige *Umdifferenzierung*. Daneben können im Epithel regionale Unterschiede in der Höhe der Schwelle gegenüber bestimmten hormonalen Faktoren bestehen und ein *Muster* aus verschiedenen nebeneinander auftretenden Kutikularbildungen erzeugen (Piepho & Heims, 1952). Besonders empfindliche Anzeiger sowohl für die hormonalen wie auch für andere die Zelldifferenzierung bestimmende Einflüsse finden sich aber unter den für die Insekten charakteristischen, in das Grundepithel eingefügten *Kleinorganen*, die als Borsten, Schuppen, Drüsen oder Sinnesorgane aller Art jeweils aus wenigen, zum Teil einzeln unterschiedlich differenzierten und zu einer bestimmten Größe heranwachsenden Zellen zusammengesetzt sind (Henke, 1947, 1951).

¹ *Author's address:* Zoologisches Institut der Universität Göttingen, Bahnhofstr. 28, Göttingen, Germany.

In der besonderen Entwicklungsweise dieser Organe tauchen nun noch andere die Zelldifferenzierung berührende Fragen auf, denn sie entwickeln sich aus jeweils einer einzelnen Stammzelle, die ähnlich einer Eizelle des sogenannten

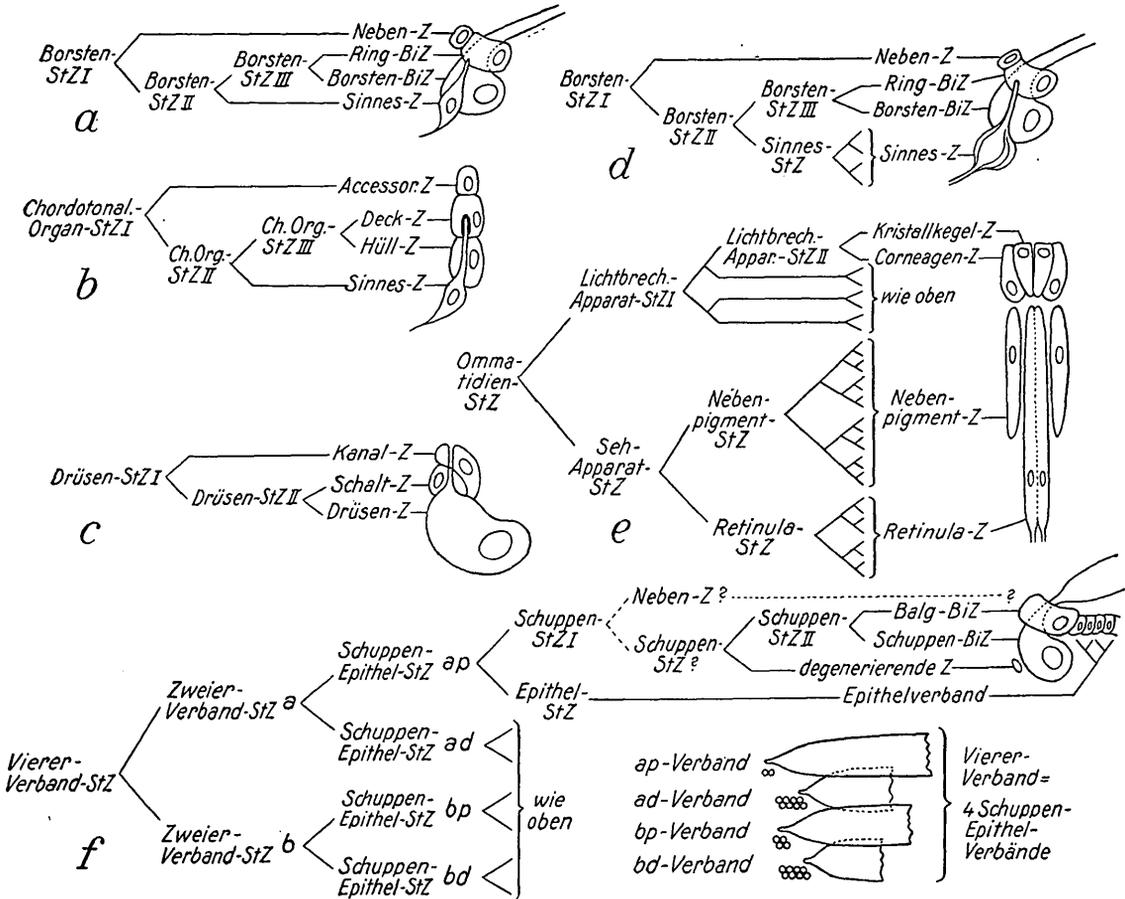


ABB. 1. Zellteilungsfolgen in der Entwicklung von Kleinorganen im Integument der Insekten. a, Sinnesborste mit einer Sinneszelle (Henke & Rönsch, 1951). b, Chordotonalorgan (E. Jägers, noch unveröffentlicht). c, Versenische Drüse (Henke, 1951; R. Stabenau, noch unveröffentlicht). d, Sinnesborste mit 4 Sinneszellen (Henke & Rönsch, 1951). e, Ommatidium (Bernard, 1932). f, Schuppen-Epithel-Verbände der Schmetterlinge jeweils in Vierzahl aus einer Viererverband-Stammzelle hervorgehend (Henke & Pohley, 1952). Unten rechts Beispiel eines Viererverbandes mit verschiedenen der möglichen Kombinationen von Schuppengröße und Epithelzellenanzahl. — Bi Z, Bildungszelle; St Z, Stammzelle; Z, Zelle.

