



Embryonalentwicklung des Knochenfisches *Epiplatys dageti*, Cyprinodontidae

Sigurd Heinig

Die Begleitpublikation zum Film E 2148

„Epiplatys dageti (Cyprinodontidae) - Embryonalentwicklung, Epibolie“

von Sigurd Heinig besteht aus 2 Teilen:

dem Text zur Filmveröffentlichung aus dem Jahr 1975

und aktualisierten, zusätzlichen Informationen aus dem Jahr 2009.

© IWF Wissen und Medien gGmbH, 2009

IWF Wissen und Medien gGmbH
Nonnenstieg 72, 37075 Göttingen
Fon: +49 (0)551 5024 0
www.iwf.de

IWE
WISSEN UND MEDIEN
KNOWLEDGE AND MEDIA

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 2148/1975

Epiplatys dageti (Cyprinodontidae)
Embryonalentwicklung, Epibolie

Mit 5 Abbildungen

GÖTTINGEN 1975

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Epiplatys dageti (Cyprinodontidae) Embryonalentwicklung, Epibolie

S. HEINIG, Marburg

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Zellvermehrungen und Bewegungsvorgänge sind die charakteristischen Erscheinungen der Embryonalentwicklung.

Besonders deutlich wird dies bei der discoidalen Furchung der Teleosteer. Durch Zellteilungen entwickelt sich die Keimscheibe zunächst bis zur Blastula, einer hochaufgewölbten Zellkappe. Auf dieser Organisationsstufe sind mindestens Dottersyncytium, bewegliche Zellen und eine Deckschicht differenziert (BALLARD [2], [3]; TRINKAUS [12]; WOURMS [14], [15], [16] u. a.).

Diesem Entwicklungsstadium schließt sich eine Phase intensiver Zellbewegungen an, die sog. Epibolie. In ihrem Verlauf überziehen die Embryonalzellen die Dotterkugel. Als erste Anzeichen der beginnenden Epibolie stellte TRINKAUS [13] pulsierende Bewegungen der Blastomeren fest. Dieses Pulsieren geht dann über in eine volle Beweglichkeit der unter der Deckschicht gelegenen Zellen (Abb. 1).

Die Epibolie stellt sich nicht nur dar als eine Phase starker Zellbewegungen, vielmehr werden während dieses Vorgangs die Keimblätter einander zugeordnet, ein Entwicklungsprozeß, der im Endergebnis einer Gastrulation gleichzusetzen ist.

Nach Untersuchungen von PASTEELS [10], LUTHER [9], u. a. bewegen sich bei der Forelle embryonale Zellen während der Epibolie vom animalen Pol zum Randwulst, wandern längs der Randzone zum Knopf — einer ersten Zellverdichtung — und sollen über einen Umschlagrand zu einer dreidimensionalen Zuordnung gelangen, entsprechend der Gastrulation beim Frosch. Diese Untersuchungen führten dann zu den bekannten Anlagenplänen, zweidimensional auf der Blastula aufgetragen.

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 10 u. 11. — Mit Unterstützung des SFB Marburg, Zelldifferenzierung u. Zellenergetik.

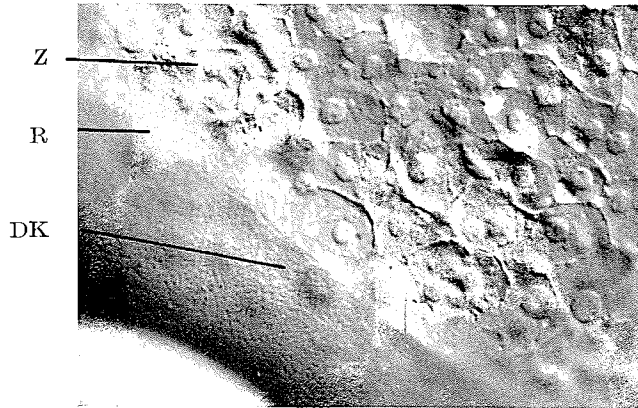


Abb. 1a

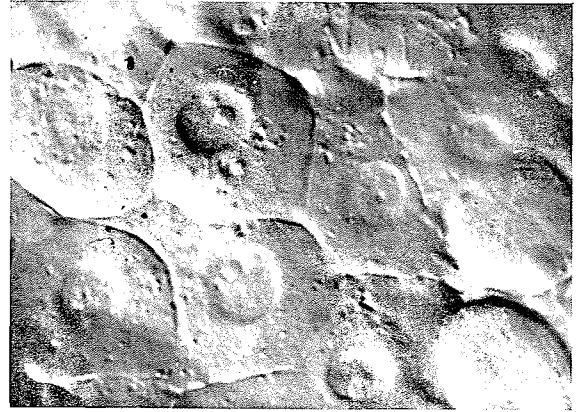


Abb. 1b

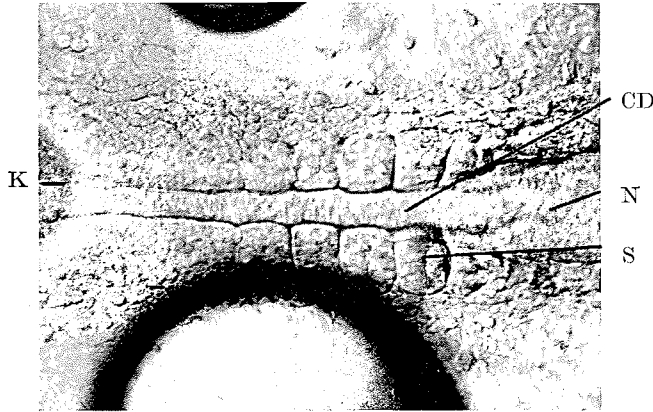


Abb. 2

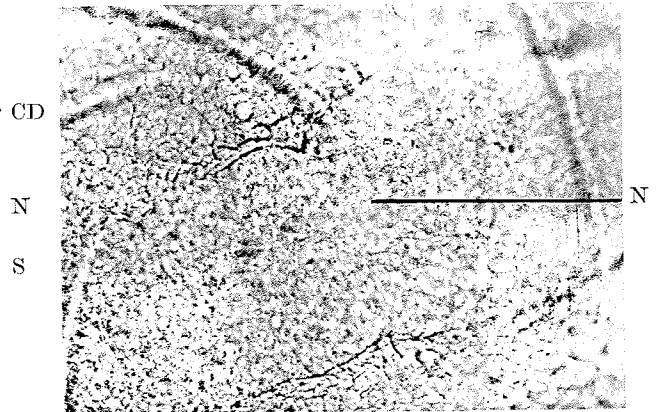


Abb. 3

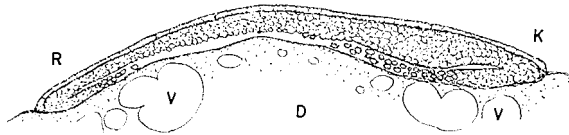


Abb. 4

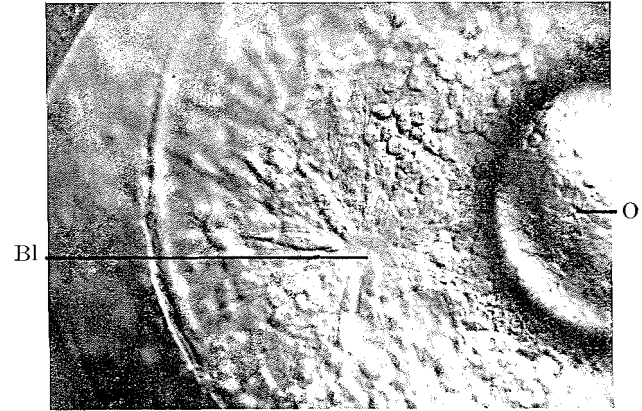


Abb. 5

Abb. 1a. Die Zellkappe beginnt soeben, sich zum vegetativen Pol hin auszubreiten. Deutlich sind die Zellen gegen den peripheren Periblasten abgegrenzt

DK: Dotterkerne; R: Randzone der vorwandernden Zellen; Z: pulsierende Blastomeren

Abb. 1b. Verschiedene Blastodermzellen; unterschiedlich in Form und Größe

Abb. 2. Junger Keimstreif mit 4 Paar Somiten, dazwischen die Chorda. Nach rechts schließt sich der Kopf an, während am linken Bildrand die Kupffersche Blase angeschwitten ist

CD: Chorda; K: KUPFFERSche Blase; N: Neuralleiste; S: Somiten

Abb. 3. Aufsicht auf den Kopfabschnitt. Das Neuralleistenmaterial hat sich deutlich abgesetzt
N: Neuralleistenmaterial

Abb. 4. Längsschnitt durch eine junge Keimscheibe der Forelle. Das dünne Deckepithel hat sich von den übrigen Zellen abgesondert. Im Bereich des Randwulstes (R) und des Knopfes (K) liegen freie Zellen

D: Dotter; V: Vakuolen (nach GOERTE verändert)

Abb. 5. Sicht auf den vegetativen Pol

Bl: Blastoporus; O: Oeltropfen

Da in neuer Zeit (BALLARD [2], TRINKAUS [13], WOURMS [15], u. a.) die verschiedensten Knochenfische untersucht wurden, sind heute Vergleiche der einzelnen Entwicklungsphasen möglich.

