

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 1180/1975

**Eiablage und Embryonalentwicklung
der Rippenqualle *Pleurobrachia pileus*
(Ctenophora)**

Begleitveröffentlichung von

Dr. W. GREVE, Helgoland

Mit 2 Abbildungen

GÖTTINGEN 1975

**Eiablage und Embryonalentwicklung
der Rippenqualle *Pleurobrachia pileus*
(*Ctenophora*)**

W. GREVE, Helgoland

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Die Fortpflanzungsbiologie der Ctenophoren wurde bereits von den Wissenschaftlern des vergangenen Jahrhunderts (z. B. AGASSIZ [1], KOWALEVSKY [5]) eingehend untersucht. Die glasklaren Eier ermöglichen die Beobachtung des Keimes; und die schnelle Entwicklung, gepaart mit dem interessanten Typ der disymmetrischen, streng determinativen Furchung, bietet auch dem experimentellen Embryologen ein lohnendes Studienobjekt (REVERBERI [7]). Eine zusammenfassende Darstellung gelang DUNLAP [2].

Abweichend von ihren Darstellungen und von denen von KOWALEVSKY [5] wurden bei der *Pleurobrachia pileus* der Nordsee keine Ovidukte bzw. nach außen führende Gonoporen gefunden. Die einzig beobachtete Art der Eiablage von *Pleurobrachia pileus* war die Abstoßung der Eier über das Gastrovaskularsystem und den Mundpharynx. Das schließt jedoch nicht aus, daß außer der im Film gezeigten Art der Eiablage eine Abstoßung durch Gonoporen vorkommt, wie sie auch bei *Beroë gracilis* beobachtet wurde (GREVE [4]).

Die Entwicklung des Ctenophoreneies wurde von AGASSIZ [1] für *Pleurobrachia rhododactyla* und von KÜHL, KÜHL und WESTHEIDE [10] für *Beroë cucumis* bzw. *B. gracilis* in einer Filmveröffentlichung detailliert beschrieben. Die Embryonalentwicklung beginnt mit zwei äqualen Furchungsteilungen. Es folgt eine schräge Furchungsteilung, die vom radiärsymmetrischen zum disymmetrischen Keim führt. Bereits im Vierzellstadium ist determiniert, daß jede der Zellen ein Viertel des späteren Individuums bildet. Bei einer Trennung der Zellen entstehen vier mit je zwei Wimperreihen ausgestattete Teilindividuen.

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 9.

Jede weitere durch Teilung entstehende Zelle ist in ihrer Determination weiter eingengt (siehe hierzu ORTOLANI [6], FARFAGLIO [3] und SIEWING [8]).

In den folgenden Teilungsschritten entstehen aus den acht etwa gleich großen Blastomeren acht Makromeren, die um die ektoplasmareichen Mikromeren herumliegen. Die restliche Ektoplasmakappe der Makromeren wird beim Übergang zum Stadium 32 zu acht weiteren Mikro-

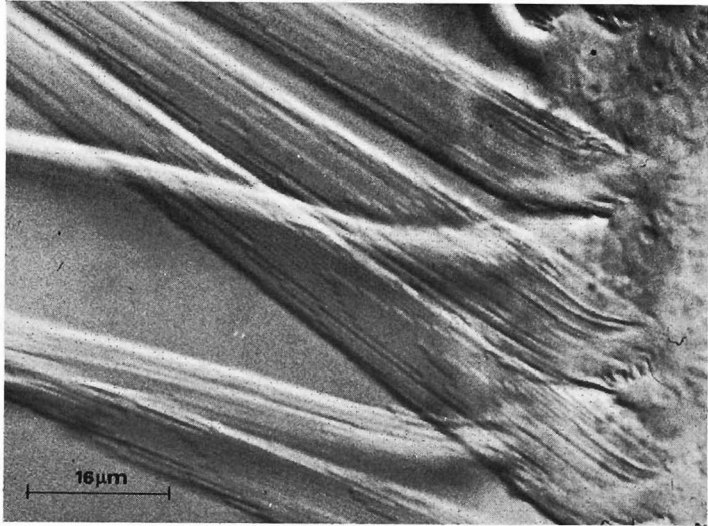


Abb. 1. *Pleurobrachia pileus*. Mehrschichtig verklebte Cilien bilden die Wimperkämme des noch ungeschlüpften Jungtieres (Einzelbild aus dem Film)

meren abgeschnürt. Unterhalb jeder Makromere liegen damit drei Mikromeren. Durch die weiteren Teilungen nimmt nun die Zahl der Mikromeren schneller zu als die der Makromeren, und der Keim plattet sich dadurch scheibenförmig ab, indem die Mikromeren die Makromeren ganz umwachsen. Die dabei entstehende untypische Blastula wird als Sterroblastula bezeichnet (SIEWING [8]).