determinativen Entwicklungstypus in einer streng festgelegten Folge *differenzieller Zellteilungen* schrittweise in die für unterschiedliche Differenzierung und Teilfunktion vorgesehenen *Spezialzellen* des Organs zerlegt wird (Abb. 1 a-c). Kommen einfache Vermehrungsteilungen einzelner Zellen hinzu, so ist ihre Anzahl gering und gleichfalls gesetzmäßig fixiert (Abb. 1 d, e). Wenn ein solches

Zellsystem nicht erst am Ende der Entwicklung sondern schon in der Embryonalzeit oder auf einem späteren Durchgangsstadium fertiggestellt ist, so können die von seinen chitinbildenden Gliedern hervorgebrachten kutikularen Bestandteile bei den folgenden Häutungen mit der Kutikula des Grundepithels abgeworfen und ähnlich wie sie von denselben Zellen jeweils erneut hergestellt werden, sei es in dem gleichen Zustand, oder, weil die Bildungszellen noch weiter wachsen, in vergrößerter Form, schließlich auch, wie etwa bestimmte Borsten bei den Entwicklungsstadien der Wachsmotte *Galleria mellonella*, in einer mehr oder weniger stark abgeänderten Gestalt (Kruminš, 1952). Wie das Grundepithel können also auch die Bildungszellen, offenbar unter hormonalem Einfluß, eine *Umdifferenzierung* erfahren, und zwar geschieht es nun hier mit Sicherheit *ohne Zwischenschaltung von Zellteilungen*. Auch ein Vorgang, der wie die Schuppenbildung der Schmetterlinge normalerweise nur einmal beim Abschluß der Entwicklung stattfindet, kann im Experiment wiederholt werden, und mit großer Wahrscheinlichkeit vollbringen auch hier einzelne Bildungszellen eine zweimalige Differenzierungsleistung (Piepho & Meyer, 1951).

In der Entwicklung der *Spezialzellen in Sinnesborsten- und Schuppenapparaten* sind in neuerer Zeit durch die von verschiedenen Untersuchern mit unterschiedlichen Methoden zutage geförderten Ergebnisse eine Reihe von Entwicklungsmechanismen neu oder besser als bisher erkennbar geworden, die teils im *Vollzug der Zelldifferenzierung*, teils in ihrer *Vorbereitung und Lenkung* wirksam sind.