Im Gegensatz zu den oben aufgeführten Anschauungen machte BALLARD [4] wahrscheinlich, daß der Anlagenbereich bei *Salmo* von vornherein dreidimensional ist, daß eine obere Urmundlippe im klassischen Sinne nicht existiert. BALLARD ist der Ansicht, daß sich die einzelnen Lagen der vielschichtigen Blastula direkt zu den Achsenorganen umordnen. BALLARDS Ergebnisse beruhen auf Beobachtungen von Vitalmarkierungen. Seine Angaben werden unterstützt durch die Untersuchungen WOURMS [15] an *Cynolebias*, zugehörig einer eierlegenden Zahnkarpfengruppe, welche in Afrika und Südamerika periodisch trockenfallende Tümpel bewohnt. Bei *Cynolebias* differenzieren sich die Blastulazellen in eine Deckschicht, Dottersyncytium und bewegliche Zellen, welche sich über die gesamte Eioberfläche ausbreiten, ohne daß an irgendeiner Stelle eine Zellkonzentration zu erkennen wäre. Auf diesem Stadium legt das Ei eine Entwicklungspause ein. Erst danach konzentrieren sich die Zellen zum Keimstreif, ohne daß irgendwann einmal eine der oberen Urmundlippe vergleichbare Differenzierung auftritt.

Betrachtet man die vorliegenden Filmaufnahmen von *Epiplatys*, so erkennt man deutlich daß auch hier zunächst die in vielen Lagen gepackten Blastulazellen auseinanderstreben und sich danach zum Keimstreif konzentrieren (Abb. 2 u. 3).

Wie schwierig es ist, aus statischen Bildern — und darauf fußen die alten Annahmen — Angaben über Bewegungen zu machen, soll am Schnitt durch einen Forellenembryo gezeigt werden (GOETTE [5]). In der Subgerminalhöhle sind lose liegende Zellen zu erkennen, die zum Rand hin immer kompakter lagern (Abb. 4). Bisher nahm man an, daß die Zellen aus dem Umschlagrand auswandern. Auf Grund der Laufbilder ist es aber wahrscheinlich, daß sich die Zellen an den Rand anschließen.

Die Epibolie endet mit dem Verschuß des Blastoporus (Abb. 5). Bei *Epiplatys* kann gezeigt werden, daß unter den Verschußzellen die sogenannte Kupffersche Blase entsteht, die als postanaler Darmabschnitt anzusehen ist (BALFOUR [1], HERTWIG [6], von KOWALEWSKI [8]) und das Hinterende des Keimstreifs markiert.

Als typisches Beispiel der Knochenfischentwicklung wurde bisher immer die Forelle aufgeführt. Daß ihr Entwicklungsmodus nur als eine Möglichkeit gelten kann, soll am folgenden Beispiel erklärt werden: Wenn die wandernden Zellen ca. $\frac{3}{4}$ des Eies überzogen haben, ist schon bei *Salmo* deutlich ein Keimstreif mit mehreren Somiten zu erkennen. Bei *Cynolebias* wird ein Keimstreif erst gebildet, nachdem der Blastoporus schon lange geschlossen ist und eine Ruhepause eingeschaltet war. Bei *Epiplatys* hingegen treten die Somiten kurz nach Verschuß des Blastoporus und Bildung der Kupfferschen Blase auf.

Wie diese Beispiele andeuten, wird man nach Kenntnis einer größeren Zahl von Normalentwicklungen innerhalb der Knochenfische verschiedene Entwicklungsmodi aufzeigen können, die sich sicher in das Begriffsschema stark differenzierter bzw. wenig differenzierter Entwicklungstypen einordnen lassen (SEIDEL [11]).

Zur Entstehung des Films

Epiplatys dageti (früher *chaperi*) (Cyprinodontidae), der Querbandhechtling, ist ein leicht zu pflegender eierlegender Zahnkarpfen. Am besten halten sich die Tiere bei ca. 19—23 °C; das Wasser sollte über einen Kiesfilter mit Torfeinlage gesäubert werden. Härtegrade und pH-Werte des Wassers können über einen großen Bereich schwanken, ohne daß die Tiere Schaden nehmen.

Als ideales Futter erweist sich die stummelflügelige Form (vestigial) von *Drosophila melanogaster*, doch wird auch jedes andere Lebend- und Trockenfutter genommen.

Unter diesen Bedingungen konnten im IWF in Göttingen mehrere Pärchen mühelos gepflegt werden.

Zur Eigewinnung braucht man nur künstliche Algenwatte in das Aquarium zu geben. Zu Beginn der Hellperiode (im IWF in Göttingen Hell: Dunkel = 14 h : 10 h) laichen die Tiere in diesem Substrat ab. Die Eier bleiben mit ihren Haftfäden in der Watte hängen. Sie sind so widerstandsfähig, daß sie leicht mit den Fingern von dem Laichsubstrat „gepflückt“ werden können.

Von großem Vorteil ist, daß die Tiere über einen langen Zeitraum pro Tag ca. 5—10 Eier produzieren, so daß während des ganzen Jahres Eimaterial zur Verfügung steht.

Die Aufnahmen erfolgten auf 35-mm-Film. Ein großer Teil der Einstellungen wurde erst durch Anwendung des „Roto-Compressor“ (HEUNERT [7]) möglich.

Filmbeschreibung¹

30 B/h

1. Im Verlauf der ersten Entwicklungsschritte entsteht am animalen Pol eine Zellkappe, vergleichbar einem Blastulastadium. Bis zum 256—512 Blastomerenstadium teilen sich die Zellen synchron. Danach verliert sich die Synchronie der Teilung, die Zellen werden kleiner.

Im Anschluß an diese Vermehrungsphase erfolgt eine Umstimmung der Blastomeren: die hochaufgewölbte mehrschichtige Zellkappe flacht sich ab, und die Zellen bewegen sich über den Dotter zum vegetativen Pol hin. Dabei übt die Front der wandernden Zellen einen Zwang auf das Ei aus, deutlich an der Einschnürung erkennbar.

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Während des beschriebenen Entwicklungsabschnittes vereinigen sich die anfangs in Vielzahl vorliegenden Vakuolen zu einigen großen Tropfen, die über feine Plasmafäden locker im Eiinneren verankert sind.
Bildfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 30 B/h

Bewegung und Teilung der Blastodermzellen
8 B/min bis 30 B/h

2. Die Einstellung zeigt den Rand der Zellkappe zu Beginn der Epibolie. Die Blastomeren sind mehr oder weniger eng gepackt und zeigen pulsierende Bewegungen. Gegen Ende der Aufnahme tauchen dann Zellen auf, die sich ungerichtet zwischen den Blastomeren und dem Dottersyncytium bewegen. Klar sind die Kerne des Periblasten zu erkennen.
Bildfeldbreite 195 μ m; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 4 B/min

3. Die folgenden Bilder zeigen bei starker Vergrößerung sich teilende Blastodermzellen. Gleichzeitig geben sie Aufschluß über die Schichtenfolge der wandernden Zellagen: Auf dem Dottersyncytium liegt die mehr gepackte Zellmasse, die von beweglichen Zellen durchwandert wird. Als äußerer Abschluß fungiert ein einschichtiges Epithel dünner großflächiger Zellen. Kerne und Begrenzungen solcher Deckzellen sind gegen Ende der Bildfolge im oberen rechten Bildviertel zu erkennen.
Bildfeldbreite 195 μ m; Inko; Aufn.-Freq. 4 B/min

4. Mit einer Kern- und Zellteilung endet die Aufzeichnung der frühen Epibolie.
Bildfeldbreite 80 μ m; Inko; Aufn.-Freq. 8 B/min

5. u. 6. Die folgenden beiden Serien zeigen die Verhältnisse im Ringwulst, wenn die Eioberfläche ungefähr halb mit Zellen überzogen ist. Die Zellen bilden einen glatten Rand gegenüber dem peripheren Periblasten. Die Zahl der freibeweglichen Zellen hat zugenommen. Bevorzugte Bewegungsrichtungen sind nicht zu erkennen. Das Dottersyncytium eilt in seiner Ausbreitung zum vegetativen Pol hin den Blastodermzellen etwas voraus.
Bildfeldbreite 195 μ m; Inko; Aufn.-Freq. 4 B/min

7. In einer Übersicht sind die Entwicklungsabläufe von der Blastula bis zum Ende der Epibolie dargestellt.
Bildfeldbreite 1,6 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 30 B/h

Verschuß des Blastoporus
1 B/min bis 4 B/min

8.—10. Gezeigt wird eine Aufsicht des vegetativen Pols. Die wandernden Zellen haben die Oberfläche noch nicht vollends besiedelt. In dem Maße, wie die freie Dotteroberfläche kleiner wird, ordnen sich die angrenzenden

Zellen radial an, so daß eine Sternfigur entsteht. Offensichtlich erfolgt ein starker Zug sowohl auf die Zellen des Deckepithels als auch auf die darunterliegenden beweglichen Zellen. Nach einiger Zeit verliert sich die sternförmige Anordnung der Zellen. Verfolgt man aber die Entwicklung in diesem Areal weiter (nächste Einstellung), so entsteht hier die sog. Kupffersche Blase. Vor ihr, im Bilde rechts, differenzieren sich Chorda, Somiten und Neuralmaterial. Damit hat sich der Grundbauplan eines Wirbeltieres herausgebildet.

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

9. Bildfeldbreite 490 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 4 B/min

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

Entwicklung der Keimblätter

1 B/min

11. Während der Epibolie haben sich die Zellen nicht gleichmäßig verteilt, sondern es ist ein Areal entstanden, in welchem die Zellen dichter gepackt sind (Pfeile). Im Gegensatz zur übrigen Eioberfläche liegen hier die Zellen ruhiger und zeigen nicht mehr die ungerichteten Bewegungen früherer Entwicklungsphasen. Noch einmal ist die Entstehung der Kupfferschen Blase zu verfolgen (zwischen den beiden Öltropfen).

Immer deutlicher hebt sich ein Zellstreifen hervor, der von links nach rechts über das Ei zieht. Vor der Kupfferschen Blase (rechts im Bild) differenziert sich das Mesoderm in Chorda und Somiten, darüber liegt das Neuralleistenmaterial. Durch ständige Sprossung neuer Somiten vergrößert sich der Keimstreif, wobei das Hinterende nach links wächst.

