

noch die Häufigkeit des *Pelger*-Allels enthalten ist, bei der es sich z. Zt. verbietet, Fehlergrenzen abzuschätzen. Denn das zugrunde liegende statistische Material ist offensichtlich erheblich ausgesehen. Man wird sich also mit $u = 1 : 10000$ als bester verfügbarer Schätzung zufrieden geben müssen.

Die gewonnene Mutationsrate ist, wie auch schon die Haldanes, auffällig hoch, wenn man sie z. B. mit den von *Drosophila* her bekannten Mutationshäufigkeiten vergleicht. Das gilt freilich nur, wenn wir diese Werte auf die Generationsdauer als biologische Zeiteinheit beziehen. Da wir allen Grund haben, anzunehmen, daß auch die spontane Mutation ein rein physikalischer Vorgang ist⁹, scheint es zunächst passender, auch die physikalische Zeit zu benutzen. Bedenken wir, daß beim Menschen eine Generation etwa 750-mal länger dauert als bei *Drosophila*, so müssen wir u noch durch diese Zahl dividieren, um den Vergleich mit *Drosophila* physikalisch sinnvoll zu machen. Wir erhalten so für das *Pelger*-Allel $u' = 1 : 8000000$, eine bemerkenswert kleine Größe. Entsprechend hatte Haldane seine Mutationsrate in $1 : 40000000$ umgerechnet. Die Einzelmutationsraten liegen bei *Drosophila* im Durchschnitt höher.

Natürlich können diese beiden Zahlen, vor allem der von uns berechnete sehr ungenaue Wert, nichts beweisen, doch darf man sie vielleicht als erste

⁹ N. W. Timoféeff-Ressovsky, K. G. Zimmer u. M. Delbrück, Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., Fachgr. VI, Biol., N.F. 1, 189 [1935].

Demonstration für Verhältnisse auffassen, die aus theoretischen Gründen zu erwarten sind. Mutationsraten physikalisch gleicher Größenordnung müssen nämlich je nach der Generationsdauer biologisch recht verschiedene Bedeutung haben. Es gibt sicher ein optimales Verhältnis von Mutabilität und Selektion, bei dem ohne zu große Verluste die notwendige evolutionäre Plastizität gewahrt wird. Die Selektion arbeitet mit Generationen; sie kann um so schärfer angreifen, je größer die Nachkommenzahl ist. Wenn Säugetiere und Fliegen physikalisch ähnliche Mutationsraten besäßen, wäre das Verhältnis von Mutabilität und Selektion ein sehr verschiedenes, und von einer optimalen Einstellung bei beiden könnte kaum die Rede sein.

Da es ohnehin genug Anzeichen gibt, daß verschiedene Organismen eine verschiedene Mutabilität besitzen, diese also ihrerseits genetisch mitbedingt ist, können auch die durchschnittlichen Mutationsraten Gegenstand der Selektion sein. Man wird das sogar mit Sicherheit annehmen dürfen, daß kein Zweifel bestehen kann, daß die durchschnittliche Mutabilität beim Menschen, auf die physikalische Zeit bezogen, viel geringer ist als bei *Drosophila*. Bei dieser kurzlebigen Fliege rechnet man mit einer totalen Mutationsrate der Größenordnung 1% bis 10% der Gameten pro Generation. Von diesen Mutationen wirkt ein nicht geringer Teil letal oder subletal. Da man wohl unterstellen darf, daß der Mensch nicht weniger Gene hat als *Drosophila*, müßten physikalisch entsprechende durchschnittliche Einzelmutationsraten beim Menschen zu einem vollkommenen Genchaos führen.