Das erste mikroskopisch sichtbare Anzeichen einer bevorstehenden Borsten- oder Schuppenbildung ist *ein mit Endomitosen verknüpftes gesteigertes Größenwachstum der Bildungszellen* oder auch schon einer ihrer Vorfahrenzellen (Henke & Mertz, 1941; Henke & Pohley, 1952). *Gegenüber den Faktoren, welche die spezifische Zelldifferenzierung bestimmen, ist dieses Größenwachstum ein relativ unabhängiger Prozeß*. So können bei Schmetterlingen im Gefolge eines bei der Raupe eingeleiteten Regenerationsvorganges Epithelzellen, Schuppen- und Balgbildungszellen gleichermaßen vergrößert sein, ohne daß sich ihr jeweils besonderer Differenzierungscharakter verändert (Kühn, 1949; Kühn & Piepho, 1940). Bei der Wasserwanze *Corixa punctata* vergrößern sich die Borstenbildungszellen und ihre Kerne anhaltend während der ganzen Larvenzeit, und entsprechend werden auch nach jeder Häutung größere Borsten als nach der vorhergehenden gebildet. Eine Endomitose tritt aber in den einzelnen Bildungszellen nicht in jedem Häutungsintervall ein, sondern immer nur dann, wenn das Größenwachstum vorher eine bestimmte, für jede Kernstufe charakteristische Schwelle überschritten hat (Ch. Lipp, im Druck). Ist das bei einer Bildungszelle nicht der Fall, so machen ihre Chromosomen eine *Pseudoendomitose* durch, indem sie, ohne sich zu teilen, die in den Funktionszyklus der Zellen eingepaßten Bewegungen und Formänderungen der in einer Endomitose begriffenen Chromosomen anderer Bildungszellen mitmachen (Ch. Lipp, im Druck). Zwar hat es den Anschein, daß schon zu Ende der Embryonalentwicklung die Anzahl

der einer Zelle bevorstehenden Endomitosen sich in der Dicke der Chromosomen abzeichnet, doch werden *die einzelnen Endomitoseschritte jedenfalls durch das ihnen vorausgehende Größenwachstum ausgelöst. Andererseits bestimmen nun die Endomitosen das Ausmaß des Wachstums*, denn wenn eine Endomitose eintritt, so wird der Größenzuwachs des Kerns gegenüber den ohne Endomitose vollzogenen Schritten jeweils bis zu einer bestimmten Grenze gesteigert. Diese *Grenze* ist ebenso wie die in der Auslösung einer Endomitose erkennbare *Schwelle* für jede Polyploidiestufe charakteristisch. Beide zusammen sind ein Ausdruck für *bevorzugte Gleichgewichtslagen zwischen Kerngröße und Chromosomenanzahl*, wie sie aus der verbreiteten, bisher aber wohl noch nicht in derselben Weise wie hier analysierten Erscheinung des *rhythmischen Kernwachstums* bekannt sind. Bei der Borstenbildung der Dipteren werden statt der endomitotisch entstandenen Reihen von Polyploidiestufen der Bildungszellkerne *Riesenchromosomen* von unterschiedlicher Größe hergestellt (Schwenk, 1947), die sich auf verschiedene Anzahlen von *Kryptoendomitosen* (Bauer, 1938) zurückführen lassen. Der *Größenzuwachs des Kernvolums* beim Übergang von einer Kernstufe zur nächsthöheren kann bei der Mehlmotte *Ephestia Kühniella* bis zu einer Verdoppelung gehen (Henke & Mertz, 1941). Bei *Corixa*, deren Chromosomen viel lockerer im Kernraum verteilt liegen als die der Schmetterlinge, ist er mit einem Vergrößerungsfaktor von im Mittel 1.76 wesentlich geringer. Im Vergleich hierzu ist der *Zuwachs des Zellvolums*, wenn man es nach der Größe der von der Bildungszelle als lang auswachsender Fortsatz hergestellten Schuppe oder Borste bestimmt, unverhältnismäßig stark, und so ist auch die mit den Polyploidiestufen der Bildungszellkerne verknüpfte Größenvariabilität etwa bei den Schuppen der Schmetterlinge viel ausgeprägter diskontinuierlich als bei den Kernen selbst, so daß man die Kernstufen aus den bevorzugten Größentypen der Schuppen leichter als aus den Kerngrößen bestimmen kann. Bei den Borstenbildungszellen von *Corixa*, deren annähernd kegelförmige Produkte eine einigermaßen zuverlässige Volumbestimmung erlauben, ist der *Vergrößerungsfaktor des Zellvolums gleich der 3. Potenz des für das Kernvolum gültigen Wertes*.

