

# ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA

Editor: G. WOLF

---

*E 1909/1973*

## **Beroë cucumis (Ctenophora) Embryonalentwicklung**

Mit 8 Abbildungen

GÖTTINGEN 1973

---

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Film E 1909

## Beroë cucumis (Ctenophora) Embryonalentwicklung

W. KUHL und GERTRUD KUHL, Frankfurt a. M.

Begleitveröffentlichung von W. WESTHEIDE, Göttingen

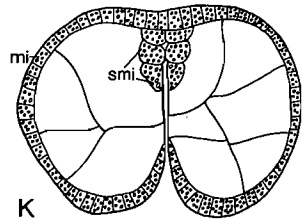
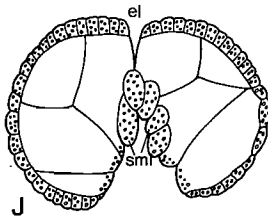
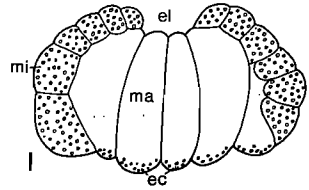
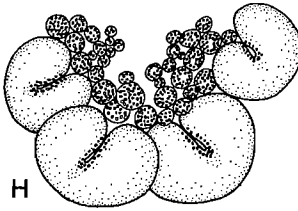
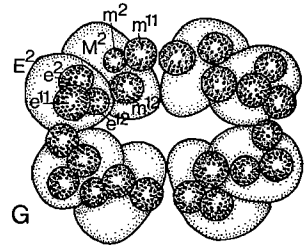
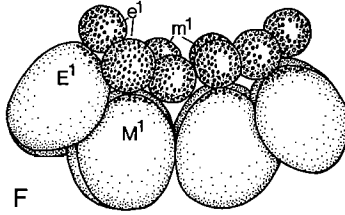
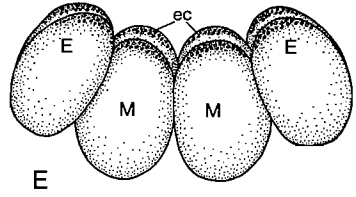
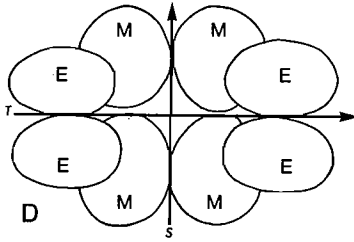
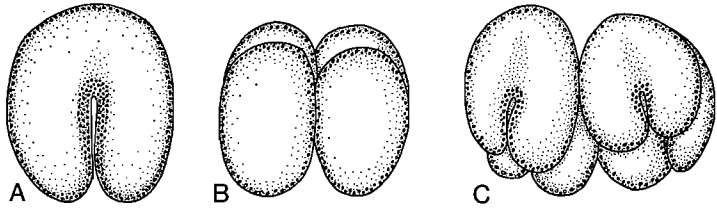
### Allgemeine Vorbemerkungen<sup>1</sup>

#### Vorkommen, Organisation und Lebensweise

Innerhalb der Coelenteraten repräsentieren die Ctenophoren als einzige Klasse den recht isoliert stehenden Stamm der Acnidaria. Sie leben ausschließlich im marinen Bereich. Die wenigen Arten verteilen sich auf sehr verschiedene Lebensformtypen. Am bekanntesten sind die planktischen Rippenquallen. Vier Arten werden auch im Bereich der Deutschen Bucht gefunden: *Pleurobrachia pileus* Fabr. und *Bolinopsis infundibulum* Müller gehören zu den Tentaculifera; sie ernähren sich mit Hilfe ihrer langen Tentakel von kleinen Planktonorganismen. Die beiden *Beroë*-Arten besitzen keine Tentakel (Unterklasse Atentaculata); sie sind Räuber, welche im erwachsenen Zustand ausschließlich auf *Pleurobrachia* bzw. *Bolinopsis* als Beuteorganismen spezialisiert sind (GREVE [3]).

*Beroë cucumis* Fabr. (Länge bis zu 15 cm) und *Beroë gracilis* Künne (Länge bis zu 2,5 cm) sind durchsichtige, im geschlechtsreifen Zustand z.T. schwach rosa pigmentierte Organismen. Der Körper ist sackförmig und stark abgeplattet (*B. cucumis*) oder schlank zylindrisch (*B. gracilis*). Am sich verschmälernden aboralen Pol liegen das für die Gruppe charakteristische statische Sinnesorgan und die in der Schlundebene angeordneten Polfelder. Der stumpfe orale Pol wird von einem breiten Mund eingenommen, mit dem die Tiere ihre Beute ergreifen und in das sehr dehnungsfähige Schlundrohr schlingen. Der Magen ist eine kleine

<sup>1</sup> Angaben zum Film und Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 18.



Kammer in der Nähe des aboralen Pols. Auffälligste Elemente des Gastrovaskularsystems sind: vier vom Magen ausgehende kurze Kanäle, die sich zu insgesamt 8 meridionalen Gefäßen (Rippengefäße) aufspalten; je ein ebenfalls meridional verlaufendes Magengefäß (Metacladus) an den Breitseiten des Tieres und ein mehr oder weniger verästeltes Netzwerk lateraler Seitenzweige, welche die Mesogloea durchsetzen. Am Mundrand stehen jeweils vier meridionale Gefäße und der Metacladus einer Breitseite miteinander in Verbindung.

Auf den 8 Meridionalkanälen verlaufen die Rippen mit je einer Längsreihe von Wimperplättchen. Diese schlagen in schneller Folge metachronal und treiben das Tier zumeist mit dem Mund voran durch das Wasser.