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

12. Bei starker Vergrößerung sind die Veränderungen im Kopf-Rumpf-Übergangsgebiet aufgezeichnet. Deutlich ist zu erkennen, wie sich von der Eioberfläche her immer neue Zellen am Rand des Keimstreifens anlagern. Sehr schnell schiebt sich dann das Zellmaterial mediad zusammen, und es sondert sich das Neuralmaterial ab. Im Querschnitt würde sich der stark gekielte Embryo über den Dotter erheben. In der linken Bildhälfte differenzieren sich Chorda und die Somiten, in denen vorübergehende Hohlräume zu erkennen sind.

Bildfeldbreite 490 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 1 B/min

Literatur

- [1] BALFOUR, F. M.: A treatise on comparative embryology. Vol. II, London 1881.
- [2] BALLARD, W. W.: Normal embryonic stages for Salmonid fishes, based on *Salmo gairdneri* Richardson and *Salvelinus fontinalis*. J. exp. Zool. 184 (1973), 7—26.

- [3] BALLARD, W. W.: Morphogenetic movements in *Salmo gairdneri* Richardson. *J. exp. Zool.* **184** (1973), 27—48.
- [4] BALLARD, W. W.: A new fate map for *Salmo gairdneri*. *J. exp. Zool.* **184** (1973), 49—74.
- [5] GOETTE, A.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. 1. Der Keim des Forelleneies. *Arch. f. mikr. Anat.* **9** (1873), 679—708.
- [6] HERTWIG, O.: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. G. Fischer, Jena 1906.
- [7] HEUNERT, H. H.: Präparationsmethoden für Vitalbeobachtungen an Mikroorganismen. *Zeiss-Inform.* **20** (1972/1973), 40—49.
- [8] KOWALEWSKI, M. v.: Die Gastrulation und die sogenannte Allantois bei den Teleostiern. *Sitz. Ber. Phys.-med. Soc. Erlangen* 1886.
- [9] LUTHER, W.: Entwicklungsphysiologie der Fische, Fortschritte der Zoologie **17** (1966), 313—340.
- [10] PASTEELS, J.: Études sur la gastrulation des vertébrés méroblastiques. I. Téléostéens. *Arch. Biol.* **47** (1936), 205—308.
- [11] SEIDEL, F.: Entwicklungsphysiologie der Tiere, Bd. I und II, Walter de Gruyter Verlag, Berlin, New York 1972.
- [12] TRINKAUS, J. P.: A study of the mechanics of epiboly in the egg of *Fundulus*. *J. exp. Zool.* **118** (1951), 259—319.
- [13] TRINKAUS, J. P.: Surface activity and locomotion of *Fundulus* deep cells during blastula and gastrula stages. *Develop. Biol.* **30** (1973), 68—103.
- [14] WOURMS, J. P.: Developmental biology of annual fishes. I. Stages in the normal development of *Austrofundulus myersi*. *Dahl. J. exp. Zool.* **182** (1972), 143—168.
- [15] WOURMS, J. P.: Naturally occurring dispersion and reaggregation of blastomeres during the development of annual fish eggs. *J. exp. Zool.* **182** (1972), 169—200.
- [16] WOURMS, J. P.: Pre-embryonic and embryonic diapause of variable duration in the eggs of annual fishes. *J. exp. Zool.* **182** (1972), 389—414.

Anschrift des Verfassers:

Dr. S. HEINIG, Fachbereich Biologie der Universität Marburg, D-3550 Marburg.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1975 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 62 m, 6 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1973 und 1974. Veröffentlichung aus dem Fachbereich Biologie der Universität Marburg, Dr. S. HEINIG, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Aufnahme: H. H. HEUNERT.

Inhalt des Films

Der Film gibt Aufschluß über Vorgänge während der sogenannten Epibolie bei Knochenfischen, in deren Verlauf zum einen Zellen die Eioberfläche besiedeln, zum anderen aber auch die Entstehung der Keimblätter vor sich geht. Im besonderen werden einige Phasen dieser Entwicklungsabschnitte betrachtet: 1. Teilung und Bewegung der verschiedenen Zelltypen, 2. Verschuß des Blastoporus und Entstehung der Kupfferschen Blase, 3. Ausbildung der Keimblätter und Segmentierung des Keimstreifs.

Summary of the Film

The film informs on the process during the so-called epiboly in boned fish in the course of which on the one hand the cells colonize the ovum surface, but in which also on the other hand the emergence of the blastodermic layer takes place. Attention is focused hereby on a few phases of this stage of development: 1. separation and movement of the various cell types, 2. closure of the blastopore and emergence of the Kupffer bladder, 3. formation of the blastodermic layer and segmentation of the germ band.

Résumé du Film

Le film renseigne sur les phases de formation de ce qu'il est convenu d'appeler l'épibolie, chez les téléostéens, et au cours de laquelle d'une part des cellules se propagent à la surface de l'œuf, et d'autre part il se forme des feuillets blastodermiques. Certaines phases de cette période d'évolution ont fait l'objet d'observations plus intensives: 1. segmentation et déplacement des différents types de cellules, 2. fermeture du blastopore et apparition de la vésicule Kupffer, 3. développement des feuillets blastodermiques et segmentation du lien de germes.

Aktualisierte, zusätzliche
Informationen zu den
Begleitpublikationen der Filme
E 2147, E 2148, E 2149, E 2150



Embryonalentwicklung des Knochenfisches *Epiplatys dageti*, Cyprinodontidae

Sigurd Heinig

© IWF Wissen und Medien gGmbH, 2009

IWF Wissen und Medien gGmbH
Nonnenstieg 72, 37075 Göttingen
Fon: +49 (0)551 5024 0
www.iwf.de

IWF
WISSEN UND MEDIEN
KNOWLEDGE AND MEDIA

Embryonalentwicklung des Knochenfisches *Epiplatys dageti*, Cyprinodontidae

Jede Embryonalentwicklung ist durch eine Vielzahl von Zellteilungen, Bewegungsvorgängen und Umschichtungen der im Ei vorhandenen Strukturen und der neu entstehenden Zellverbände (Blasteme) gekennzeichnet. Besonders eindrucksvoll lassen sich diese Prozesse an lebenden Embryonen beobachten.



Abb. 1
Männchen des Querbandhechtlings (*Epiplatys dageti*).

Am Beispiel von *Epiplatys dageti* soll ein Einblick in die Entwicklung eines Knochenfisches (Teleostei) gegeben werden. Der Querbandhechtling (*Epiplatys dageti*, Abb. 1) gehört zu den eierlegenden Zahnkarpfen (Cyprinodontidae). Die Gattung ist im tropischen Westafrika (Ghana – Liberia) mit circa 40 Arten verbreitet. Die 5–6 cm messenden Fische leben in kleinen, pflanzenreichen Gewässern des Regenwaldes mit weichem, schwach saurem Wasser. Für Kurszwecke ist besonders vorteilhaft, dass die Weibchen mehrere Wochen lang Eier legen.

Zur Ablage drängen sich die Fische in den Pflanzenbestand, in welchem die Eier haften bleiben (Haftlaicher). Hälterungstemperaturen von 20–23°C eignen sich sowohl für die Brut als auch für die Adulten. Die Eier können mit Daumen und Zeigefinger aus den Pflanzen abgelesen und in Petrischalen übertragen werden. Die circa 1 mm großen Eier gewähren bei transparenter Eihülle einen eindrucksvollen Blick in die Embryonalentwicklung eines Fisches.

Besamung, Befruchtung, Meiose

Abb. 2a zeigt ein soeben abgelegtes Ei. Die Eihülle (Chorion) liegt zunächst der Eizelle eng an. Ein Büschel Haftfäden sitzt dem Chorion auf. Unter diesem Areal liegt eine linsenförmige Plasmazone. Dazu enthält die Eizelle ein Nahrungsdepot (Dotter) in Form von Öltröpfen, Eiweißen, Kohlenhydraten und Zellorganellen.

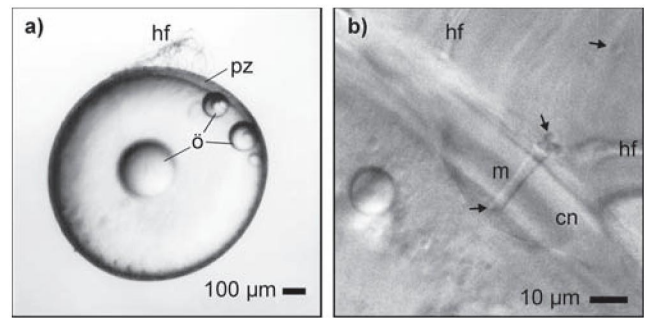
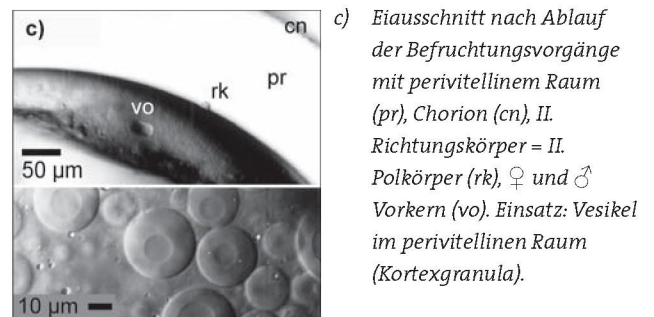


Abb. 2

- a) Soeben abgelegtes Ei mit Haftfäden (hf), verdickter Plasmazone (pz) und Öltröpfen (ö).
b) Chorion (cn), Spermien (→) und Micropyle (m).