Konstruktionsprinzipien von Schmetterlingschuppen nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen

Von ALFRED KÜHN

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Hechingen,
und dem Laboratorium für Übermikroskopie der Siemens u. Halske A.-G., Berlin-Spandau

(Z. Naturforschg. 1, 348–351 [1946]; eingegangen am 29. Mai 1946)

Die Schuppen, welche in verschiedenen Insektenordnungen vorkommen, sind umgebildete einzellige Haare. Besonders mannigfaltig ausgebildet in Größe, Umriß und Struktur sind sie bei den Schmetterlingen. Die fertige Schuppe ist die leere Zellmembran eines über die Körperoberfläche hinausragenden Fortsatzes einer ungeheuer ver-

größerten Epidermiszelle. Der Schuppenfortsatz wächst während der Puppenentwicklung zuerst keulenförmig von der Bildungszelle vor; dann flacht er sich zu einer dünnen Platte ab und wächst stark in die Länge und Breite. Wenn die Schuppe ihre endgültige Größe erreicht hat, wird an der Plasmaoberfläche eine Chitincuticula ausgeschie-



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition "no derivative works"). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

den, das Plasma der Bildungszelle zerfällt, und durch Löcher der Chitinmembran dringt Luft in den Hohlraum der Schuppe ein.

Die Schmetterlingsschuppen sind Plättchen von nur 0,5 bis ungefähr 5μ Dicke, 30 bis über 100μ Breite und sehr verschiedener Länge; ihre Fläche beträgt oft mehr als $20\,000 \mu^2$. Diese dünnen hohlen Plättchen erhalten ihre Festigkeit durch Längs-

rippen (Abb. 1 a) der Oberseitenlamelle, in geringem Maß auch der Unterseitenlamelle, und durch Chitinpfeiler (Trabekeln), welche die Unterseitenlamelle und die Oberseitenlamelle verbinden (Abb. 1 b). Die Trabekeln werden im Plasma gebildet und an die oberflächlichen Lamellen angefügt¹.

¹ M. Stoßberg, Z. Morphol. Ökol. 34, 173 [1938].

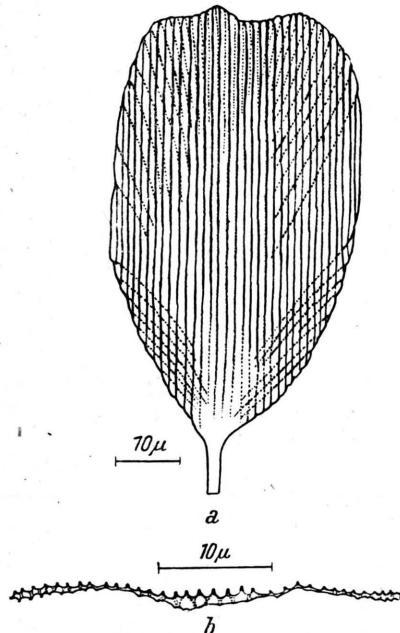
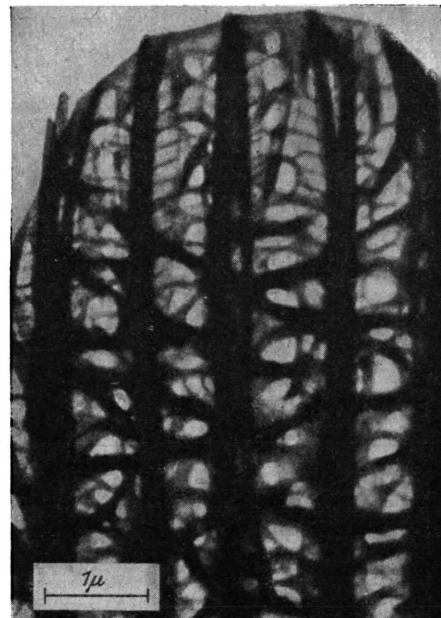
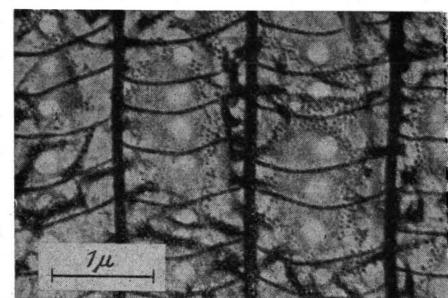


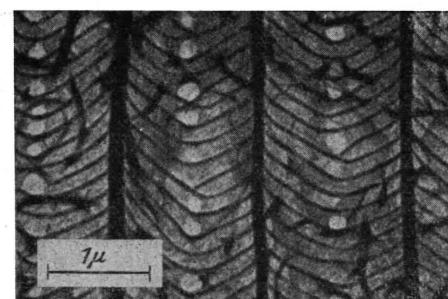
Abb. 1. Tiefenschuppe von *Ephestia kühniella* Z. (Motte): lichtmikroskopisch, a Aufsicht 850 1, b Querschnitt 1500/1