Die *Beroë* sind zwittrig. Die Gonaden sind bandartige subepitheliale Zellanhäufungen an den Meridionalgefäßen. Spermien und Eier werden in gegenüberliegenden Abschnitten desselben Kanals gebildet. Die Geschlechtszellen gelangen durch den Mund nach außen in das freie Wasser; die Befruchtung erfolgt wohl erst hier.

### Embryonalentwicklung

Die Ctenophoren sind die einzige Tiergruppe mit disymmetrischer oder biradialer Furchung. Die Disymmetrie ist bereits nach den drei ersten Furchungsschritten ausgeprägt; die Symmetrieachsen des 8-Zellenstadiums lassen sich exakt mit denen des adulten Tieres in Übereinstimmung bringen.

Weitere Besonderheiten der determinativen Embryonalentwicklung der Ctenophoren sind ein eigentümlicher Ablauf der Zellteilung und eine auffällige Differenzierung des Cytoplasmas entsprechend seiner prospektiven Bedeutung. Bereits das Ctenophorenei zeigt eine Sonderung in Ekto- und Endoplasma. Im weiteren Entwicklungsablauf wird das Ektoplasma ausschließlich auf die Mikromeren verteilt; aus dem Endo-

---

Abb. 1. Schematische Darstellung der wichtigsten Stadien aus der Embryonalentwicklung der Ctenophoren. (A) Übergang zum 2-Zellenstadium; (B) 4-Zellenstadium; (C) Übergang zum 8-Zellenstadium, Seitenansicht; (D) 8-Zellenstadium, Aufsicht, T Tentakelebene, S Schlundebene; (E) 8-Zellenstadium, Seitenansicht, ec ektoplasmatisches Material; (F) 16-Zellenstadium, Seitenansicht; (G) 32-Zellenstadium, Aufsicht; (H) fortgeschrittenes Stadium mit Mikromerenkappe, Makromeren teilen sich erneut, Seitenansicht; (I) älterer Keim, Epibolie der Makromeren(ma) durch die Mikromeren (mi), el Ektodermlücke am animalen Pol, optischer Schnitt; (J) aus ektoplasmatischen Bezirken der Makromeren bilden sich am vegetativen Pol die sekundären Mikromeren (smi); (K) Epibolie ist fortgeschritten, die sekundären Mikromeren sind einwärts gewandert

(Nach verschiedenen Autoren aus STEWING [11] und Filmaufnahmen)

plasma entstehen die Makromeren. Diese Verhältnisse konnten vor allem durch Beobachtungen an *Beroë*-Embryonen aufgeklärt werden; deren ektoplastischer Anteil bei Dunkelfeldbeleuchtung intensiv smaragdgrün leuchtet (SPEK [12]) und sich so in allen Entwicklungsstadien vom indifferenten Endoplasma unterscheiden läßt; nach RÈVERBERI [7] ist er besonders reich an Mitochondrien.

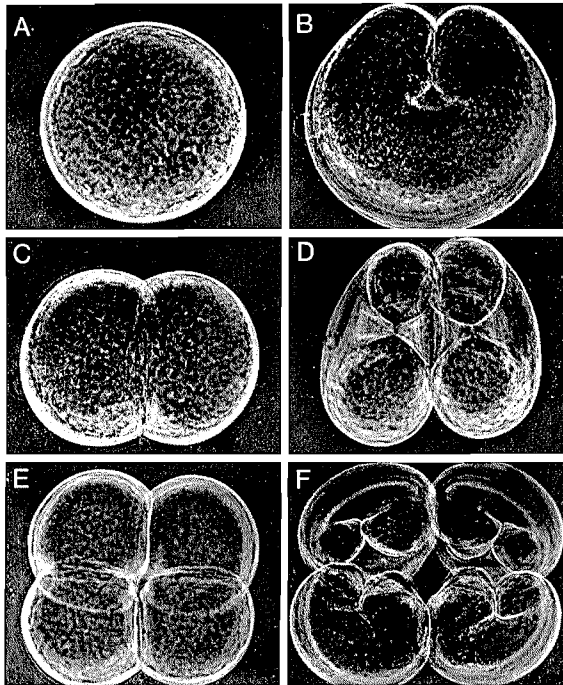


Abb. 2. Die ersten 3 Furchungsschritte (Phasenkontrast). (A) ungefurchtes Ei; Ektoplasma erscheint hell, Endoplasma dunkel und alveolär; (B) 1. Furchung, schräge Aufsicht; (C) 2-Zellenstadium; (D) 2. Furchung, Blick auf den vegetativen Pol; (E) 4-Zellenstadium; (F) 3. Furchung

Das *Beroë*-Ei ist kugelig und hat einen Durchmesser von ca. 1 mm (Abb. 2A). Nach der Ablage ist es von einer dünnen Gallerthülle umgeben, die nach der Befruchtung zu einer dicken Schicht aufquillt. An der Eintrittsstelle der Spermien bildet sich ein Empfängnishügel; es können mehrere Spermien eindringen. Eine gleichmäßig dicke, dicht strukturierte Ektoplastmaschicht umgibt das hellere wabenförmige

Endoplasma. Der schwer erkennbare Kern liegt im Ektoplasma in der Nähe der Richtungskörper. Diese schnüren sich am vegetativen Pol ab. Nur durch ihre Lage läßt sich die Polarität des lebenden Eies bestimmen: ungefähr in dieser Region wird der Urmund entstehen. Der erste Teilungsschritt beginnt im vegetativen Bereich des Eies<sup>1</sup>. Eine Furche schneidet von hier aus in das Plasma (Abb. 1A, 2B), greift