Will man hiernach die Borsten- oder Schuppenbildung eher als Sekretions- wie als Wachstumsleistung der Bildungszellen ansehen, so handelt es sich bei der *Differenzierung der Borsten und Schuppen* jedenfalls um die Herstellung eines mehr oder weniger kompliziert geformten Sekretes, das auch mit der Chitinisierung, Pigmentierung und Erhärtung noch erhebliche chemische Veränderungen erfährt. Lees und Picken haben die Entwicklung normaler und mutanter *Borsten* von *Drosophila* unter diesem Gesichtspunkt studiert und die normale Gestalt und Beschaffenheit der Borste in allen wesentlichen Zügen aus den *Eigenschaften des Bildungsmaterials*, speziell der Orientierung der Molekülketten des Chitins, sowie aus seiner in einer Reihe von Schritten jeweils von bestimmten *Genen* kontrollierten Herstellung interpretieren können (Lees & Picken, 1945). Ähnlich wie die mannigfachen von Mutationen bewirkten Ab-

änderungen können auch die jeweils in bestimmten Entwicklungsstadien durch extreme Temperaturreize ausgelösten *Modifikationen* verschiedene Phasen im Ablauf der Borstendifferenzierung kenntlich machen (Henke, v. Finck & Ma, 1941; Ma, 1943). Da hier sicherer als bei den Mutationen der Zeitpunkt anzugeben ist, in dem eine bestimmte abnorme Entwicklung einsetzt, wäre es im Hinblick auf die Frage der Wirkungszeiten verschiedener Gene nützlich, die auf den beiden verschiedenen Wegen hervorgerufenen Reihen von Entwicklungsstörungen genauer zu vergleichen. Bei den *Schuppen* der Schmetterlinge ist der Aufbau der Gesamtform allein aus der sekretorischen Tätigkeit der Bildungszelle und den molekularen Eigenschaften des Chitins wohl noch nicht ohne weiteres zu verstehen. Die Schuppe erhält ihre charakteristische Form schon vor Abschluß des Wachstums und der Chitinisierung (Stoßberg, 1938). Dabei konnten durch Modifikationsexperimente auch hier verschiedene schrittweise nacheinander die endgültige Formbildung bestimmende Prozesse erfaßt werden (Köhler & Feldotto, 1937; Kühn, 1948), von denen nun einer, wie Kühn gezeigt hat, den Unterschied zwischen dem Stiel und dem freien Ende lediglich als *polare Organisation* festlegt. Die Ausmodellierung des freien Endes mit seinen charakteristischen Zacken findet erst später statt. Schließlich, wenn die Formbildung abgeschlossen ist, wird die Schuppe noch annähernd maßstabsgetreu wesentlich vergrößert.

Die Borsten und Schuppen entstehen jeweils in engem Kontakt mit einer zweiten Bildungszelle, die ihre Basis kragenartig umfaßt und eine sie beweglich festhaltende Chitinstruktur herstellt, den Borstenring oder Schuppenbalg (Abb. 1 a, d, e). So erhebt sich die Frage nach den *Entwicklungsbeziehungen zwischen den Bildungszellen der Borste oder Schuppe und ihrer Haltevorrichtung*. Die bisher vorliegenden Beobachtungen lassen einerseits eine gewisse *Autonomie*, andererseits aber auch bestimmte *Abhängigkeiten* erkennen. So kann nach den Ergebnissen von Kühn (1948) ein im wesentlichen normal gestalteter Schuppenkörper ohne Kontakt mit einem Balg entstehen, doch ist dabei das normalerweise vom Balg umfaßte Stielende mehr oder weniger deformiert. Bei *Drosophila* können nach Lees & Waddington (1942) gewisse mutativ bedingte Störungen der Borstenform auf ein abnormes Lageverhältnis zwischen Borsten- und Ringbildungszelle zurückgeführt werden. Andererseits ist wieder, nach denselben Untersuchern, die Ringbildung als solche der Borste gegenüber autonom, denn sie kann, wenigstens wenn abnormerweise zwei oder mehrere Ringbildner vorhanden sind, ganz ohne Borstenbildungszelle vor sich gehn; es entsteht dann ein einheitlicher Ring. Solche zusammengesetzten Bildungen können nun auch eine Borste einschließen, und es wäre interessant, in derartigen Fällen die Maßverhältnisse genauer zu prüfen. Bei *Ephestia* und ähnlich auch bei der Trichoptere *Limnophilus flavicornis* können Schuppen oder Borsten verschiedener Größentypen jeweils mit Haltevorrichtungen gepaart sein, deren Bildungszellen verschiedene Kernstufen aufweisen (Henke & Mertz, 1941; G. Rönsch, noch unveröffentlicht), doch variieren bei statistischer Betrachtung die Kernstufen

der beiden aus einer gemeinsamen Stammzelle hervorgehenden Bildungszellen gleichsinnig, und bei *Ephestia* besteht über diese summarische Abstimmung hinaus eine enge Korrelation der Balgweite zu dem Größentypus der Schuppe, die auf eine unmittelbare Abhängigkeit zwischen den beiden Bildungszellen schließen läßt (Henke, 1945).