Die Entwicklung der Mikromeren zu den Ektodermalorganen und der Makromeren zum Entoderm können am Keim der *Pleurobrachia pileus* direkt verfolgt werden. Schon bald nach der Einwanderung der Mikromeren gliedern sich im Innern des Keimes zwei Körperhöhlen ab, die in der Lage des späteren Gastralsystems verbleiben. Der Mundpharynx

tritt immer deutlicher hervor, und nacheinander organisieren sich kompakte Zellgruppen am Ort der Entstehung von Wimperreihen, Statocyste und Tentakeln.

Das Wachstum der Wimperkämme, die bereits aus einem mehrschichtigen Cilienverband bestehen (Abb. 1), kann bald darauf beobachtet werden. Die Bildung der Statocyste, die Sekretion der Statolithengranula und die Ausbildung des gesamten Organs verlaufen annähernd simultan.

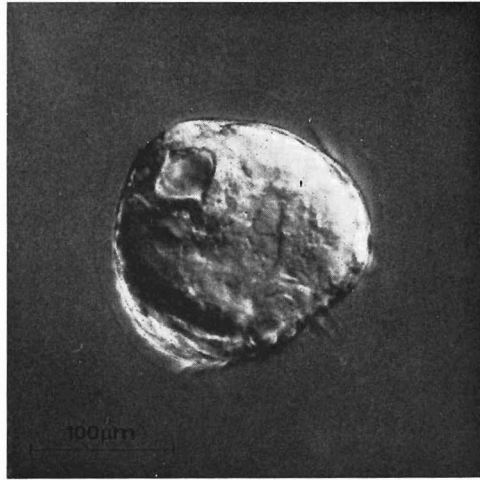


Abb. 2. *Pleurobrachia pileus*.
Embryo mit feiner Eimembran
in der Gallerte des Eies
(Einzelbild aus dem Film)

Die Tentakel wachsen aus einem auf der Körperoberfläche des Keimes aufliegenden, dichten Zellaggregat heraus. Zunächst bildet sich nur der Tentakelstamm; erst nach einigen Lebenstagen entstehen Fangfäden am Tentakel.

Bei den Filmarbeiten wurde eine dünne Eihaut (Abb. 2) gefunden, die den Keim von der umgebenden Gallerte trennt. Spätestens wenn die junge *Pleurobrachia pileus* im Ei herumzuschwimmen beginnt, zerstört sie diese Haut, deren Funktion bisher unbekannt ist.

Die weitere postembryonale Entwicklung besteht im wesentlichen aus zwei Prozessen der Umorganisation. Zwischen die Doppelwimperreihen mit einem gemeinsamen Radiärkanal schiebt sich ein Keil aus Mesogloeagewebe; die Rippen verlängern sich gleichzeitig mundwärts und verfestigen das von der Birnen- zur Kugelform übergehende Mesogloeagewebe. Gleichzeitig invaginiert die Tentakelbasis zu einer Tentakeltasche, die sich bis auf die Tentakelaustrittsöffnung schließt. Damit hat *Pleurobrachia pileus* ihre endgültige Organisation erhalten.

Zur Entstehung des Films

Die Aufnahmen wurden im Sommer 1973 in der Meeresstation der Biologischen Anstalt Helgoland durchgeführt. Das Tiermaterial stammte aus der Nordsee bei Helgoland und war vor den Aufnahmen mehrere Wochen im Laboratorium gehalten worden, bevor die Gonaden aktiviert und die Eiablage damit induziert wurde.

Erläuterungen zum Film¹

Normale Geschwindigkeit

Zeitraffung 1:180 und 1:720

1. Die Rippenqualle *Pleurobrachia pileus* ist disymmetrisch. Zu der im Bild erkennbaren Tentakel Ebene liegt rechtwinklig die Pharynxebene. Bewegungsorgane sind die meridionalen Wimpernreihen oder Rippen.

Bildfeldbreite 10 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

2. Unterhalb der Wimpernreihen liegen beiderseits des Rippengefäßes die Gonaden.

Bildfeldbreite 3,8 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

3. Die in den Ovarien gebildeten Eier werden in das Gastrovaskularsystem abgegeben. Sie füllen nach Volumenzunahme den Meridionalkanal fast vollständig aus.

Bildfeldbreite 7,8 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

4. Aus den Rippengefäßen werden die Eier durch das Cilienepithel und die pulsierenden Tentakeltaschen in die zentralen Magendivertikel transportiert.