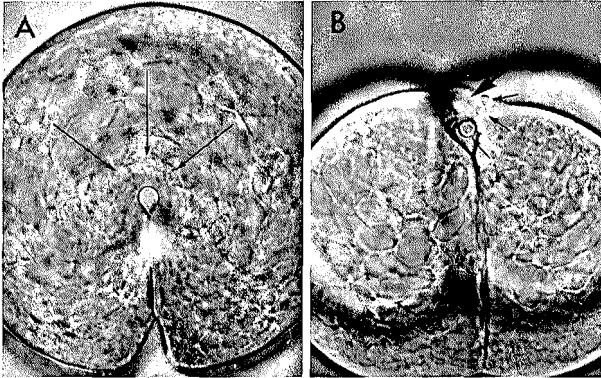


Abb. 3. Furchung. Seitenansicht. (A) Furche hat Blastomere vom vegetativen Pol aus zur Hälfte durchschnitten und schiebt dabei ektoplasmatiches Material vor sich her (Pfeile); (B) Durchtrennung fast vollständig; Blastomeren des 4-Zellenstadiums sind nur noch am animalen Pol durch eine schmale Ektoplasmaabrücke verbunden (dicker Pfeil); daneben die drei Richtungskörper (kleine Pfeile)

um das gesamte Ei herum und zerteilt es meridional in zwei gleichgroße Blastomeren. Ein Teil des Ektoplasmas sammelt sich dabei vor der Furche und wird zum animalen Pol gedrängt. Kurze Zeit nach der Teilung breitet es sich wieder gleichmäßig über die Zellen aus. Erst beim nächsten Furchungsschritt erfolgt erneut ein starker oberflächlicher Zustrom der ektoplasmatischen Substanz zu den Teilungsfurchen (Abb. 3). Sie beginnen ebenfalls am vegetativen Pol und durchtrennen die Blastomeren meridional und äqual. Die zweite Teilungsebene steht dabei senkrecht zur ersten (Abb. 2D).

Auch beim 3. Teilungsschritt werden die Blastomeren von der vegetativen Seite durchschnitten (Abb. C, 2F). Die Teilungsebenen liegen jedoch

<sup>1</sup> In der Orientierung des Eies wird hier den Lehrbüchern von SCHLEIF [10] und SIEWING [11] gefolgt. ORTOLANI [6] und REVERBERI [8], [9] lassen dagegen die erste Durchschnürung des Eies am animalen Pol beginnen.

schräg zu den vorherigen. Die Teilung selbst ist etwas inäqual. Es entstehen 4 große Mittelzellen (M), denen 4 etwas kleinere Endzellen (E) nach außen aufsitzen (Abb. 1D, 4A). Auch hier kommt es bei der Bewegung des Ektoplasmas im wesentlichen noch einmal zu einer Wiederholung der Vorgänge der ersten Teilungen. Am Ende der 3. Furchung erfolgt jedoch keine Wiederverteilung des Ektoplasmas über die Ober-

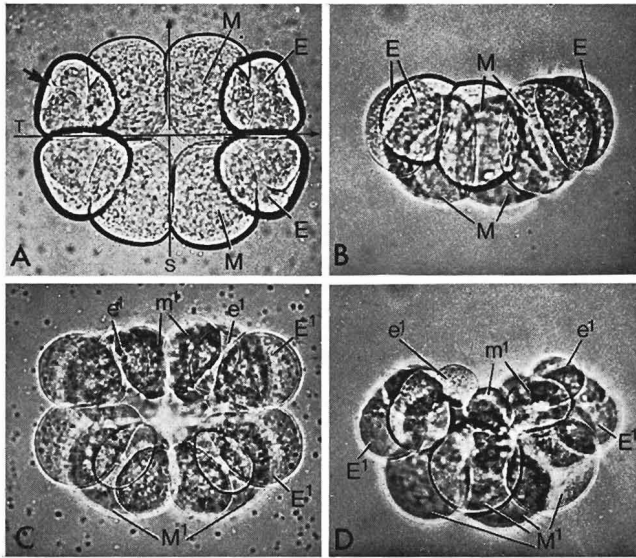


Abb. 4. Bildung der ersten Mikromeren. (A) 8-Zellenstadium, Aufsicht; beginnende 4. Teilung bei den E-Zellen (Pfeil) S Schlundebene, T Tentakel Ebene; (B) 8-Zellenstadium, Seitenansicht; (C) 16-Zellenstadium; Aufsicht; (D) 16-Zellenstadium, Seitenansicht

fläche der 8 Blastomeren, sondern eine Konzentration in einem scharf umschriebenen Fleck auf dem animalen Bereich der Zellen. Dieses 8-Zellenstadium läßt sich durch ein Fadenkreuz in zwei Ebenen teilen, die den Symmetrieachsen des Adultus entsprechen (Abb. 1D 4A). Sie werden als Schlundebene (Sagittalebene) und Tentakel Ebene (Transversalebene) bezeichnet.

Die folgenden inäqualen Furchungen führen zur Bildung von Mikromeren (Abb. 1 F, 4 B—D). Zunächst schnüren sich aus den animalen Ektoplasma konzentrationen der 8 Stammblastomeren äquatorial je eine kleine Zelle ab (16-Zellenstadium). Sie tragen die Bezeichnungen  $e^1$  und  $m^1$ . Aus dem größten Teil des Ektoplasma restes der Makromeren gehen beim 5. Teilungsschritt nochmals 8 Mikromeren hervor ( $m^2$  und  $e^2$ ).