Verfolgt man nun die Entwicklung der Borsten- und Schuppenapparate von dem Größenwachstum und der Differenzierung ihrer Bildungszellen rückschreitend weiter, so ist zunächst zu fragen, worauf der *differentielle Charakter der letzten Stammzellenteilung* beruht, warum also die beiden mit ihr auftretenden Zellen sich unterschiedlich, die eine zum Borsten- oder Schuppenbildner, die andere zur Bildungszelle einer Haltevorrichtung entwickeln, und wodurch der besondere Charakter der Entwicklung sowohl der einen wie der anderen Zelle bestimmt wird. Der Entwicklungsunterschied könnte schon innerhalb der Mutterzelle vorbereitet sein, so daß bereits die Teilung als solche inäqual ist und damit determinierend wirkt. In der Differenzierung pflanzlicher Zellen spielen, wie besonders Bünning (1952) gezeigt hat, solche inäqualen Zellteilungen eine bedeutende Rolle. Andererseits könnte die unterschiedliche Entwicklung aber auch erst den aus einer äqualen Teilung hervorgehenden Schwesterzellen aufgeprägt werden, etwa dadurch, daß sie infolge der Einstellung der Spindel unter verschiedene jeweils spezifisch determinierende Außeneinflüsse geraten. Die Untersuchungen von Lees & Waddington (1942) an Mutanten von *Drosophila* zeigen zunächst, daß *der differentielle Charakter der Teilung mehr oder weniger vollständig verloren gehen kann* und daß *die Entwicklung als Ring- oder Borstenbildungszelle nicht notwendig streng alternativ* ist, da statt der Borste auch Übergangsformen bis zu einer reinen Ringkomponente auftreten können, die sich dann mit dem Produkt der Schwesterzelle zu einer einheitlichen Ringfigur vereinigt. Ferner ist die abnorme Entwicklung mancher Mutanten deutlich mit einer abnormen Lage der Bildungszellen im Epithel verknüpft. So fanden sich bei Borstenausfall in der Tiefe des Epithels liegende und dabei ihrem Aussehen nach offenbar nicht entwicklungsfähige Zellen, und bei Formen, die Doppelringe ausbilden, zwei oberflächlich nebeneinander liegende Bildungszellen. Die Untersucher rechnen offenbar wesentlich mit einer *Bestimmung der Entwicklungsrichtung der Zellen durch ihre Lage im Epithel*, womit denn der leider bei den Mutanten nicht direkt untersuchten *Spindelstellung* eine entscheidende Bedeutung zukäme. In der normalen Entwicklung ist die Spindel bei Borsten und Schuppen allgemein mit großer Regelmäßigkeit schräg zur Oberfläche geneigt, und zwar so, daß die Bildungszelle der Borste oder Schuppe tiefer als die der Haltevorrichtung zu liegen kommt (Henke & Rönsch, 1951; Stoßberg, 1938). Andererseits sprechen mikroskopische Bilder dafür, daß tatsächlich bereits *die Teilung als solche auf Grund einer schon in der Stammzelle vorhandenen Differenzierung inäqual* ist. Eine damit bewirkte Determination der Tochterzellen könnte wohl eine Tendenz zum Aufsuchen bestimmter Lagen einschließen. Auch ein von der Ringbildungszelle ausgehender Einfluß von der

Art einer komplementären Induktion kann im Spiel sein. Es ist sehr wohl möglich, daß die Entwicklungsrichtung, die eine Bildungszelle einschlagen soll, mehrfach gesichert ist.