Bildfeldbreite 7,8 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

5. Aus dem zentralen Magengefäß, auch Trichter genannt, gelangen die Eier über den Oesophagus in den Pharynx. Dort werden sie im Flimmerstrom des Cilienepithels zum Mund befördert.

Bildfeldbreite 4,8 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

6. Die Eiablage erfolgt — manchmal gemeinsam mit dem Ausscheiden von Fäces — durch den Mund. Oft werden mehrere 100 Eier gleichzeitig abgegeben.

Bildfeldbreite 3,8 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

7. Sie können aber auch einzeln aus dem Mund geflimmert werden.

Bildfeldbreite 3,8 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

¹ Die kleingedruckten Abschnitte geben den Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars wieder. Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Embryonalentwicklung

Zeitraffung 1:180 bis 1:400

8. Die Entwicklung dauert unter günstigen Bedingungen etwa 24 Stunden. Nach den synchronen Teilungen ist die Teilungsrate der Mikromeren gegenüber der der Makromeren erhöht. Sie umwachsen die Makromeren. Zu diesem Zeitpunkt weist der Keim bereits zwei Symmetrieebenen auf, die spätere Tentakalebene und Pharynxebene. Der Keim, der zunächst abgeplattet ist, wölbt sich zu der späteren Gestalt der Cydippe auf. Der Mund tritt wulstartig hervor. Gleichzeitig entwickeln sich Rippen und Tentakel. Aus den vier Rippenwülsten wachsen jeweils zwei Cilienreihen hervor, die den Keim in zitternde Bewegungen versetzen.

Bildfeldbreite 2,9 mm; Aufn.-Freq. 1 B/min

9. Das Ctenophorenei erreicht nach zwei meridionalen Furchungsteilungen das 4-Zellenstadium. Schräg zur Äquatorialebene erfolgt die nächste Teilung. Aus den 8 Makromeren gehen in zwei Teilungsschritten 24 Mikromeren hervor. Nach einer weiteren Mikromerenteilung am animalen Pol differenzieren sich aus den Blastomeren nun 8 Mikromeren am vegetativen Pol. Gleichzeitig umwandern die animalen Mikromeren die Makromeren. Während der Gastrulation gelangen die Mikromeren vom vegetativen und animalen Pol in das Innere des Keimes.

Aus den Makromeren entwickelt sich die entodermale Mesogloea.

Aus den Mikromeren werden die ektodermalen Organe gebildet. Die Gastralaschen gliedern sich ab, und die Wülste der Wimpernkämme treten hervor. Aus dem Blastoporus rechts unten wird der Mund; am gegenüberliegenden Pol entwickelt sich aus einer Zellverdichtung die Statocyste.

Im Gegensatz zum adulten Tier weist dieses frühe Cydippenstadium noch keinen Tentakelapparat auf. Die Tentakelbasis wird auf der Körperoberfläche angelegt und invaginiert in der postembryonalen Entwicklung.

Bildfeldbreite 490 μm ; Differential-Interferenzkontrast (DIK);

Aufn.-Freq. 2 B/min

10. Bei den ersten Teilungen schneiden die Furchen vom vegetativen Pol aus die Zellen meridional in gleich große Blastomeren.

Bildfeldbreite 490 μm ; DIK; Aufn.-Freq. 8 B/min

11. Wie die Aufsicht zeigt, bleibt der Keim bis zum 4-Zellenstadium radiärsymmetrisch, danach bilden sich zwei zueinander senkrechte Symmetrieebenen aus. Die disymmetrische Furchung ist charakteristisch für die Ctenophoren. Die Symmetrieebenen des Keimes entsprechen der späteren Tentakel- und Pharynxebene im adulten Tier.

Bildfeldbreite 490 μm ; DIK; Aufn.-Freq. 2 B/min

12. Aus den 4 Wülsten an den Seiten des Keimes schieben sich je zwei Doppelreihen von Wimpern hervor. An der linken Seite ist das Entstehen der Wimpern deutlich zu erkennen. Aus einer Ansammlung von Granula wird die Statocyste gebildet. Sie hängt an vier Cilienbündeln und wird später von einer Glocke aus verklebten Cilien umgeben.

Bildfeldbreite 490 μm ; DIK; Aufn.-Freq. 2 B/min

13. Den fast fertigen Embryo umgibt eine zarte innere Eihülle.

Bildfeldbreite 490 μm ; DIK; Aufn.-Freq. 24 B/s

14. Mit Aufreißen der inneren Eihülle nimmt die Bewegungsaktivität der jungen *Pleurobrachia* zu. Die Cilien der Statocystenglocke sind in diesem Stadium noch nicht verklebt.