Außerdem teilen sich die ersten Mikromeren ( $m^{11}$ ,  $m^{12}$ ,  $e^{11}$  und  $e^{12}$ ), so daß in diesem Stadium 8 Makromeren und am animalen Pol ein Kranz von 24 Mikromeren vorhanden sind (32-Zellenstadium) (Abb. 1G, 5). In der Folgezeit kommt es zu weiteren Teilungen der Mikromeren. Hierbei treten charakteristische Unterschiede zwischen den E- und M-Abkömmlingen auf. Schon  $e^1$  teilte sich früher als  $m^1$ . Die folgenden

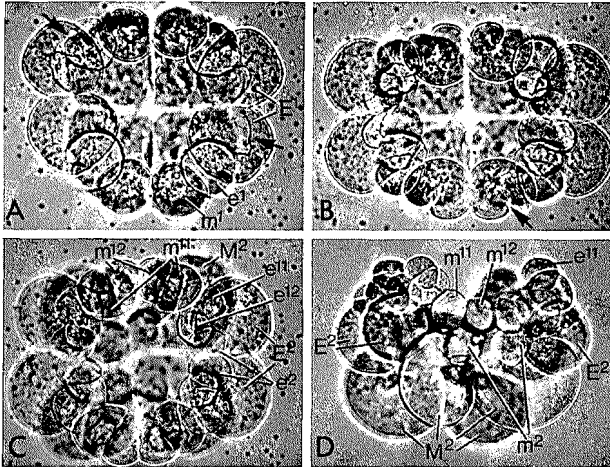


Abb. 5. Bildung weiterer Mikromeren. (A) Furchung der E<sup>1</sup>- und der e<sup>1</sup>-Zellen (Pfeile); (B) Furchung auch der M<sup>1</sup>- (nicht zu erkennen!) und der m<sup>1</sup>-Zellen (Pfeil); (C) 32-Zellenstadium mit 8 Makromeren und 16 Mikromeren; (A bis C) Aufsicht; (D) 32-Zellenstadium, Seitenansicht

Generationen von Mikromeren werden alternierend gebildet: jeder Teilungsperiode der e-Zellen entspricht eine Ruheperiode der m-Blastomeren und umgekehrt. Die E-Zellen schnüren außerdem eine zusätzliche Mikromerengeneration ( $e^3$ ) ab (FARFAGLIO [2]).

Schließlich teilen sich auch die 8 Makromeren noch einmal äqual und meridional — die M-Zellen vor den E-Zellen. Die Teilungsfurchen laufen diesmal jedoch vom animalen zum vegetativen Pol. Die 16 Makromeren bilden das prospektive Entoderm. Das Ektoderm wird ausschließlich von den aus ektoplasmatischem Material hervorgegangenen Mikromeren repräsentiert. Sie liegen zunächst unregelmäßig übereinander und bilden eine ringförmige Kappe am animalen Pol (Abb. 6B). Der Embryo ist auf diesem Entwicklungsstadium weder kugelförmig, noch besitzt er ein typisches Blastocoel. Er wird als Sterroblastula bezeichnet (SIEWING [11]).



In der weiteren Entwicklung umwachsen die Mikromeren das Entoderm (Epibolie) in mehreren Streifen in Richtung auf den vegetativen Pol (Abb. 6). Bevor sie den Blastoporus erreichen, entstehen hier aus den Makromeren zusätzliche Mikromeren (Abb. 1J, 1K, 6C, 7). Sie erhalten den letzten Rest des Ektoplasmas, welches bei der letzten Makromerenteilung von den Teilungsfurchen zum vegetativen Pol mitgenommen

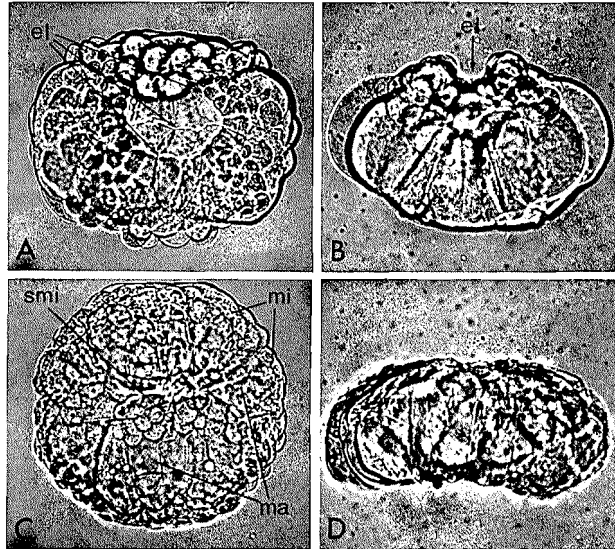


Abb. 6. Epibolie. (A) beginnende Umwachsung der Makromeren durch die Mikromeren, el Ektodermmlücke am animalen Pol (Pfeile), durch die man auf die Makromeren (Entoderm) sehen kann, Aufsicht; (B) Seitenansicht eines in etwa mit (A) übereinstimmenden Stadiums; der Keim ist noch schüsselförmig, el Ektodermmlücke; (C) älteres Stadium, Einstellung auf den vegetativen Pol; mi animale Mikromeren, die die Makromeren (ma) umwachsen, smi sekundäre Mikromeren; Aufsicht; (D) scheibenförmiger Keim in der Seitenansicht, während der Umwachsung leicht nach unten gebogen

wurde. Diese vegetativen, sekundären oder entodermalen Mikromeren teilen sich und verlagern sich in das Innere des Keims. Später rücken sie bis unter die ektodermale Schicht des animalen Pols vor und ordnen sich zwischen den Entodermzellen zu einem vierstrahligen Verband an. Aus ihnen geht ein Teil der Mesogloea und bei tentakeltragenden Ctenophoren die Muskulatur der Tentakel hervor.