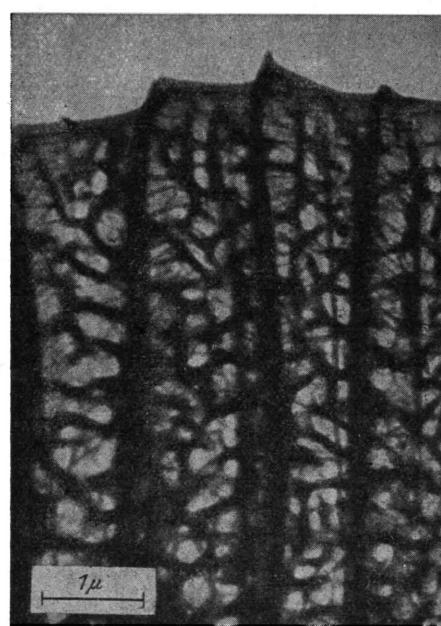
2c



2a



2b



2d

Abb. 2. a, b Ausschnitte aus der mittl. Region von Tiefenschuppen; c, d Stücke vom Außenrand großer Schuppen; a, c von *Ptychopoda seriata* Schrk. (Spanner); b, d von *Ephestia kühniella* Z. (Motte) 12000/1 (el. op. 3100—3150, nachvergr.).

Je größer die Schuppen werden, desto mehr sind die Versteifungsstrukturen ausgebildet. In ihren Einzelheiten sind sie erst durch das Elektronenmikroskop erkennbar geworden². Einen einfachen *Grundplan*, von dem sich verschiedene differenziertere Schuppentypen ableiten lassen, zeigen die kleinen Schuppen (Tiefenschuppen, Abb. 1), welche bei *Geometriden* (Spannern) und *Tineoiden* (Motten) die tiefste Schicht der mehrschichtig dachziegelartig angeordneten Beschuppung bilden (Abb. 2 a, b, 3 a). Zwischen den 0,1 bis 0,2 μ dicken Längsrippen verlaufen in der leicht eingebogenen Oberseitenlamelle dünne Querbalkchen. Zwischen diesen ist die Chitinlamelle jeweils von einem kleinen Loch durchbrochen. Die Trabekeln treffen teils auf die Rippen, teils auf die Lamelle zwischen den Rippen auf. Nach ihrem oberen Ende zu sind sie manchmal verzweigt. Abb. 3 a zeigt diesen Schuppentypus in plastischer Rekonstruktion.

Bei den großen, einer wirksameren Versteifung bedürftigen Schuppen wird dieser Grundtypus in Schmetterlingsgruppen durch die verschiedene Weiterdifferenzierung der einzelnen Teilstrukturen nach verschiedenen Richtungen hin fortgebildet. Die Mittel- und Deckschuppen der *Spanner* und *Motten* sind nahe dem Schuppenstiel nach demselben Grundplan wie die Tiefenschuppen gebaut. Mit zunehmender Verbreiterung werden die Rippen der Oberseitenlamelle verstärkt, und das Pfeilerwerk wird stark ausgebildet (Abb. 2 c, d). Die Trabekeln sind dick und reich verzweigt, vielfach durch Queräste untereinander verbunden. Am Außenrand des Schuppenendes ist die Oberseitenlamelle mit ihren Querbalkchen ähnlich wie am Schuppengrunde ausgebildet, aber die Löcher sind nicht auf die Fläche zwischen den Querbalkchen beschränkt, sondern größer und durchbrechen mehrere Balken (Abb. 2 d). Im Hauptteil der Deckschuppen wird die Oberseitenlamelle zwischen den Längsrippen weitgehend zurückgebildet, so daß das Trabekelwerk dieser *Gitterplattenkonstruktion*, von der Abb. 3 b eine plastische Rekonstruktion gibt, freiliegt.