- c) Eiausschnitt nach Ablauf der Befruchtungsvorgänge mit perivitellinem Raum (pr), Chorion (cn), II. Richtungskörper = II. Polkörper (rk), ♀ und ♂ Vorkern (vo). Einsatz: Vesikel im perivitellinen Raum (Kortexgranula).

Eine stärkere Vergrößerung im Basisbereich der Haftfäden (Abb.2b) lässt im Chorion eine Verdickung erkennen, welche ein Kanal (Micropyle) durchzieht. Ein Spermium hat diesen Kanal passiert, während noch vier weitere Spermien am Eingang des Kanals liegen. Das eingedrungene Spermium löst eine Reaktion aus, welche weitere Spermien an der Passage hindert und eine Folge von Veränderungen in der Eioberfläche anregt – die so genannte Cortikalreaktion [5]: Die Eizelle schrumpft, gleichzeitig werden Vesikel aus der Eizelle ausgeschleust. Unter deren Einfluss hebt sich das Chorion von der Eizelle ab und es entsteht ein Freiraum zwischen Chorion und Eizelle (perivitelliner Raum). Männlicher und weiblicher Vorkern liegen nebeneinander, werden später verschmelzen und in die erste Furchungsteilung eingehen.

Bei der Bildung der Samenzellen führen Prozesse im Hoden zu einer Halbierung der Chromosomenzahl der Spermien. Bei der Eizelle der Fische sind diese Vorgänge zum Zeitpunkt der Eiablage noch nicht abgeschlossen. Vielmehr verharrt der Eikern auf der Metaphase II der Meioseteilung [7,9]. Erst unter dem Einfluss des Spermiums laufen diejenigen Prozesse ab, welche auch in der Eizelle mit der Halbierung der Chromosomenzahl enden. So verfügt die kleine Erhebung in Abb. 2 c (II. Polkörper) über einen halben Chromosomensatz, während der Eikern die andere Hälfte enthält.

Nach der Besamung verklebt die Micropyle und verhindert somit eine Mehrfachbesamung [5,6,16]. Mit Besamung, Befruchtung und Bildung des perivitellinen Raumes sind Prozesse im Ei abgelaufen, in deren Folge aus der Eizelle durch Furchung eine wachsende Zahl von Zellen entsteht.

Furchung

Abb. 3a zeigt ein Entwicklungsstadium circa eine Stunde nach der Ablage (1 h.n.d.A). Die ehemals flache Plasmalinse ragt nun über die Eioberfläche hinaus. Zwei Funktionsbereiche lassen sich unterscheiden: die Plasmakappe mit zwei Kernen, die an der Basis in den anderen – den Dotterbereich – übergeht. Im Plasmabereich (animaler Pol der Eizelle) wird der Embryo entstehen, der Dotter (vegetativer Pol der Eizelle) dient als Nahrungsdepot für den heranwachsenden Fisch.

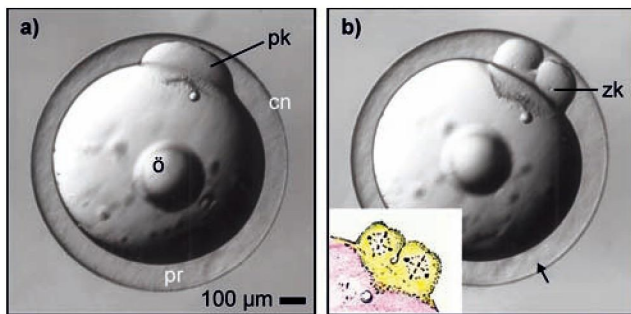
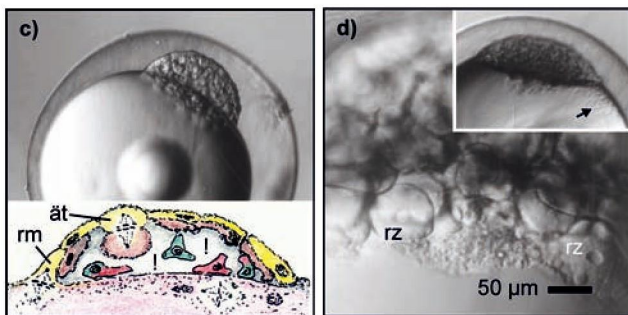


Abb. 3

- a) Ei circa 1 Stunde nach der Ablage bei 23°C. Chorion (cn), Öltropfen (ö), perivitelliner Raum (pr), Plasmakappe (pk).
- b) Circa 1½ Stunden nach der Ablage. Es liegen vier Blastomeren vor, an ihrer Basis sind die Zellkerne (zk) zu sehen, ebenso die Vesikel (→) im perivitellinen Raum. Schema: 2 Blastomeren-Stadium.



- c) Circa 11 Stunden nach der Ablage. Blastomerenkappe mit > 256 Zellen. Schema: Randzellen in Mitose (rm), äquatoriale Teilung (ät), Furchungshöhle (!).
- d) Circa 12 Stunden nach der Ablage. Randzellen (rz). Einsatz: Keimscheibe in Seitenansicht mit vorgelagerten Dotterkernen (→).

Schützend hüllt das Chorion den Embryo ein. Im perivitellinen Raum liegen gleichmäßig verteilt aus der Eizelle ausgetretene Vesikel (Einsatz in Abb. 2c, Abb. 3b) und halten den Embryo auf Abstand zur Hülle, wodurch ein wirksamer „Puffer“ entsteht.

Im Laufe der weiteren Entwicklung geht Stadium 3a in Stadium 3b über, indem die beiden Kerne seitlich auseinander weichen und von der Oberfläche eine trennende Zellmembran zwischen den beiden Kernen entsteht (meridionale Teilung), so dass nun dem Dotter zwei Zellen (Blastomeren) aufsitzen, die an ihrer Basis mit dem Dotter in offener Verbindung stehen (vgl. Schema in Abb. 3b). Dieser Vorgang der Kernvermehrung mit Neubildung von Zellmembranen charakterisiert die so genannte Furchung.

Nach drei Teilungen besteht der Embryo aus 2 x 4 bilateral-symmetrisch angeordneten Blastomeren. Beim Übergang von 16 auf 32 Blastomeren erfolgt bei einigen Blastomeren eine Umstellung der Mitosespindel (äquatoriale Teilung, vgl. Schema in Abb.3c); dies führt zu einer Mehrschichtigkeit der Keimscheibe unter Bildung der Furchungshöhle. Bis zum achten Teilungsschritt laufen die Teilungen synchron ab [1,2,6,8].

Nach dem achten Teilungsschritt tritt eine Unregelmäßigkeit im Teilungsmodus ein, so dass die verschiedenen Zellen jetzt unterschiedlich lange für eine neue Teilung benötigen. So folgt dem 64-Blastomerenstadium binnen 3–4 Stunden eine Zellansammlung mit mehreren hundert Zellen. Die bisherigen Entwicklungsprozesse überführen die „einfache“ Plasmakappe (Abb.3a) in eine Ansammlung vieler Zellen (Abb.3c); das Gesamtvolumen der Blastomerenkappe bleibt dabei nahezu konstant, d.h. es erfolgt eine Verminderung der Zellgröße (Kern-Plasma-Relation).

Unter weiterer Zellvermehrung nimmt die Blastomerenkappe circa 12 h.n. d.A. Scheibenform an. Die Furchung der Knochenfische (Teleostei) folgt damit dem discoidalen Modus.

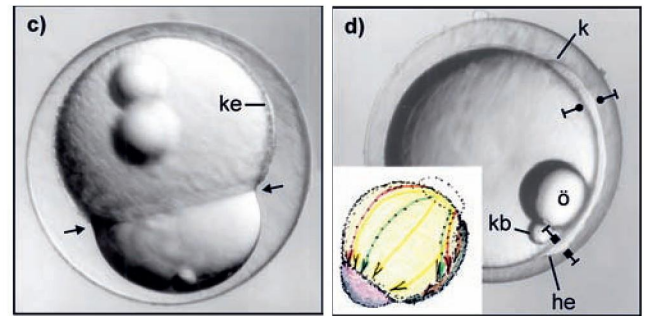
Jetzt liegen schon morphologisch und physiologisch unterschiedliche Zelltypen vor. Ein rings um die Basis der Blastomerenkappe verlaufender Kranz von Zellen (Randzellen=Marginalzellen) fällt durch zwei Merkmale auf: Erstens sind diese Zellen größer als die übrigen Blastomeren (Abb.3d), zweitens geht das Zellplasma dieser Zellen in die oberste Schicht des Dotters über [6]. In zwei bis drei Vermehrungsschritten entsteht aus den Kernen dieser Randzellen eine Gruppierung von Kernen, die ohne trennende Zellmembranen in der obersten Schicht des Dotters liegen (Schema in Abb. 3c).

Nachdem die Marginalzellen diese so genannten Dotterkerne abgegeben haben, trennt eine Zellmembran die Plasmaverbindung zum Dotter hin ab (Schema Abb.3c rechts). Die Dotterkerne unterlagern die Blastomerenkappe und rahmen sie ringförmig ein (Dottersyncytium). Diese freien Kerne führen noch einige Teilungen durch, dann erlischt ihre Teilungsfähigkeit. Sie werden im Laufe der Entwicklung ihr Genom vervielfältigen (Aneuploidie) und sich am Aufschluss des Dotters beteiligen. So führt die Furchung zum einen zur Ausbildung einer vielkernigen, spezialisierten Dotterzelle, zum anderen zur Entstehung der Blastomerenkappe (Blastula).

Epibolie: Einhüllung der Dotterzelle

Wie die Filmaufnahmen zeigen, beginnen die Zellen der Blastomerenkappe ca. 12h n. d. A. (Abb.3d) lebhafte Bewegungen auszuführen und leiten damit zu einem neuen Entwicklungsabschnitt über (Abb. 4b) [2, 6, 17,20].