Von dem einen oder den beiden *vorhergehenden differentiellen Teilungsschritten, die an der I. Organstammzelle ansetzen*, ist wenig bekannt. Es wäre denkbar, daß es sich bei der für gewisse Mutanten von *Drosophila* charakteristischen *Vermehrung der Ring- und Borstenbildner* nicht oder nicht nur um überzählige Teilungen sondern um eine abnorme Entwicklung der in diesem Entwicklungsabschnitt normalerweise gebildeten Zellen handelt. Die Sinnes- oder *Sinnesstammzelle* wird wohl immer bei *senkrecht zur Oberfläche gestellter Spindel* nach innen zu abgegeben. Bei der Abgliederung ihres Korrelates in der Entwicklung der Schmetterlingsschuppen, der *degenerierenden Zelle*, zeigt das mikroskopische Bild eine deutlich *inäquale Teilung*.

Die Bestimmung einer Epithelzelle zur Organstammzelle kann in der embryonalen wie in der postembryonalen Entwicklung stattfinden. Über das Material, das zu der Frage nach dem Ursprung dieser Bestimmung für pflanzliche Objekte vorliegt, gibt die auf eigenen und fremden Untersuchungen fußende Diskussion von Bünning (1952) eine gute Übersicht. Bei den Insekten sind es häufig bestimmte *morphologisch ausgezeichnete Punkte*, an denen einzelne Epithelzellen des Integumentes den Charakter von Organstammzellen annehmen. Vielfach erscheinen die Stammzellen aber auch in bestimmten Feldern in einer mehr oder weniger regelmäßigen *rhythmischen Anordnung* (Henke, 1948b). Die Entstehung einer solchen Ordnung ist in vielen Fällen wohl am besten im Anschluß an eine von Wigglesworth (1940) entwickelte Vorstellung so zu verstehen, daß in einem bestimmten Entwicklungsstadium alle Zellen grundsätzlich gleichermaßen aber mit zufallsmäßig verteilten geringfügigen Geschwindigkeitsunterschieden die Tendenz zur Annahme des Charakters einer Stammzelle erwerben, und daß nun eine Konkurrenz um einen nur begrenzt verfügbaren Hilfsfaktor einsetzt, deren Selektionswirkung nur einer Auswahl von ungefähr gleichabständig verteilten Zellen die Weiterführung der angebahnten Entwicklung gestattet.

Für die bei der jungen Puppe zuerst sichtbar hervortretenden *Schuppenstammzellen der Schmetterlinge* gilt nun aber ein ganz anderes Prinzip (Henke, 1948b). Hier wird das *Epithel* normalerweise in der Anfangszeit des letzten Raupenstadiums *auf hormonalem Weg in die zur Schuppenbildung führende Entwicklungsrichtung eingelenkt*, unbeschadet der ungefähr um dieselbe Zeit auf gleiche Weise eintretenden Bestimmung zur Herstellung der Puppenkutikula. Im Transplantationsexperiment kann derselbe Entwicklungsgang auch schon in der Haut von Eiräupchen eingeleitet werden (Kühn & Piepho, 1940). Eine noch vor der Mitosenperiode des letzten Raupenstadiums auftretende erhöhte Strahlenempfindlichkeit des Epithels ist vielleicht der erste Ausdruck des neuen Zustandes (Henke & Pohley, 1952). Weniger wahrscheinlich ist wohl ein Zusammenhang mit der ebenfalls im Strahlenversuch nachweisbaren, gleich nach der

letzten Larvenhäutung beginnenden Vervielfältigung der selbständig mutationsfähigen Einheiten in den Chromosomen, welche die erst wesentlich später einsetzenden Mitosen vorbereitet (H. J. Pohley, im Druck).