Bildfeldbreite 490 μm ; DIK; Aufn.-Freq. 24 B/s

15. Die parallelen Wimpernreihen schlagen unabhängig voneinander, was in dieser Aufsicht gut zu beobachten ist. An den Schmalseiten des Tieres sind die einfachen Tentakel inseriert. Erst später bilden sich die Fangfäden an dem Tentakelstamm aus.

Bildfeldbreite 490 μm ; DIK; Aufn.-Freq. 24 B/s

16. Die Jungtiere von *Pleurobrachia pileus* beginnen nach dem Schlüpfen umherzuschwimmen, ihre Tentakel auszulegen und Beute zu fangen.

Bildfeldbreite 2,9 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Literatur und Filmveröffentlichungen

- [1] AGASSIZ, A.: Embryology of the Ctenophora. Mem. Amer. Acad. Arts. Sci. **10** (1874) 357—398.
 - [2] DUNLAP, H. P.: Ctenophora. Academ. Press, Inc. Mar. Invertebr., Vol. 1, 4 (1974), 201—265.
 - [3] FARFAGLIO, G.: Experiments on the formation of the ciliated plates in ctenophores. Acta Embryol. Morphol. Exp. **6** (1963), 191—203.
 - [4] GREVE, W.: Ctenophoren der Nordsee. Jahresbericht der Biologischen Anstalt Helgoland 1973 (1974), 40.
 - [5] KOWALEVSKY, A.: Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mém. Acad. Imp. Sci. Pétersbourg, sér. 7, **10** (1866), 1—28.
 - [6] ORTOLANI, G.: Origine dell'organo apicale e di derivate mesodermici nello sviluppo embrionale di Ctenofori. Acta Embryol. Morphol. Exp. **7** (1963), 55—71.
 - [7] REVERBERI, G.: Ctenophores. In: „Experimental Embryology of Marine and Fresh-water Invertebrates“ (G. REVERBERI, ed.). North Holland Publ., Amsterdam 1971, pp. 85—103.
 - [8] SIEWING, R.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Parey, Hamburg u. Berlin 1969, 5—531.
-
- [9] GREVE, W.: Organisation der Rippenqualle *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora). Film C 1086 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1972.
 - [10] KUHL, W. und GERTRUD KUHL: Beroë cucumis (Ctenophora) Embryonalentwicklung. Bearb.: W. WESTHEIDE. Film E 1909 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1973.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. GREVE, Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, D-2192 Helgoland.

Angaben zum Film

Der Film wurde 1975 veröffentlicht und ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Tonfilm, 16 mm, schwarzweiß, 80 m, 7 $\frac{1}{2}$ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1973. Veröffentlichung aus der Biologischen Anstalt Helgoland, Dr. W. GREVE, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Aufnahme: H. H. HEUNERT; Schnitt: H. H. HEUNERT und BRIGITTE MILTHALER.

Inhalt des Films

Die Rippenqualle *Pleurobrachia pileus* wird in einer Totalen vorgestellt. Der transparente Körper gestattet den Einblick in die Gonaden, die unter den Wimperreihen liegen. Sich bildende Eier werden in verschiedenen Entwicklungsstadien in den Rippen, im Gastrovaskularsystem, im Übertritt in den Oesophagus und bei der Ablage durch den Mund gezeigt. Die Embryonalentwicklung wird an einer Gruppe von Eiern zunächst in ihrem gesamten Ablauf in verschiedenen Ansichten demonstriert. Die Entwicklung eines Keimes in der Seitenansicht schließt sich an. Nach einigen weiteren Einstellungen aus den 1. Furchungsstadien folgen Aufnahmen vom letzten Teil der Embryonalentwicklung, in denen die Organbildung zu erkennen ist. Den Abschluß bilden Aufnahmen der fertig entwickelten Rippenquallen im Ei und beim Verlassen des Eies.

Summary of the Film

A complete view of the comb jelly *Pleurobrachia pileus* is presented. The transparent body allows for close observation of the gonades underlying the comb rows. The maturing eggs are shown in different developmental stages, in the gastrovascular system, and in the migration into the esophagus. The depositing of the eggs through the mouth is also shown. Next to be demonstrated is the complete embryonic development of a group of eggs. This process is photographed from different angles of view. In addition the development of an embryo is photographed exclusively from a side angle. After a few more photographs from the blastomere stages the film shows the last phase of embryonic development; at this point organ formation is discernible. The last frames of the film depict the completely developed comb jellies still in the eggs and as they leave the eggs.