Im Verlauf der nächsten 8–9 Stunden wandern die Blastulazellen über die Eizelle – nun Dotterzelle – zum gegenüberliegenden Eipol (Epibolie, Schema Abb. 4d) und hüllen die Dotterzelle ein.



c) Circa 18 Stunden nach der Ablage, optischer Schnitt der Keimanlage (ke) und wandernder Rand der Blastomeren (→).

d) Circa 20 Stunden nach der Ablage, Seitenansicht des Keimstreifs. Kopf (k), Hinterende (he). Kreismarkierungen kennzeichnen die optische Schnittebene in Abb. 4e; Quadratmarkierungen die optische Schnittebene in Abb. 4f; Kupffersche Blase (kb), Öltropfen (ö). Schema: Epibolie, Pfeile deuten die Bewegungsrichtung des Deckepithels an.

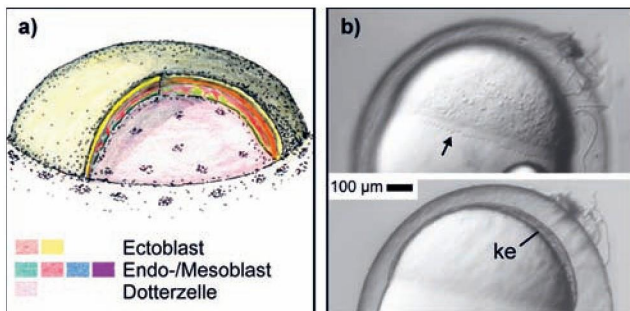
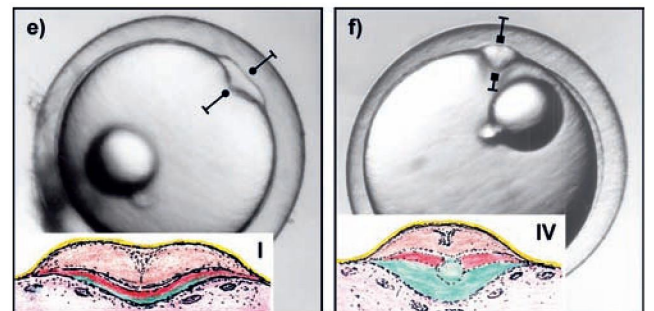


Abb. 4

a) Schema: Blastula mit Farbangaben zu den nachfolgenden Schemata.

b) 14 Stunden nach der Ablage. Oben: am Rande der Blastomerenkappe eine Reihe von Dotterkernen (→), unten: optischer Schnitt durch die Keimanlage (ke).



e) Optischer Schnitt auf Höhe der Markierungen in Abb. 4d, stark ausgeprägter Neuroblast; Gehirnanlage (Neuralplatte); Schema: Keimblätter (Bereich I, vgl. Abb. 5c).

f) Optischer Schnitt auf Höhe der Quadratmarkierungen in Abb. 4d; schmaler Endteil des Keimstreifs mit undifferenzierten Zellen; Schema: Keimblätter (Bereich IV, vgl. Abb. 5c).

Ein frühes Stadium der Umhüllung stellt Abb.4b dar. Die Aufsicht zeigt neben einer gleichmäßigen Struktur auch kontrastreiche Zellen. Diese vermögen frei auf der Dotterzelle zu kriechen [6]. Das flache Deckepithel der Blastula haftet der Dotterzelle an. Die Einschnürung am Rand der Blastula (Abb. 4b,c) deutet auf einen „Zugzwang“ hin. Untersuchungen weisen nach [11], dass das Dottersyncytium für die Bewegung des Deckepithels verantwortlich ist: Dieses wird quasi über die Dotterzelle gespannt (Epibolie, Schema Abb. 4d).

Gleichzeitig breiten sich die amöboiden Zellen aus – konzentriert längs eines Meridians – andere schließen sich auf Umwegen seitlich dieser Zellansammlung an. Die Asymmetrie der Zellpopulation mit ersten Anzeichen der Keimanlage (Keimstreif, Embryo) zeigen Abb. 4b,c. Filmaufnahmen belegen [1,2,6,7], dass zu diesem frühen Zeitpunkt mindestens drei unterschiedliche Zellpopulationen existieren:

Aus der dünnen Deckschicht (Epidermis) und einer Schicht locker zusammenhängender Zellen – beide dem Ektoblast zugehörig – entstehen vorwiegend Organe der Haut, Sinnesorgane, das Zentralnervensystem (Neuroblast). Die beweglichen Zellen lassen einerseits Muskulatur, Bindegewebe und Knorpel entstehen (Mesoblast), andererseits bilden sie auch den Ursprung für den Verdauungstrakt, seine Anhangsorgane und die Rückenseite (Chorda dorsalis, Endoblast). Schema 4a gibt eine Vorstellung über die Anordnung der Epithellagen (Keimblätter) in der Blastula [1, 2, 6, 7, 10, 17].

Bildung des Keimstreifs

Die Furchung der Eizelle führt zu einer Vielzahl von Zellen unterschiedlicher Qualitäten. Diese Zellen müssen zueinander in ganz bestimmte Lageverhältnisse gebracht werden, um eine höhere Organisationsstufe zu gewinnen. Im Verlauf einer totalen Furchung erfolgt diese Neuordnung durch die Gastrulation. Im Falle der partiellen discoidalen Furchung der Knochenfische sorgt die Gastrulation in Form einer Delamination in einer Blastomerenkappe für eine Umorientierung der Zellen. Die Anlage dazu zeigt sich bereits mit beginnender Epibolie [1, 2, 7, 12], (Abb. 4a).

Mit fortschreitender Entwicklung rücken die verschiedenen Zelltypen immer enger zusammen, so dass circa 20 h.n.d.A. ein wohldefinierter Keimstreif dem Ei aufliegt (Abb. 4d). Fischtypische Strukturen sind noch nicht zu erkennen. Der Embryo liegt kielförmig in den Dotter eingesenkt (Abb. 4e, f), eingebunden in eine flache Zellschicht (Epidermis), welche ebenfalls die Dotterzelle umhüllt.

Der Neuroblast (Anlage des ZNS) bildet einen soliden Zellstrang (als Anlage des Gehirns, Schema in Abb. 4e), durch einen Spalt gegen den Meso-/Endoblasten abgegrenzt, welcher der Dotterzelle aufliegt. Zu den Rändern des Keimstreifens verliert sich der Spalt. Im Gegensatz zur Kopfanlage bildet der Schwanzbereich einen schmalen Strang (Schema Abb. 4f). In diesem Areal deuten sich Spalträume zwischen den Zelllagen an. Circa 38 h.n.d.A. erreicht der Embryo nahezu den halben Eiumfang und weist schon typische Merkmale eines Wirbeltieres auf (Abb. 5d).

In der Seitenansicht wird deutlich (Abb. 5d), dass auf diesem Entwicklungsstadium die Gehirnanlage (Prosencephalon (1), Rhombencephalon (2,3) und Rückenmark (rü) nahezu 50% des Embryos bilden. Daran schließen sechs Muskelsegmente (Somiten, Myomeren) an. Der abschließende Körperbereich lässt noch keine weiteren Differenzierungen erkennen. Wohl aber markiert die so

genannte Kupffersche Blase (unbekannte Funktion) die Grenze zwischen Rumpf und Schwanz (Abb. 4d, 5d).

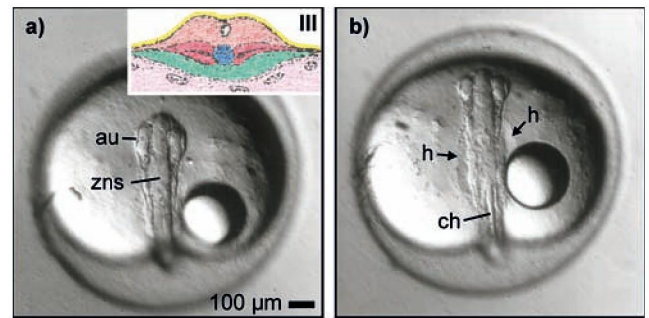
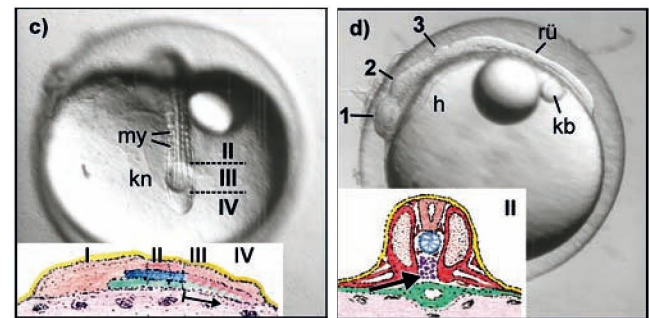


Abb. 5

a) Circa 38 Stunden nach der Ablage. Kopf mit Zentralnervensystem (zns) und Augenanlagen (au); Schema: Knospungszone im Bereich III, vgl. Abb. 5c.

b) Embryo kopfwärts gedreht; im Kopf-Rumpf-Übergang paarige Anlagen des Herzens (h); die Chorda (ch) als Stützelement liegt unterhalb des Nervensystems.



c) Hinterende des Embryos mit der Knospungszone (kn); darunter liegt die Kupffersche Blase; Myomeren (my). Schema: Längsriss des Keimstreifs mit den Bereichen I-IV. Bereich III als „Bildungszone“ wandert in Pfeilrichtung zum Ende des Embryos.

d) Seitenansicht eines Embryos mit 8 Muskelsegmenten; Zentralnervensystem mit drei primären Hirnbläschen: 1=Vorderhirn (Prosencephalon), 2=Mittelhirn (Mesencephalon), 3=Hinterhirn (Metencephalon) und Rückenmark (rü), Kupffersche Blase (kb), Herz (h). Schema: differenziertes Segment im Bereich II, vgl. Abb. 5c, intermediäre Zellen (→).