Im Lauf dieser letzten larvalen Zellteilungsperiode laufen nun an allen Zellen der genauer studierten Flügelanlagen zunächst etwa vier einfache Vermehrungsteilungen der Epithelzellen ab. Sie sind, wie das Verhalten einer bestimmten Mutante zeigt, für die normale Schuppenbildung wenigstens zum Teil entbehrlich (Querner, 1948). Dann folgen *drei differentielle Teilungen, deren letzte jede Zelle der Flügelanlage in eine Schuppenstammzelle und eine nur Epithelzellen liefernde Epithelstammzelle zerlegt* (Henke, 1946; Henke & Pohley, 1952; Abb. 1f). Der Zeitpunkt dieser Teilung konnte durch Strahlenversuche im Endabschnitt der Mitosenperiode festgelegt werden. Wird im Transplantationsexperiment der Entwicklungsabschnitt, in dem sie stattfindet, übersprungen, so wird die Schuppenbildung verhindert (Piepho, 1947). *Ohne sie kann eine Zelle offenbar nicht zur Schuppenstammzelle werden. Sie ist wahrscheinlich inäqual*, denn zwischen den beiden aus ihr hervorgehenden, qualitativ unterschiedlich sich entwickelnden Zellen besteht weiterhin eine eigentümliche Entwicklungabhängigkeit, die am einfachsten mit der Annahme einer von Fall zu Fall wechselnden Aufteilung eines in allen Zellen der geteilten Generation, den Schuppenepithelstammzellen, in gleicher Menge oder Wirkungsstärke vorhandenen *Wachstumsfaktors* zu deuten ist. Die Epithelstammzelle macht nämlich umso weniger Vermehrungsteilungen durch, je stärker die später aus der Schuppenstammzelle hervorgehende Schuppe und ihr Balg heranwachsen, *und die Anzahl der von der Schuppenstammzelle durchlaufenen Endomitoseschritte bildet mit der Anzahl der Teilungsschritte der Epithelstammzelle eine konstante Summe*. Man kann von einem bei der Bildung der Schuppenstammzellen wirksamen *Kompensationsprinzip* sprechen, das die Schuppengröße, die Wachstumsordnung des Epithels und schließlich auch das Schuppenstellungsmuster, soweit es nicht durch möglicherweise mitwirkende Zellbewegungen bestimmt wird (Süffert, 1937), in Abhängigkeit voneinander hält.

Wie der Ausgleich zwischen den Bestimmungsfaktoren für Schuppenwachstum und Epithelzellenvermehrung bei der Teilung der Schuppenepithelstammzellen im Einzelfall eingestellt wird, hängt nun von den *beiden vorhergehenden Teilungen* ab (Abb. 1f). Die vier Schuppenepithelstammzellen des mit diesen Teilungen geschaffenen *Viererverbandes* können sich bei der folgenden, die Schuppenstammzellen liefernden Teilung mehr oder weniger *ungleich* verhalten — hierin prägt sich der in wechselndem Grad differentielle Charakter dieser Teilungen aus — und sie können außerdem *gleichsinnig* mehr oder weniger große Schuppen und entsprechend kleinere oder größere Epithelverbände liefern. Dabei herrschen bestimmte Gesetzmäßigkeiten, die am besten mit der Annahme eines nach einem einfachen Muster regional ungleichmäßig verteilten, vor Einsetzen der differentiellen Teilungen vielleicht im Zusammenhang mit der Bestimmung des Epithels zu imaginaler Entwicklung auftretenden Agens zu

deuten sind (Henke, 1951; Henke & Pohley, 1952). Man muß dann annehmen, daß dieses vorläufig kurz als *Schuppenbildungsfaktor* bezeichnete Agens mit zunehmender Wirkungsstärke bei den beiden ersten differentiellen Teilungen in steigendem Maß ungleichmäßig verteilt wird und weiterhin bei der dritten die Schuppenstammzellen bei der Verteilung des konstanten Wachstumsfaktors in gleichfalls zunehmendem Grad begünstigt. Wenn die Zurückführung der in der Gestaltung des Schuppenkleides erkennbaren Gesetzmäßigkeiten auf die wechselnde Wirkungsstärke eines durch die Zellgenerationen hindurch weitergegebenen Schuppenbildungsfaktors das richtige trifft, so verlaufen auch die beiden ersten differentiellen Teilungen *inäqual*. Gewisse durch Strahlenwirkungen auslösbare Veränderungen liegen im Sinne einer örtlichen Erhöhung seiner Wirksamkeit (H. J. Pohley, noch unveröffentlicht).

Bei den *Trichopteren* hat sich in eingehenden Untersuchungen *keinerlei Hinweis auf eine den Verhältnissen bei den Schmetterlingen ähnliche Entstehungsweise der Borststammzellen* finden lassen (G. Rönsch, noch unveröffentlicht). Sicher ist schon die Entwicklung verschiedener zu einer einheitlichen Funktion nötiger Zellen aus einer gemeinsamen Organstammzelle ein abgeleiteter Zustand. Bei den *Trichopteren* ist es offenbar hierbei geblieben, während in der Entwicklung der *Schmetterlinge* zur Imago das *Prinzip der differentiellen Zellteilung* auf noch frühere Zustände ausgedehnt worden ist. Es hat hier *außer der Entfaltung auch die Herstellung der einzelligen Organanlagen* übernommen, und schließlich legt es, noch früher wirkend, *die räumliche Ordnung der Organe sowie gewisse quantitative Differenzierungsunterschiede* zwischen ihnen schon vor der Aussonderung ihrer Anlagen fest.