Umstritten ist die theoretisch wichtige Frage, ob es sich hierbei schon um Mesoderm oder nur um Ektoderm handelt, d. h. ob die Ctenophoren bereits zu den Coelomaten zu stellen sind oder nicht. Einerseits nehmen die sekundären Mikromeren eindeutig ihren Ursprung von Entodermzellen. Andererseits spricht ihre Herkunft aus ektoplasmatischem Material dafür, daß sie noch zum Ektoderm gehören (Ektomesenchym) (vgl. SLEWING [11]).

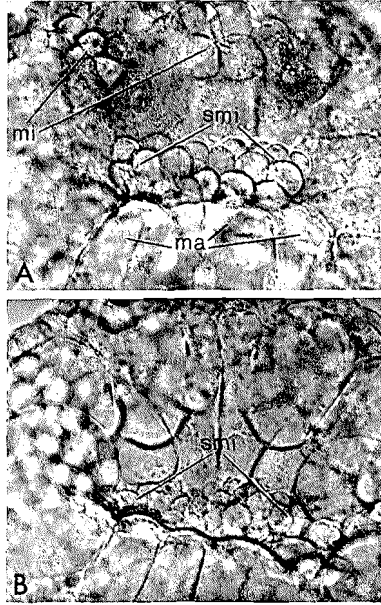


Abb. 7. Sekundäre Mikromeren. Aufsicht auf den vegetativen Pol. (A) plattenförmig angeordnete sekundäre Mikromeren (smi) im Blatoporus; (B) Einwanderung der Mikromeren zwischen die Entodermzellen des Embryos in Richtung zum animalen Pol; ma Makromeren, mi animale Mikromeren

Die Schicht der primären Mikromeren ist unterdessen auf die Unterseite gelangt, dringt später am Urmund in den Keim ein und bildet hier das Schlundrohr. Auch die kreisförmige Ektodermücke am animalen Pol schließt sich durch kleinere Ektodermzellen vollständig. In dieser Region treten die ersten Wimperplättchen auf. Der zunächst scheibenförmige Keim rundet sich ab und streckt sich in der oral-aboralen Achse (Abb. 8A). Innerhalb des Embryo weichen die Entodermzellen auseinander und bilden ein spaltförmiges Lumen, aus dem in der weiteren Entwicklung die Anlage des Magens hervorgeht. In vier symmetrisch angelegten Entodermstaschen (Gastraltaschen) senkt sich von hier aus je ein kanalförmiges Lumen in Richtung des Mundes ein und bildet so die ersten Anlagen des peripheren Gefäßsystems. Zwischen den Ekto- und Entoderm differenzierungen wird Gallerte abgeschieden, in die Zellen einwandern.

Das Jungtier, welches die Gallerte verläßt, ist länglich, mit schmalen Mundpol und kreisförmigem Querschnitt. Es wird wegen seiner Ähnlichkeit zu Vertretern der Ordnung Cydippea als Cydippe-Stadium bezeichnet. Die Ctenophorenentwicklung ist eine strenge Mosaikfurchung; der Ausfall einzelner früher Blastomeren kann nicht ersetzt werden. So

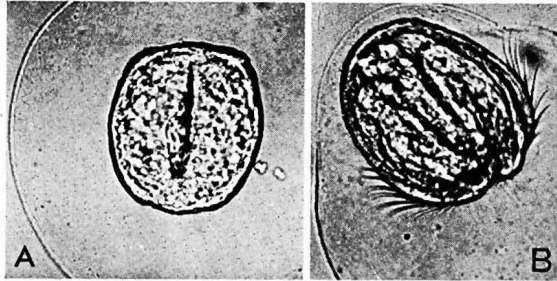


Abb. 8. Postembryonale Stadien. (A) frühes Stadium; Streckung in der oralaboralen Achse; spaltförmiger Hohlraum zwischen den Entodermzellen; (B) Cydippe-Stadium mit bereits zahlreichen ausdifferenzierten Wimperplättchen versucht mit dem oralen Pol voran die Eigallerte zu verlassen

konnte auf experimentellem Wege die Herkunft einzelner Organe und Körperregionen ermittelt werden (FARFAGLIO [2], ORTOLANI [6], REVERBERI und ORTOLANI [8], [9]): Die  $e^1$ -Mikromeren bilden die Rippen mit den Wimperplättchenreihen, und zwar ist jeweils eine  $e^1$ -Zelle für zwei dieser Reihen verantwortlich. Aus  $m^1$ -Blastomeren gehen Epidermisstrukturen hervor, die mit dem apikalen Sinnesorgan in Verbindung stehen. Die Epidermis zwischen den Wimperplättchenreihen wird von  $e^2$ -Mikromeren gebildet. Das Schlundrohr geht auf  $m^2$ - und  $e^3$ -Abkömmlinge zurück.

#### Zur Entstehung des Films

Der vorliegende Film wurde von Dr. W. WESTHEIDE, II. Zoologisches Institut der Universität Göttingen, Dr. H.-K. GALLE und H. H. HEUNERT, Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, aus nachgelassenem Material von Prof. Dr. W. KUHL, Frankfurt, zusammengestellt. Die Aufnahmen stammen aus den Jahren 1962 und 1963 und wurden von Prof. KUHL und seiner Frau GERTRUD KUHL in der Biologischen Anstalt Helgoland aufgenommen. Die Aufnahme-Protokolle nennen als Objekte *Beroë cucumis*. GREVE [3] konnte inzwischen nachweisen, daß die weitaus häufigere Form in den Gewässern um Helgoland die sehr ähnliche *Beroë gracilis* Künne ist. Es ist daher wahrscheinlich, daß zumindest ein Teil der Aufnahmen von der letzteren Art stammt.