Eine Aufsicht auf den Kopfbereich (Abb. 5a) zeigt eine frühe Phase der Augenentwicklung, die mit paarigen Ausstülpungen des Vorderhirns beginnt (vgl. Abb. 7). Dahinter folgen als trapezförmige Anlagen die paarigen Vorläufer des Herzens (Abb. 5b, Abb. 6b). Eine weitere Drehung des Embryos kopfwärts verschafft Einblick in den

Rumpf-Schwanz-Bereich (Abb.5c) mit den Muskelsegmenten, die ein Zellstrang (Rückenseite, Chorda dorsalis) voneinander trennt. Seitlich der Chorda ziehen zwei feine Linien: die äußere Begrenzung des Rückenmarks. Im Bereich der Kupfferschen Blase, besonders zum Ende des Embryos hin, verschwinden zusehends die genannten Strukturen in einer Zellansammlung.

Aus diesem Areal (Bildungszone, Endknospe, Sprossungszone) (Abb.5c) erfolgt – sukzessiv von kranial nach kaudal fortschreitend – die weitere Trennung der drei Keimblätter, mit anschließender Differenzierung der Achsenorgane: Chorda, Zentralnervensystem (ZNS), Somiten (Myomeren) und Mitteldarm. An den Kopfbereich schließen wohl differenzierte Muskelsegmente an, deren Differenzierungsgrad zur „Bildungszone“ hin stetig abnimmt. Somit entsteht auch der segmentierte Wirbeltierkörper durch einen Sprossungsvorgang (vgl. Arthropoden, Anneliden). In der Bildungszone laufen bisher völlig unverstandene Prozesse ab, die den noch undifferenzierten embryonalen Zellen spezielle Funktionen zuweisen [14, 19].

Die Schemata in den Abbildungen 4e,f und 5a,d in Verbindung mit dem Schema in Abb.5c sowie den Zonenangaben I–IV helfen, die Prozesse in der Sprossungszone und damit die unterschiedlichen Organisationsstufen längs des Embryos nachzuvollziehen.

Differenzierung der Achsenorgane

Während der weiteren Entwicklung schieben sich die Zellen zusammen. Damit einhergehend nehmen die Achsenorgane immer deutlicher Gestalt an: Der Neuroblast (ZNS) formt zunächst einen kompakten Strang, in welchem zentral durch Lockerung des Zellverbandes (schizogen) sekundär der Zentralkanal entsteht (Schema Abb.4e,5a). In der Ontogenese der Hirnbläschen entwickeln sich zunächst das Prosencephalon und das Rhombencephalon als vorübergehende Anlagen (Abb.5d u. Abb.6a, Abschnitt 1 u. Abschnitte 2 u. 3). Sehr bald bildet das Prosencephalon (primäres Vorderhirnbläschen) das Telencephalon (sekundäres Vorderhirn) und das Diencephalon (Zwischenhirn) aus. Dem Rhombencephalon entspringen Mesencephalon (Mittelhirn) und primäres Metencephalon (Hinterhirn). Eine weitere Untergliederung erfährt das primäre Metencephalon in sekundäres Hinterhirn (Kleinhirn, Cerebellum) und Myelencephalon (Nachhirn, Abb.6a). Das Myelencephalon mit seinen fünf Rhombomeren als Ausdruck einer Segmentierung (Neuromerie) des ZNS geht in das Rückenmark über. Damit sind alle Abschnitte des Wirbeltiergehirns entwickelt [18].

Die Chorda (Schema Abb.5a,d) entsteht median an der Grenze der drei Keimblätter, bildet einen Strang turgeszenter Zellen als Stützorgan und geht später in der verknöcherten Wirbelsäule auf.

Der Mesoblast erfährt eine Unterteilung in eine Folge paariger Muskelsegmente (Myomeren) (Abb.5c; Schema Abb.5d), die lateral abflachen und Hohlräume ausbilden (Seitenplattencoelome), welche die sekundäre Leibeshöhle der Wirbeltiere entstehen lassen. Aus den ventralen Myomerenbereichen wandern Zellen aus und formieren einen im Vorderkörper gelegenen Strang [6,16]. Aus diesen Zellen (intermediäre Zellmasse) entstehen die großen Rumpfgefäße und die ersten Blutzellen. Die paarige Seitenplattencoelome im Kopfbereich erfahren eine Sonderentwicklung. Sie schieben sich unter den Darm und rücken medial zusammen. Dabei schließen sie die medianen Zellen ein, welche mittlerweile ein Gefäß bilden (Endokard). Unter Faltenbildung der Seitenplatten entsteht ein weiteres Hohlorgan (Epimyokard). Endokard und Epimyokard bilden die kontraktile Abschnitte des Herzens, umhüllt vom Herzcoelom (Pericardialcoelom), vgl. Abb. 6b. Im Laufe der Entwicklung verlagert sich die Herzanlage aus dem Areal Kopf-Rumpfübergang zunehmend kopfwärts (vgl. Abb.5 b,6 a).

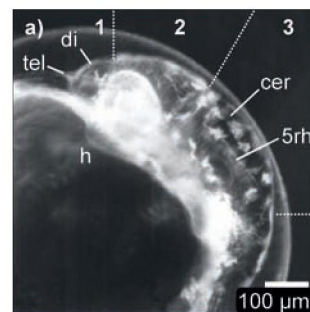
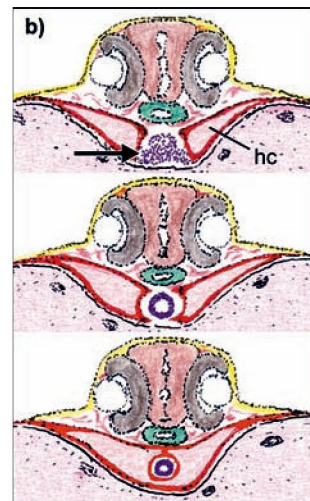


Abb. 6

a) Zustand der Gehirnentwicklung:
 1: Telencephalon (tel)– sek. Vorderhirn und Diencephalon (di)= Zwischenhirn,
 2: Mesencephalon= Mittelhirn,
 3: Metencephalon = sek. Hinterhirn mit Cerebellum (cer) = Kleinhirn und Myelencephalon= Nachhirn mit 5 Rhombomeren (5rh), Herz (h).



b) Schema Herzbildung:
 Oben: intermediäre Zellen, bei (→) beidseitig ausgewandert.
 Mitte: intermediäre Zellen zu einem Rohr umgeformt: Endokard (Endothel des Herzens).
 Unten: Die medianen Abschnitte der zum Herzcoelom (hc) umfunktionierten Kopfcoelome umhüllen als Epimyokard das Endokard, beide Herzanteile gelagert im Pericardialcoelom (sekundäre Leibeshöhle).

Die der Dotterzelle aufliegenden Endoblastzellen rücken ebenfalls mediad zusammen. Auch in dieser Zellpopulation entsteht sekundär ein Hohlraum, das zukünftige Darmlumen, womit der Übergang vom Endoblasten zum definitiven Entoderm vollzogen ist. Lücken zwischen den Organen besiedeln Abkömmlinge des Mesoblasten (Mesenchymzellen).

Differenzierung von Organen

Die Entstehung des Auges soll etwas genauer betrachtet werden, lassen sich doch daran einige Probleme der Entwicklungsbiologie erklären. Am Vorderhirn (Abb. 7 a) entstehen circa 32 Stunden nach Ablage des Eies seitlich zwei Ausstülpungen. Der feine Zentralkanal zieht in diese Blasen ein und trennt dadurch zwei Zellschichten voneinander. Diese Zellschichten nehmen eine unterschiedliche Entwicklung in eine dickere und eine dünnere Lage (Abb. 7 b). Ektodermzellen überdecken das Augenbläschen. Durch stoffliche Wechselwirkung veranlasst das Augenbläschen in einem eng begrenzten Areal Ektodermzellen zur Vermehrung, d.h. zur Bildung der zukünftigen Linse (Abb. 7 b). Das Augenbläschen gleicht einem eingedellten Ball. Die äußere Schicht bildet Pigmentzellen aus, die innere Schicht die Netzhaut (Abb. 7 c, 8 c). Später überzieht nur noch eine dünne Lage aus Ektodermzellen die Linse, und Muskelzellen zur Beweglichkeit treten hinzu.

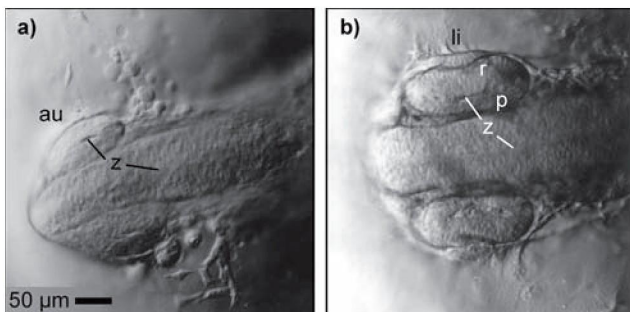
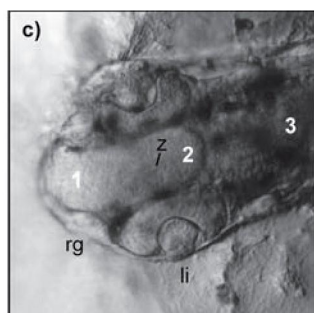


Abb. 7

- a) Circa 32 Stunden nach der Ablage: Augenanlage (au), Zentralkanal (z).
 b) Circa 38 Stunden nach der Ablage: Becherform der Augenanlage, Netzhaut (r), Pigmentschicht (p), zukünftige Linse (li).