Tatsächlich geht die Bedeutung, welche dies in der Entwicklung des Schuppenkleides gewonnen hat, noch weiter als es hier deutlich gemacht werden konnte, denn die beiden ersten differentiellen Teilungen üben außer den geschilderten unmittelbaren Wirkungen auch noch einen Einfluß aus auf die *Fähigkeit der Bildungszellen, auf bestimmte in regionalen Gliederungen auftretende Faktoren anzusprechen*, wie sie sich etwa im Farbmuster zeigen (Henke, 1948a, 1948b), oder auch in zum Teil bedeutenden Strukturunterschieden wie dem zwischen Schuppe und Haar (H. J. Pohley, noch unveröffentlicht). Mit dieser *Verflechtung zwischen unabhängig voneinander durch ganz verschiedene Mechanismen erzeugten Differenzierungsordnungen* zeigt sich hier am Schuppenkleid der *Schmetterlinge* zuletzt noch ein Prinzip, das bei der Herstellung der unübersehbaren Mannigfaltigkeit von Differenzierungsunterschieden, wie sie die organische Entwicklung kennzeichnet, sicher ganz allgemein eine besonders wichtige Rolle spielt.

LITERATUR

- BAUER, H. (1938). *Naturwissenschaften*, **26**, 77–78.
BERNARD, F. (1937). *Bull. biol.* **23**, 1.
BÜNNING, E. (1952). *Surv. biol. Progr.* **2**, 105–40.
HENKE, K. (1945). *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen Math.-Phys. Kl.* 20–38.

- HENKE, K. (1946). *Biol. Zbl.* **65**, 120–35.
— (1947). *Naturwissenschaften*, **34**, 149–57 u. 180–6.
— (1948a). *Naturwissenschaften*, **35**, 176–81, 203–11, u. 239–46.
— (1948b). *Rev. suisse Zool.* **55**, 319–37.
— (1951). *Verh. dtsh. zool. Ges., Wilhelmshaven*, 42–62.
— & v. FINCK, E., & MA, S. Y. (1941). *Z. indukt. Abstamm.- u. VererbLehre*, **79**, 267–316.
— & MERTZ, I. (1941). *Biol. Zbl.* **61**, 40–64.
— & POHLEY, H. J. (1952). *Z. Naturf.* **7b**, 65–79.
— & RÖNSCH, G. (1951). *Naturwissenschaften*, **38**, 335–6.
KÖHLER, W., & FELDOTTO, W. (1937). *Roux Arch. EntwMech. Organ.* **136**, 313–99.
KRUMINŠ, R. (1952). *Biol. Zbl.* **71**, 183–210.
KÜHN, A. (1948). *Roux Arch. EntwMech. Organ.* **143**, 408–87.
— (1949). *Z. Naturf.* **4b**, 104–8.
— & PIEPHO, H. (1940). *Biol. Zbl.* **60**, 1–22.
LEES, A. D., & PICKEN, L. E. R. (1945). *Proc. roy. Soc. B* **132**, 396–423.
— & WADDINGTON, C. H. (1942). *Proc. roy. Soc. B* **131**, 87–110.
MA, S. Y. (1943). *Roux Arch. EntwMech. Organ.* **142**, 508–18.
PIEPHO, H. (1947). *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen Math.-Phys. Kl.* 27–29.
— (1950). *Biol. Zbl.* **69**, 261–71.
— (1951). *Verh. dtsh. zool. Ges., Wilhelmshaven*, 62–76.
— & HEIMS, A. (1952). *Z. Naturf.* **7b**, 231–7.
— & MEYER, H. (1951). *Biol. Zbl.* **70**, 252–60.
QUERNER, H. (1948). *Biol. Zbl.* **67**, 293–319.
SCHWENK, H. (1947). *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen Math.-Phys. Kl.* 14–16.
STOSSBERG, M. (1938). *Z. Morph. Ökol. Tiere.* **34**, 173–206.
SÜFFERT, F. (1937). *Biol. Zbl.* **57**, 615–28.
WIGGLESWORTH, V. B. (1940). *J. exp. Biol.* **17**, 180–200.