Wir haben dennoch den Film unter dem Arbeitstitel „*Beroë cucumis*“ belassen, zumal grundsätzliche Abweichungen in der Embryonalentwicklung wenig wahrscheinlich sind. Weiterhin fehlen in den Aufnahme-Protokollen jegliche Angaben über die Bildfeldgröße; absolute Größenangaben müssen daher auch hier im Begleittext fehlen. Die Aufnahmefrequenzen sind bekannt; aber nur für wenige Abläufe können Zeitaussagen gemacht werden, da zu wenige durchlaufende Szenen vorhanden sind.

### Filmbeschreibung

16 B/s und 6 B/min

1. Habitusaufnahmen. Adulte *Beroë* schwimmen langsam in einer Kulturschale. Der langgestreckte Körper der Tiere hat einen breiten oralen Pol mit der Mundöffnung und einen sich verschmälernden Pol mit dem Gleichgewichtsorgan und den von Zotten umstellten Polfeldern. Die Bewegung wird durch Wimperplättchen auf den 8 parallel zur Körperachse verlaufenden Rippen bewirkt. Ihre metachronale Schlagfolge läßt sich vor allem auf dem aboralen Teil des Körpers erkennen. Von der inneren Organisation sieht man die in der Körperlängsachse verlaufenden meridionalen Gefäße und den Metacladus, sowie einen Teil des Schlundrohres.

Aufnahmefrequenz 16 B/s

2. Gesamt Ablauf der embryonalen Frühentwicklung. Ein befruchtetes Ei mit drei Richtungskörpern innerhalb einer breiten völlig durchsichtigen Gallerte schnürt sich langsam durch. Die gleichgroßen Blastomeren teilen sich erneut und bilden einen Keim aus 4 in einer Ebene liegenden Zellen. Der 3. Teilungsschritt führt zu einer etwas inäqualen Abschnürung von 4 weiteren Blastomeren, die sich schräg auf die Stammesblastomeren legen. Die Zeitdifferenz zwischen den 3 Teilungen beträgt jeweils ungefähr 30 min. Darauf entstehen die ersten Mikromeren. Diese Szenenfolge wurde von der Kamera schräg von der Seite beobachtet.

Die nächsten Furchungen wurden in Aufsicht gefilmt. Vier in einem Quadrat angeordnete Zellen, je zwei seitlich aufsitzende Makromeren und 8 kreisförmig darüberliegende, relativ große Mikromeren bilden den disymmetrischen Embryo. Das 32-Zellenstadium entsteht nach der Teilung der Mikromeren und erneuter inäqualer Abschnürung von Blastomeren aus den 8 Makromeren.

In weiteren Furchungsschritten bilden die Mikromeren einen dichten Kranz über den Makromeren. Die E<sup>2</sup>-Zellen schnüren eine dritte Mikromerengeneration (e<sup>3</sup>) ab. Nach einer einmaligen Teilung zuerst der M-, dann auch der E-Makromeren beginnen die Mikromeren diese zu um-

<sup>1</sup> Die *Kursiv*-Überschriften, entsprechen den Zwischentiteln im Film.

wachsen (Epibolie). Am animalen Pol befindet sich immer noch eine breite kreisförmige Aussparung, die einen direkten Einblick auf die Makromeren erlaubt. Bei Fokussierung der Kamera auf den vegetativen Pol läßt sich hier das Auftreten der sekundären vegetativen Mikromeren erkennen. Der Embryo hat die charakteristische Form der ersten Furchungsstadien verloren und eine scheibenförmige Gestalt angenommen.  
Aufnahmefrequenz 6 B/min

### *Entwicklung bis zum 8-Zellenstadium*

#### *Aufsicht*

#### *Seitenansicht*

*6 B/min*

3. Die erste Teilungsfurche — etwas seitlich von oben gefilmt — senkt sich am vegetativen Pol in das Cytoplasma des kugelförmigen Eies und schneidet von hier aus langsam zum animalen Pol durch. Der zweite Teilungsschritt beginnt wiederum am vegetativen Pol. Zwei synchron verlaufende meridionale Furchen führen zur Ausbildung von 4 gleichgroßen, in einer Ebene liegenden Blastomeren. Die zweite Teilungsebene steht dabei senkrecht auf der ersten. Der 3. Teilungsschritt ist etwas inäqual und die 3. Teilungsebenen stehen schräg auf den vorhergehenden. Hierbei werden 4 Blastomeren (E) gebildet, die oberhalb der 4 Stammblastomeren (M) zu liegen kommen. Die Furchungszellen sind kugel- oder eiförmig und liegen noch in lockerem Verband. Die disymmetrische Form des Embryos ist jetzt schon deutlich erkennbar; die lange Körperachse entspricht der Schlundebene, die kurze der „Tentakelenebene“.

Aufnahmefrequenz 6 B/min

4. In dieser stärker vergrößerten Seitenansicht wird noch einmal der Ablauf der zweiten Furchung wiederholt. In den Blastomeren sind deutlich Strukturunterschiede des Cytoplasmas zu erkennen. An der Peripherie liegt dichtes, feiner strukturiertes Ektoplasma; das Endoplasma ist alveolär und heller. Die Furchen schieben dabei einen Teil des Ektoplasmas vor sich her und drängen es zum animalen Pol. Es bildet dort für kurze Zeit eine schmale Brücke, durch die die beiden Zellen zuletzt noch verbunden sind. Gleichzeitig tauchen bei der Teilung 3 Richtungskörper am animalen Pol auf, die wohl ebenfalls aus dem vegetativen Bereich mitgezogen worden sind.