- c) Circa 58 Stunden nach der Ablage: Ektoblastzellen bilden die paarige Riechgrube (rg), 1, 2, 3: Hirnabschnitte wie Abb. 6 a.

Am Aufbau des Auges beteiligen sich also Zellen ganz unterschiedlicher Herkunft [6, 7]: Linse als Abkömmling des Ektoblasten, Netzhaut und Pigmentschicht entstammen dem Neuroblasten und der Mesoblast steuert Muskelzellen bei. Entscheidend ist, dass nur unter dauernder Wechselwirkung der einzelnen „Bauteile“ ein funktionsfähiges Auge heranwachsen kann.

Am circa 32 Stunden alten Embryo wandern aus dem zukünftigen Nervensystem [6, 10, 15] wieder Zellen aus dem Keimstreif aus und lagern zwischen den entstehenden Organanlagen. Dieses Aussondern von Zellen dauert circa 10 Stunden an. Damit existiert eine Gruppierung von Zellen, die erst in viel späteren Stadien zum Aufbau des Embryos beitragen. Dazu gehören z.B. die Pigmentzellen. Zwischen 38 und 50 h.n.d.A. besetzen teilweise schon Pigmentkörnchen enthaltende Zellen den Embryo, treten aber auch auf den Dottersack über.

Das embryonale Pigmentmuster zeigt zunächst dauernde Veränderungen: Die Zellen nehmen an Größe zu, verändern ihre Form, legen sich zu größeren Einheiten [6, 13] zusammen. Erst wenn der Dottersack vollständig von Pigmentzellen besiedelt ist, bleibt das Muster weitgehend konstant. Mit diesem Muster schwimmt der Jungfisch einige Zeit umher. Wie kommt aber der Querbandhechtling zu seinen Querbändern? Nicht alle Zellen, aus denen Pigmentzellen entstehen können, werden beim Aufbau des Jungfisches benötigt. Einige bleiben undifferenziert und bilden erst circa 3–4 Monate nach dem Schlüpfen das arttypische Muster: die rote Kehle der Männchen (Erythrophoren; Carotinoide), die schwarzbraunen Querbander (Melanophoren; Melanin), die braune Grundfärbung (Xanthophoren; Flavin und Pterin) und die irisierenden Bereiche (Iridophoren; Adenin und Guanin).

Pigmentzellen stammen aus dem Zentralnervensystem. Im erwachsenen Fisch nehmen sie wieder Kontakt zu diesem auf. Damit verfügen die Knochenfische über nervös gesteuerte Farbmusterwechsel, wodurch die raschen „Gemütschwankungen“ beispielsweise brutpflegender Fische für uns sichtbar werden.

Dass Zellen in der frühen Embryonalentwicklung zunächst nicht an Organbildungen teilhaben und erst zu einem späteren Zeitpunkt daran mitwirken, ist ein gängiges Prinzip jeder Embryogenese und schon seit Beginn des 20. Jahrhunderts bekannt. In der aktuellen Stammzellen-Diskussion wird allerdings der Eindruck erweckt, als seien diese Erkenntnisse völlig neu.

Ein weiteres Beispiel für dieses Phänomen der späteren „Aufgabenteilung“ der Zellen liefert der Dotterkreislauf. Aus dem circa 32 Stunden alten Embryo wandert eine weitere Gruppe [6] von Zellen in den Raum zwischen Dotterzelle und Deckepithel. Sie bilden zunächst ein lockeres Netz, nehmen aber zunehmend festen Kontakt auf. Indem in den Zellen Kanäle entstehen, entwickeln sich die extraembryonalen Dottergefäße.

Der Jungfisch

Beim Jungfisch liegt das Herz zunächst vor und unterhalb des Kopfes. Die großen Körpergefäße sind 74 h n. d. A. wohl entwickelt (Abb. 8a, b). Eine erste Verbindung zwischen den Körpergefäßen und den Dotterkapillaren erfolgt über die Arteria caudalis und die Vena vitellina. Mit der nun einsetzenden Zirkulation des Blutes verlassen die Blutzellen ihren Bildungsort (Aortenbögen, Arteria caudalis) [6]. Das Blut gelangt in den Sinus venosus (Abb. 8c, vor dem Kopf gelegen), Vorkammer und Hauptkammer. Für kurze Zeit kann dieser einfache Kreislauf beibehalten werden. Bald erfolgt die Versorgung des Kopfes mit Blut und damit der Rückfluss des venösen Blutes über die vorderen Kardinalvenen zu den Ductus cuvieri. Diese paarigen Gefäße treten in Höhe der Labyrinthanlagen (Abb. 8a, b) auf den Dottersack über und nehmen mit den Dottersackgefäßen Verbindung auf.

Schon sehr früh erreichen Nervensystem, Chorda, Muskulatur und Herz einen hohen Entwicklungsgrad. Leibeshöhle mit Darm und Anhangsorganen, Nieren und Schwimmblase (Ausstülpung des Vorderdarms) wirken zunächst rudimentär (Abb. 8a, b, d). Während der discoidalen (partiellen) Furchung erhielten die Blastomeren nur wenig Dotter zugeteilt. Entsprechend liegen die embryonalen Gewebe eng dem Dottersyncytium an, um aufgeschlossene Dottersubstanzen resorbieren zu können, da der Darm zu keinem Zeitpunkt der Entwicklung über einen Zugang zum Dotter verfügt. Effektiver wird die Nährstoffverteilung, wenn am dritten Tag der Entwicklung die Blutzirkulation einsetzt. Dottersyncytium und Dottergefäße bilden somit eine vorübergehende embryonale Dotteraufbereitung [6]. Diese Art der Dotterumsetzung steht im Gegensatz zum Modus bei Haien, Reptilien, Vögeln u. a., bei denen der Dotter gleich in den Darm übernommen wird.

In diesem Zusammenhang erklärt sich auch die embryonale Ausrichtung des Herzens. In dem Maße, wie durch Dotterabbau der „Bauch“ des Jungfisches schrumpft, rückt das Herz in die für Teleosteer korrekte Lage: Die Ductus cuvieri verkürzen sich und Sinus venosus, Vorkammer und Hauptkammer schwenken schwanzwärts.

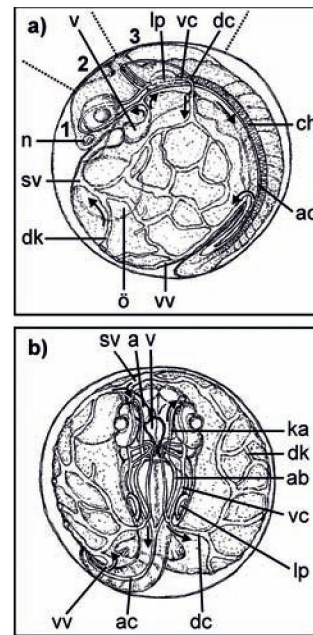


Abb. 8

a–b) Schema Blutkreislauf:
In einer Seitenansicht (a) und einer Aufsicht (b) sind die funktionstüchtigen Gefäße eines circa 3 ½-tägigen Embryos dargestellt. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden nicht eingezeichnet: Pigmentzellen, Organe des Verdauungstraktes, Rückenmark und Chorda.
Atrium (a), Aortenbogen (ab), Arteria caudalis (ac), Chorda (ch), Ductus cuvieri (dc), Dotterkapillaren (dk), Kopfarterie (ka), Labyrinthplakode (lp), Nasenanlage (n), Öltropfen (ö), Sinus venosus (sv), Ventrikel (v), Vordere Cardinalvene (vc), Vena vitellina (vv).
Die Pfeile geben die Strömungsrichtung des Blutes an.

Die Gewebe des schwindenden „Bauches“ werden resorbiert, soweit sie nicht in die Epithelien der Bauchseite übergehen.

Das Kapillarnetz des Dottersacks erfüllt zudem eine weitere Aufgabe. Da die Kiemen noch ungenügend ausgebildet sind, erfolgt der Gasaustausch des Embryos über die Dotterkapillaren, unterstützt durch die Brustflossen, welche die Flüssigkeit im perivitellinen Raum zirkulieren lassen. Zum Schlupfzeitpunkt (circa 12 Tage n. d. A.) sind Verdauungstrakt und Schwimmblase ausdifferenziert. Am Kopf gelegene Drüsen [3,4] sondern Substanzen ab, welche das Chorion anlösen, so dass eine heftige Bewegung den Jungfisch aus der Hülle befreit. Durch einmaliges Luftschnappen wird die Funktion der Schwimmblase angeregt.

Die für *Epiplatys* beschriebenen Abläufe können bei den einzelnen Fischarten variieren. Dies geschieht immer in Abhängigkeit von Größe und Anordnung des Dotters, letztlich eine Antwort auf unterschiedliche ökologische Bedingungen, unter denen die Arten leben.