Bei den *Noctuiden* wird die Festigkeit der großen Schuppen auf eine ganz andere Weise erreicht. Die Oberseitenlamelle wird in hohe Längsfalten ge-

legt, deren Kanten durch die Längsrippen verstieft sind (Abb. 3 c, 4). Zwischen den Falten ist die mit Querbalkchen versehene Oberseitenlamelle von großen Löchern durchbrochen, zwischen denen

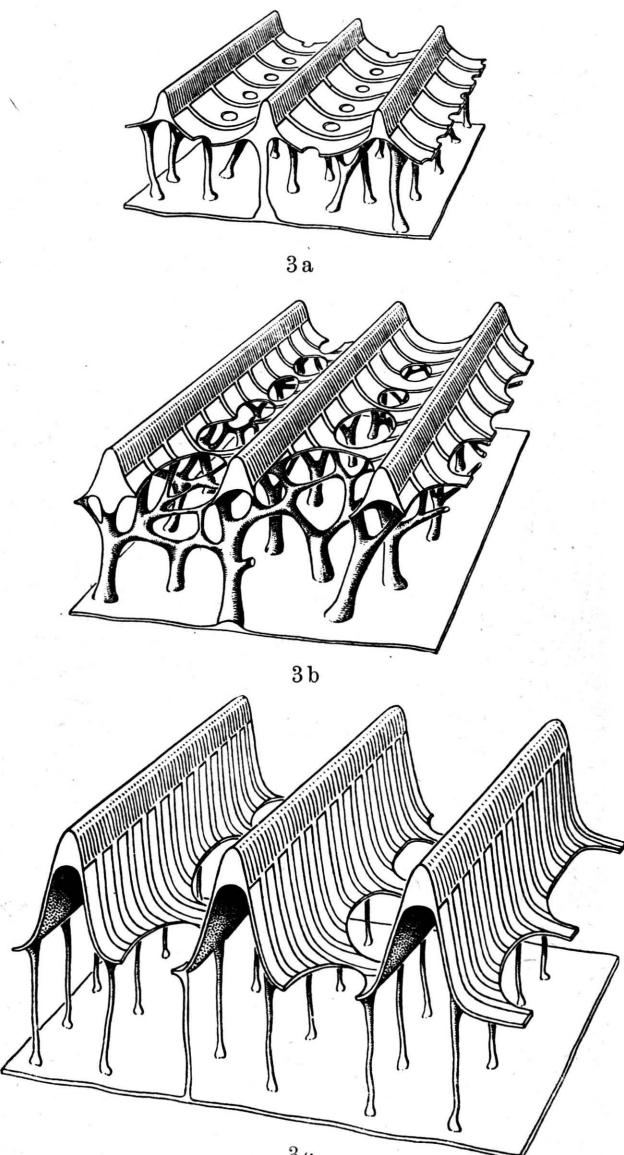


Abb. 3. Schematische plastische Rekonstruktionen der Konstruktionstypen der Schuppen. a Grundtypus, b Gitterplattentypus, c Wellplattentypus.

nur schmale Stege stehen bleiben. Diese Schuppen entsprechen dem von Süffert bei *Sphingiden* in seiner klassischen Arbeit³ beschriebenen „Lochreihentypus“. Die feinere Struktur der Lamellen konnte er mit dem Lichtmikroskop natürlich nicht

² Z. Morphol. Ökol. 1, 171 [1924].

³ Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen habe ich im Winter 1942/43 gemeinsam mit Frau Melitta An., geb. v. Engelhardt, gemacht. Die HHrn. B. v. Borries und E. und H. Ruska haben uns freundlichst beraten. Fr. Fehlhaber und Hr. Steinmetz gewährten uns technische Hilfe.