Aufnahmefrequenz 6 B/min

5. Seitenansicht der ersten 3 Furchungsschritte.

Aufnahmefrequenz 6 B/min

## *Bildung der Mikromeren am animalen Pol*

*Aufsicht*

*Seitenansicht*

*6 B/min*

6. Die weiteren Teilungsschritte werden zuerst in einer Aufsicht auf den 8-zelligen Embryo verfolgt. Die Makromeren schnüren zum animalen Pol hin 8 Mikromeren ab. Die Furchungen verlaufen dabei nicht synchron. Die peripher liegenden E-Blastomeren beginnen etwa 2 min früher mit der Teilung als die M-Blastomeren. Danach liegen je 2 Mikromerenquartette zu beiden Seiten der „Tentakalebene“ des Keims. Das 32-Zellenstadium wird erreicht durch äquale Teilung der Mikromeren und eine stark inäquale Durchschnürung der Makromeren. Auch hierbei besteht ein Zeitunterschied im Teilungsgeschehen. Die  $e^1$ -Zellen (Abkömmlinge der E-Zellen) teilen sich etwa 4 min früher als die  $m^1$ -Blastomeren (Abkömmlinge der M-Zellen). 8 Makromeren stehen nunmehr 24 Mikromeren gegenüber. Weitere Teilungsschritte vergrößern die Zahl der Mikromeren, die sich übereinander zu einem wallartigen Ring in der animalen Region des Keims anordnen. Die peripher liegenden  $E^2$ -Makromeren schnüren noch je eine  $e^3$ -Zelle ab. Die erneute Teilung der Makromeren ist nur an der Durchschnürung der E-Zellen zu erkennen.

7. Der gleiche Vorgang wird noch einmal in der Seitenansicht vom 8-Zellenstadium an verfolgt. Die 8-Makromeren liegen nicht in einer Ebene, sondern bilden einen flachen, schüsselförmigen Keim. Auf diesen Zellen häufen sich bei den nächsten Teilungsschritten die Mikromeren an. Auch die Makromeren teilen sich erneut äqual. Hierbei ist deutlich erkennbar, daß sich erst die zentral liegenden M-Zellen und wesentlich später die E-Zellen teilen. Der Zeitunterschied beträgt etwa 20 min. Man sieht außerdem, daß die Teilungsfurchen hierbei unterhalb der Mikromeren, also vom animalen Pol aus ansetzen und nach unten verlaufen.

Aufnahmefrequenz 6 B/min

## *Entwicklung der Keimblätter*

*Aufsicht*

*Seitenansicht*

*6 B/min*

8. Die Aufnahme zeigt den Embryo erneut in Aufsicht. Es wird noch einmal die meridionale Teilung der E-Makromeren demonstriert. Im breiten Ring der Mikromeren laufen zahlreiche Furchungen ab;

die Zellen werden dabei auffallend kleiner und differieren auch untereinander in der Größe. Sie gleiten in 4 Verbänden langsam über den Rand des Embryo zum vegetativen Pol vor. Die unregelmäßige Oberfläche glättet sich hierbei; die rechteckige Aufsicht des Keims wird kreisförmig. Die breite Öffnung am animalen Pol bleibt jedoch noch bestehen. Bei der Fokussierung auf den Blastoporus beobachtet man hier die in 2 Reihen angeordneten, sekundären Mikromeren. Sie heben sich durch ihre geringe Größe und ihr etwas dichteres Plasma deutlich von den helleren keilförmigen Makromeren ab. Nach mehreren Teilungen wandern sie in den Embryo ein.

9. Die Seitenansicht wiederholt den Vorgang der Epibolie. Die Mikromerenanhäufung flacht sich ab. Die kleiner werdenden Zellen überlagern sich noch zum Teil, bilden dichtere Verbände und umwachsen die Makromeren. Diese ordnen sich in einer Ebene an und rücken dichter aneinander. Der zunächst noch schüsselförmige Embryo flacht sich zu einer Scheibe ab und biegt zu einer konvexen Kappe um. Weitere Bewegungsabläufe strecken den Keim erneut.

Aufnahmefrequenz 6 B/min

#### *Einwanderung sekundärer Mikromeren am vegetativen Pol*

*6 B/min*

10. Großaufnahmen auf den vegetativen Pol. Etwa 16 vegetative Mikromeren füllen als kleine Zellplatte die Öffnung des Blastoporus aus, teilen sich und wandern in Richtung animaler Pol zwischen die Makromeren ein. Der zunächst sehr weit geöffnete Blastoporus verengt sich spaltförmig. Eine Verbindung zu den vom animalen Pol vorrückenden Mikromerenverbänden besteht nicht.

Aufnahmefrequenz 6 B/min

#### *Postembryonale Stadien*

*1,5 B/min bis 16 B/s*

11. Der Embryo läßt in den folgenden Aufnahmen keine zellulären Einzelheiten mehr erkennen. Seine zunächst kappenförmige Gestalt streckt sich in der Achse animaler—vegetativer Pol. Aufnahmen eines späteren Stadiums zeigen einen spaltförmigen Hohlraum zwischen dem Entoderm; eine Mundöffnung ist hier noch nicht zu sehen. Im optischen Schnitt kann man Verdickungen des Ektoderms in der aboralen Region erkennen. Hier treten die ersten Wimperplättchen auf. Sie erteilen dem Embryo eine leicht zitternde Bewegung innerhalb der Eigallerte. Im Innern des Keims differenziert sich das Gastrovaskularsystem; Anlagen des Magens, der Gastraltaschen und des Schlundrohres sind undeutlich zu erkennen. In Aufnahmen eines weiteren Stadiums erkennt man be-

ginnende Ausdehnung der Wimperplättchenreihen in Richtung zum oralen Pol.