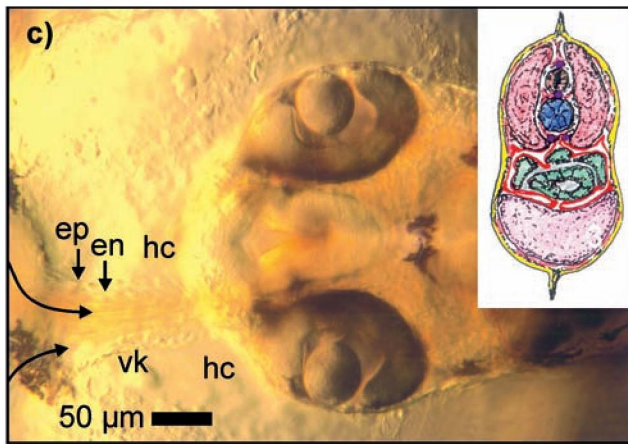
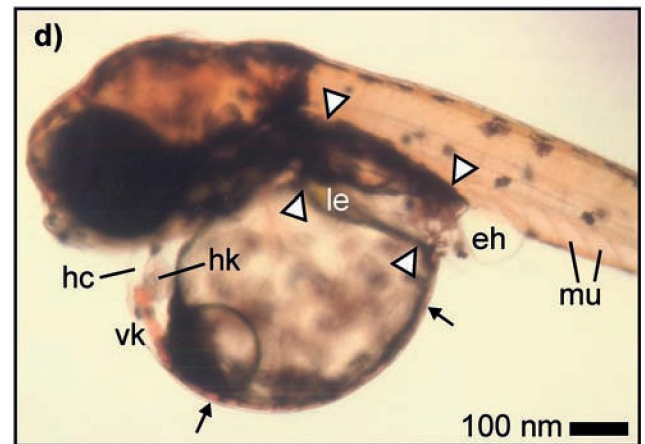


Abb. 8

c) Circa 65 Stunden nach der Ablage. Aufsicht auf Kopf und Vorkammer (vk), Epithellagen des Herzens von außen nach innen: Epimyokard (ep) und Endokard (en), die Blutkörperchen erscheinen in Form ihrer Stromlinien, Herzcoelom (hc) mit Herz, Pfeile markieren den Blutstrom vom Sinus venosus zum Herzen.

Schema: Schnitt durch die Rumpfregeion eines Jungfisches; Nervensystem, Chorda und Myomere als Achsenorgane; Coelomepithelien umfassen den Darm und geben ihm Halt; Mesenchymzellen in Lücken zwischen den Organen; ventral noch ein Rest der Dotterzelle.

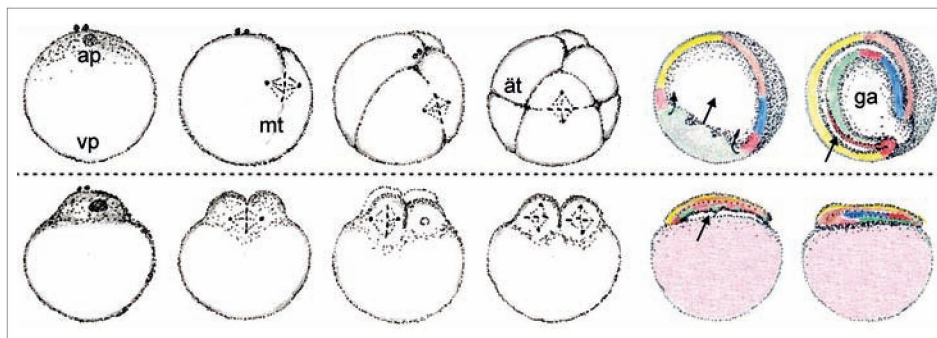


d) Jungfisch circa 80 Stunden nach der Ablage. Herzcoelom (Pericardialcoelom, hc) enthält Vorkammer (vk) und Hauptkammer (hk), Lage und Ausdehnung der Leibeshöhle mit ihren Organen ist durch Dreiecke beschrieben; embryonale Harnblase (eh), Leber (le), Muskelsegmente (mu), Pfeile weisen auf Dotterkapillaren.

Begriffe zur Embryonalentwicklung

Ei: Spezialisierte Zelle von meist kugliger Gestalt. Der Pol mit Plasmaansammlung und Eikern/Richtungskörper ist als animaler Pol der Ursprung für Sinnesorgane und das Nervensystem. Dem animalen Pol (ap) gegenüber liegt der vegetative Pol (vp) mit Dotteransammlung (Ursprung für Ernährung und Wachstum). Die Achse animal-vegetativ legt im Embryo vorne-hinten fest und die Medianebene dorsal-ventral.

Meridionale Teilung (mt): Am animalen Pol beginnend schreitet die Trennung zum vegetativen Pol fort; äquatoriale Teilung (ät): senkrechte Trennung zum Meridian.



Totale Furchung (obere Reihe, z.B. bei Schwämmen, Nesseltieren, Säugetieren u.a.): Das Ei wird in mehr oder weniger gleichförmige Zellen unterteilt. Alle Blastomeren erhalten einen Dottervorrat. Bildung einer Blastomerenkugel mit innerem Hohlraum. Die Blastomeren arrangieren sich oft zu einem Hohlkeim (Blastula, mit Blastocoel, Furchungshöhle, primärer Leibeshöhle (†)) aus einschichtigem Epithel. Die Einstülpung des Hohlkeimes vom vegetativen Pol her führt zur Bildung des Darmsystems (Urdarm, Gastrulation (ga)). Zusätzlich geraten unterschiedliche Organanlagen untereinander in Kontakt. Dies führt zu Wechselwirkungen, welche erst weitere Organisationsstufen entstehen lassen.

Partielle Furchung (untere Reihe, beispielsweise bei Knochenfischen, Haien, Reptilien, Vögeln u.a.): Alle Begriffe der totalen Furchung lassen sich übertragen, jedoch beschränken sich die Zellteilungen auf die Keimscheibe, die der ungeteilten Dottermasse aufsitzt. Die Blastomeren halten an der Basis lange eine offene Verbindung mit dem Dotter. Das Blastocoel entsteht schizogen, d.h. Lücken zwischen den Blastomeren schließen sich sekundär zu einem Hohlraum zwischen Dotter und Blastomeren zusammen. Die Zellen der verschiedenen Blasteme (Keimblätter) liegen geschichtet vor, so dass durch Klüfte eine schichtweise Trennung (Delamination, „Abblätterung“) und Neuordnung zum Keimstreif erfolgt.

Zusammenfassung

In zwölf Tagen vom befruchteten Ei zum Jungfisch: Dank einer praktisch durchsichtigen Eihülle lassen sich die vielfältigen Entwicklungsschritte am lebenden Embryo beobachten – was insbesondere für Kurszwecke vorteilhaft ist.

Literatur

- [1] P. B. Armstrong, Stages in the normal development of *Fundulus heteroclitus*, *Biol. Bull.* 1965, 128, 143–168.
- [2] W. W. Ballard, A new fate map for *Salmo gairdneri*, *J. Exp. Zool.* 1973b, 184, 49–74.
- [3] L. Dimichele et al., The mechanism of hatching in *Fundulus heteroclitus*: Development and Physiology, *J. Exp. Zool.* 1981, 217, 73–79.
- [4] H. E. Hagenmaier et al., Zum Schlüpfprozess bei Fischen. I. Eihüllen, *Experientia*, 1972, Vol. 28, Fasc. 5, 605–606.
- [5] N. H. Hart, Cortical granule exocytosis and cell surface reorganization in eggs of *Brachydanio*, *J. Exp. Zool.* 1980, 213, 137–159.
- [6] S. Heinig, *Epiplatys dageti* (Cyprinodontidae) Embryonalentwicklung, Filme E 2147, E 2148, E 2149, E 2150 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1975.
- [7] S. Heinig, Über die Zelllagenfrüher Entwicklungsstadien von *Epiplatys dageti* (Cyprinodontidae), studiert am lebenden Ei, *Zool. Jb. Anat.* 1979, 101, 537–555.
- [8] O. Hertwig, *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Fischer, Jena, 1906.
- [9] C. W. Huver, The stage of fertilization of the egg of *Fundulus heteroclitus*, *Biol. Bull.* 1960, 119, 320.
- [10] Y. J. Jiang et al., Mutations affecting neurogenesis and brain morphology in the zebra-fish (*Danio rerio*), *Development* 1996, 123, 205–216.
- [11] P. A. Kane et al., The zebrafish epiboly mutants, *Development* 1996, 123, 47–55.
- [12] C. B. Kimmel et al., Origin and organization of the zebrafish fate map, *Development* 1990, 108, 581–594.
- [13] F. Kirschbaum, Untersuchung über das Farbmuster der Zebrafarbe (*Brachydanio rerio*) (Cyprinidae) Teleostei, *Roux' Archiv* 1975, 129–152.
- [14] M. C. Mullins et al., Genes establishing dorsoventral pattern formation in the zebrafish embryo: the ventral specifying genes, *Development* 1996, 123, 81–93.
- [15] R. K. Nelsh et al., Zebrafish pigmentation mutations and the processes of neural crest development, *Development* 1996, 123, 369–389.
- [16] T. Oellacher, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. Cap. III–V, *Z. wiss. Zool.* 1873, 23, 1–115.
- [17] R. Rugh, *Experimental Embryology*. Burgess Publishing Company, 1962.
- [18] R. Siewing, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere*. Verlag Paul Parey, 1969.
- [19] L. Solnica-Krezel et al., Mutations affecting cell fates and cellular rearrangements during gastrulation in zebrafish, *Development* 1996, 123, 67–80.
- [20] J. P. Wourms, The developmental biology of annual fishes. I. Stages in the normal development of *Austrofundulus myersi* Dahl, *J. Exp. Zool.* 1972a, 182, 143–168.

Dank

Frau Dr. Sabine Dietrich und Frau Heike Worth, Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg, danke ich für sachlich-kritische Stellungnahmen und die pflegliche Bearbeitung von Bild und Wort.

Der Autor

Dr. Sigurd Heinig, geb. 1933, Abitur 1954 am Realgymnasium Dillenburg; 1966 Promotion über ein entwicklungsphysiologisches Thema an Grillenembryonen bei Prof. Seidel, Marburg. 1968–1999 wissenschaftlicher Mitarbeiter mit Lehrverpflichtung in Spezieller und Allgemeiner Zoologie, Entwicklungsbiologie und Systematik an der Philipps-Universität Marburg. 30 Jahre meeresbiologische Exkursionen nach Helgoland und Sylt.

Korrespondenz:
Dr. Sigurd Heinig
Meisenweg 11
35 274 Kirchhain