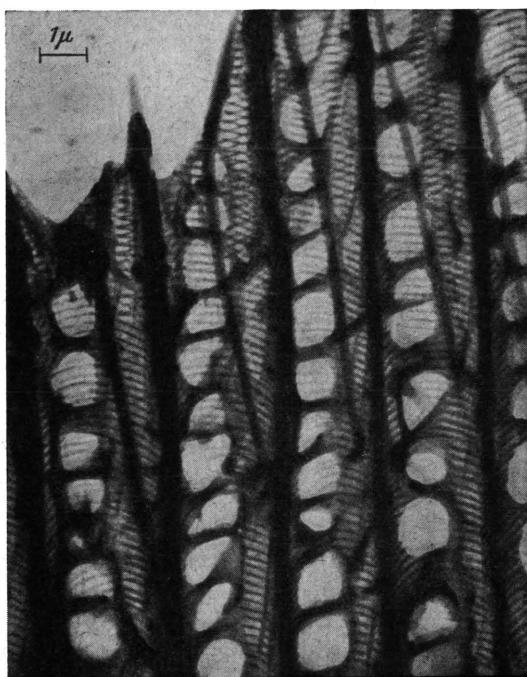


Abb. 4. Stück des Außenrandes einer Noctuidenschuppe (Aufnahme des Laboratoriums für Übermikroskopie), ungefähr 6000/1 (el.opt. 2500/1).

wahrnehmen. Am Schuppenende trägt auch die Unterseitenlamelle Längsrippen, die durch Querbalkchen verbunden sind; durch die Löcher der Oberseitenlamelle sieht man sie allein, daneben überkreuzen sie sich in der Durchsicht mit den Querbalkchen der Oberseitenlamelle, da die Längsrippen der Unterseite in einem spitzen Winkel zu denen der Oberseite verlaufen. Die Trabekeln sind bei diesen Schuppen nur dünne Stützen, welche die Ober- und die Unterseitenlamelle zusammenhalten. Die Konstruktion dieser *Wellplatten-Schuppen* (Abb. 3 c) entspricht ganz der Wellpappe.

Die Bedeutung der Teilstrukturen für die Form und Festigkeit der dünnen Plättchen ergibt sich sehr deutlich aus zur Längsknitterung oder seitlichen Einrollung führenden Störungen der Strukturbildung, die teils durch Außeneinwirkungen auf bestimmte Entwicklungsperioden (Hitzereize) erzielt werden⁴, teils als Folgen von Genmutationen auftreten.

Über Einzelheiten des Schuppenbaues verschiedener Arten, welche durch das Elektronenmikroskop ermittelt wurden, soll an anderer Stelle berichtet werden.

⁴ W. Köhler u. W. Feldotto, Roux' Arch. 136, 313 [1937].

Zum 70. Geburtstag von Max Hartmann

Der Naturforscher Max Hartmann

Am 7. Juli vollendete Max Hartmann, Direktor am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie sein 70. Lebensjahr. In einem Alter, in dem andere sich der Früchte ihrer Arbeit erfreuen, findet ihn dieser Tag voll neuer Pläne zur weiteren Vervollständigung seiner grundlegenden Arbeiten über Sexualität und Befruchtung¹.

In folgerichtigem Aufbau entwickeln sich seine Arbeiten von seinem Gießener Habilitationsvortrag (1903) zu den noch im Gange befindlichen Untersuchungen über Geschlechtsstoffe. Am Beginn steht die begriffliche Ordnung der Mannigfaltigkeit der Fortpflanzungsweisen bei den Organis-

men. Von hier aus beginnt die experimentelle Erforschung der Ursachen der einzelnen Fortpflanzungsschritte, immer verknüpft mit Sichtung der Begriffe, angegriffen mit neuen Arbeitsweisen, stets gipfelnd in kühnen Schlüssen, deren Beweise dann die folgenden Arbeiten bringen. Der erste große Wurf war die Hypothese der „relativen Sexualität“. Die Prüfung der damals herrschenden Vorstellungen über die Ursachen der Befruchtung ließ allein die unabhängig von Bütschli und Hartmanns Freund Schaudinn begründete Sexualitätshypothese als berechtigt erscheinen. Nach ihr sind alle Zellen zweigeschlechtlich veranlagt (bisexuelle Potenz), und äußere oder innere Faktoren entscheiden darüber, welche Tendenz,

¹ Eine Würdigung von Hartmanns Gesamtschaffen gab sein inzwischen verstorbener Freund Richard Hesse vor 5 Jahren (Naturwiss. 29, 293 [1941]).