Résumé du Film

La cténaire *Pleurobrachia pileus* est présentée dans son ensemble. Le corps transparent permet une observation détaillée des gonades qui se trouvent sous les tentacules. Les œufs arrivés à maturité sont montrés à différents stades de développement, dans le système gastro-vasculaire, et lors de leur déplacement à l'intérieur de l'œsophage. La ponte des œufs par la bouche est également montrée. Le développement embryonnaire complet d'un groupe d'œufs est ensuite démontré. Ce processus est photographié sous différents angles de prises de vues. Le développement d'un embryon est en outre photographié uniquement sous un angle latéral.

**Film C 1180 Eiablage und Embryonalentwicklung
der Rippenqualle *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora)**

Ergänzung der Begleitveröffentlichung, Ausgabe 1975

English Version of the Spoken Commentary¹

Normale Geschwindigkeit
Zeitraffung 1:180 und 1:720

The comb jelly *Pleurobrachia pileus* is biradially symmetrical. At right angles to the tentacular plane, recognizable in this picture, lies the pharyngeal plane. The organs of locomotion are the meridional comb-rows or ribs.

The gonads lie on each side of the meridional canals found below the comb-rows. The eggs which are formed in the ovaries are released into the gastrovascular system. After increasing in volume they practically fill the meridional canal.

The eggs are transported from the meridional canals to the central stomach-diverticulum by means of ciliary action and the pulsating tentacular sheaths.

The eggs reach the pharynx by passing through the oesophagus from the central stomach diverticulum, or funnel. From there they are passed to the mouth through the beating of the ciliary epithelium.

The laying of eggs—sometimes accompanied by the release of faeces—occurs through the mouth. Often several 100 eggs are released at a time. They can also be released singly out of the mouth.

Embryonalentwicklung
Zeitraffung 1:180 bis 1:400

(Embryological Development; Time lapse factor 1 to 180 to 1 to 400, normal speed)

The development takes about 24 hours under optimum conditions. After the synchronized divisions the rate of division of the micromeres is greater than that of the macromeres. The micromeres eventually form a cellular sheet around the macromeres. Up to this point the embryo has directed the formation of two symmetrical planes, later known as the tentacular and pharyngeal planes. The embryo, soon to become oblate, curves itself to the

¹ The headlines in *italics* correspond with the subtitles in the film.

later form of the Cydippe. The mouth stands out like a bulge or swelling. At the same time the comb rows and tentacles are developed. Two ciliary rows which bring about the shaking behaviour of the embryo are developed from each of the four comb-row-swollings.

The Ctenophore egg reaches the 4-cell stage after two meridional egg-cleavages. The next cleavage occurs through the equatorial plane. Through two further cleavages the 8 macromeres are divided into 24 micromeres. After the next micromere cleavage at the animal pole 8 micromeres at the vegetal pole are now differentiated from the blastomeres. At the same time the animal micromeres migrate around the macromeres. Both vegetal and animal pole-micromeres enter into the interior of the embryo during gastrulation.

The entodermal mesogloea develops from the macromeres. The ectodermal organs develop from the micromeres. The gastral pouches are formed and the swelling of the ciliary combs becomes apparent. The mouth is developed from the blastospore at the lower right. At the opposite pole the statocyst is developing from a dense cell-bundle.

In contrast to the adult organism the early cydipped stage does not have complete tentacles. The tentacular base is formed at the body surface and invaginates during postembryonic development.

During the first divisions the furrows cut the vegetal pole, made up of meridional cells, into blastomeres of equal size.

As this view shows, the embryo remains radially symmetrical until the 4-cell-stage; next two attached, vertically-symmetrical planes are formed. The disymmetrical furrow is characteristic of Ctenophores. The symmetrical plane of the embryo represents the future tentacular and pharyngeal planes in adult organisms.

A double row of ciliary combs is developed from each of the 4 swellings on the side of the embryo. The cilia are clearly recognizable on the left side. The statocyst is built up from a gathering of granules. It hangs from four ciliary bundles and shall later be covered by a bell composed of fused cilia.

Nearing completion, a tender inner chorion surrounds the embryo.

After tearing open the chorion, the young *Pleurobrachia* is brought into motion. The cilia of the statocyst's dome are not fused at this stage. In this view the independent beating of the parallel ciliary rows is easily observed. The simple tentacles are inserted on the narrow sides of the organism. Later, the lateral filaments develop on the tentacle.

After being released from the egg the young *Pleurobrachia pileus* begin to swim about freely, to spread their tentacles and to capture prey.