Aufnahmefrequenz 3 B und 1,5 B/min

12. Ein Cydippe-Stadium zeigt bereits deutliche Organisationsmerkmale des Adultus: Sinnespol, lange Wimperplättchen, Mundöffnung und das weit in den Körper hineinführende Schlundrohr. Es versucht die Eigallerte zu verlassen; dabei führt der Mund langsam stoßende Bewegungen aus.

Aufnahmefrequenz 16 B/s

13. Ein Blick auf das freie Cydippe-Stadium demonstriert den noch kreisförmigen Körperquerschnitt der juvenilen Tiere. Unterschiedliche Fokussierungen zeigen 8 Rippen mit Wimperplättchen, den oralen und aboralen Pol sowie die Anlagen des Gastrovaskularsystems.

Aufnahmefrequenz 16 B/s

### Literatur

- [1] CHUN, C.: Ctenophorae. Fauna u. Flora des Golfs von Neapel, Mon. 1, Engelmann, Leipzig (1880), 1—313, 18 Taf.
- [2] FARFAGLIO, G.: Experiments on the formation of the ciliated plates in ctenophores. *Acta embryol. morphol. exper.* 6 (1963), 191—203.
- [3] GREVE, W.: Cultivation experiments on North Sea ctenophores. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 20 (1970), 304—317.
- [4] KÜNNE, C.: Die Beröe (Ctenophora) der südlichen Nordsee, *Beröe gracilis* n. sp. *Zool. Anz.* 127 (1939), 172—174.
- [5] METSCHNIKOFF, E.: Vergleichend embryologische Studien. *Z. wiss. Zool.* 42 (1885), 648—673, Taf. 24—26.
- [6] ORTOLANI, G.: Origine dell'organo apicale di derivati mesodermici nello sviluppo embrionale di ctenofori. *Acta embryol. morphol. exper.* 7 (1964), 191—200.
- [7] REVERBERI, G.: Mitochondrial and enzymatic segregation through the embryonic development in Ctenophores. *Acta embryol. morphol. exper.* 1 (1957), 134—142.
- [8] REVERBERI, G., and G. ORTOLANI: On the origin of the ciliated plates and of the mesoderm in the ctenophores. *Acta embryol. morphol. exper.* 6 (1963), 175—190.
- [9] REVERBERI, G., e G. ORTOLANI: Nuove ricerche sullo sviluppo dell'uovo dei ctenofori. *Riv. Biol.* 58 (1965), 113—130.
- [10] SCHLEIP, W.: Die Determination der Primitiventwicklung. *Akad. Verlagsg., Leipzig* 1929.
- [11] SLEWING, R.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Parey, Hamburg u. Berlin 1969.
- [12] SPEK, J.: Über gesetzmäßige Substanzverteilungen bei der Furchung des Ctenophoreneies und ihre Beziehungen zu den Determinationsproblemen. *Roux' Arch. Entwicklungsmechanik* 107 (1926), 54—73, 1 Taf.



## Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1973 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 112 m, 10 1/2 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1962 und 1963 an der Biologischen Anstalt Helgoland. Veröffentlichung aus dem Institut für Kinematische Zellforschung der Universität Frankfurt/Main, Prof. Dr. W. KUHL, GERTRUD KUHL. Bearbeitung: Dr. W. WESTHEIDE, II. Zoologisches Institut der Universität Göttingen, und Dr. H.-K. GALLE und H. H. HEUNERT, Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen.

## Inhalt des Films

In mehreren Einstellungsfolgen wird der Ablauf der Embryonalentwicklung der tentakellosen Ctenophore *Beroë* analysiert. Der besondere Furchungsmodus der ersten Teilungen und die spezifischen Symmetrieverhältnisse der Embryonalstadien werden in Aufsicht und Seitenansicht demonstriert. Auf dem 8-Zellenstadium können die Symmetrieachsen des Embryo bereits mit denen des Adultus in Übereinstimmung gebracht werden. Die ersten Mikromeren treten im 16-Zellenstadium am animalen Pol auf, vermehren sich hier lebhaft und umwachsen die Makromeren. Eine Besonderheit sind vegetative, sekundäre Mikromeren, die während der Epibolie am Blastoporus von den prospektiven Entodermzellen abgeschnürt werden. Als Cydippe-Stadium verläßt der Embryo die Ei-Gallerte.

## Summary of the Film

In a series of scenes the embryonic development of the ctenophore *Beroë* is analysed. The particular pattern of cleavage is demonstrated in top and side views as well. At the 8-cell-stage already the embryo's symmetry axes are the same as in the adult. The fourth cleavage results in 8 macromeres and 8 micromeres on the animal pole, the latter increase rapidly in number and grow down over the macromeres (epiboly). A special feature are so-called vegetative, secondary micromeres, which are produced near the blastoporus by the prospective endoderm cells. A free-swimming larva, the cydippid, leaves the egg jelly.

## Résumé du Film

Le développement embryonnaire de la Ctenophore *Beroë* est analysé dans une succession de scènes. Le mode de segmentation particulier des premières divisions et la symétrie spécifique qui régit les phases embryonnaires sont montrés de dessus et de profil. Dans la phase à 8 cellules, les axes de symétrie de l'embryon peuvent déjà être comparés à ceux de l'adulte. Les premiers micromères sont engendrés lors de la phase à 16 cellules, au pôle animal où ils se multiplient rapidement et entourent les macromères. Les micromères secondaires végétatifs, qui sont séparés par les cellules prospectives de l'endoderme lors de l'épibolie du blastopore, représentent une particularité. L'embryon quitte la gelée de l'œuf sous forme de cydippe.