

ISSN 0073-8417

# PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION  
**BIOLOGIE**

SERIE 12 · NUMMER 24 · 1979

FILM C 1188

Entwicklung beim Seeigel  
(*Psammechinus miliaris*)  
II. Gastrulation und Larvenstadien



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

*Angaben zum Film:*

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 106 m, 10 min (24 B/s). Hergestellt 1973–75, veröffentlicht 1976.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus der Biologischen Anstalt Helgoland, Dr. G. UHLIG, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Kamera: H.-H. HEUNERT und B. MILTHALER; Trickherstellung: H. G. GRASKE.

*Zitierform:*

UHLIG, G., und INST. WISS. FILM: Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – II. Gastrulation und Larvenstadien. Film C 1188 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von G. UHLIG, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 12, Nr. 24/C 1188 (1979), 17 S.

*Anschrift des Verfassers der Publikation:*

Dr. G. UHLIG, Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, D-2192 Helgoland.

---

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftlichen Ergänzungen zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film  
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen  
Tel. (05 51) 2 10 34

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

GOTRAM UHLIG, Helgoland, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1188

**Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – II. Gastrulation und Larvenstadien**

Verfasser der Publikation: GOTRAM UHLIG

Mit 7 Abbildungen

*Inhalt des Films:*

**Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – II. Gastrulation und Larvenstadien.** Nach dem Schlüpfen der Blastula erfolgt deren Umformung zur Gastrula. An immobilisierten Schwimmblastulen wird der Gastrulationsprozeß, also die Einwanderung der primären Mesenchymzellen, die Invagination des Urdarms und das Auswandern der sekundären Mesenchymzellen dargestellt. Im Interferenzkontrast-Verfahren (DIK) wird der Ablauf der einzelnen Phasen im Detail demonstriert und durch Trickeinlagen eingehend erläutert. Mit dem DIK-Verfahren gelang es auch, die Bildung und das Wachstum des aus zwei Calcitgranulen hervorgehenden, dreistrahligem Nadelskeletts filmisch zu dokumentieren. Die Umformung der Gastrula zum Prismenstadium und zur Pluteus-Larve wird sowohl am lebenden Objekt, als auch in Trickdarstellung erläutert. Der Film schließt ab mit der Demonstration einer vier Tage alten Pluteus-Larve.

*Summary of the Film:*

**Development in the Sea Urchin (*Psammechinus miliaris*)–II. Gastrulation and Larval Stages.** After the hatching of the blastula follows its transformation into the gastrula. The process of gastrulation—the ingrowth of the primary mesenchymal cells, the invagination of the archenteron and the outgrowth of the secondary mesenchymal cells—is demonstrated on immobilized swimming-blastulae. The differential interference-contrast technique is used to show the different stages of the developmental sequence; they will be explained in detail with the help of animation (trick shots) inserts. With this technique one also succeed in documenting by film the formation and growth of the tri-axial skeletal spicule from two small calcit granula. The transformation of the gastrula into first the prism stage and then the pluteus larva is explained and shown with the help of animations (trick shots) as well as on living specimen. The film concludes with the demonstration of a four days old pluteus larva.

Résumé du Film:

**Développement chez l'oursin (*Psammechinus miliaris*) – IIème gastrulation et stades larvaires.** Après l'éclosion de la blastula se produit sa transformation en gastrula. Le processus de gastrulation, c. à d. l'entrée des cellules primaires du mésenchyme, l'invagination de l'intestin primitif et la sortie des cellules secondaires du mésenchyme, est représenté dans des blastulas flottantes immobilisées. Le déroulement des différentes phases est démontré en détail par la méthode du contraste d'interférence (DIK) et expliqué de manière approfondie par des dessins animés. On a également réussi, par la méthode DIK, à documenter cinématographiquement la formation et la croissance du squelette allongé à trois fuseaux, issu de deux granules de calcium. La transformation de la gastrula en stade prismique et en larve pluteus est expliquée à la fois sur l'objet vivant et par des dessins animés. Le film se termine par la démonstration d'une larve pluteus âgée de quatre jours.

### Allgemeine Vorbemerkungen

Mit der Entdeckung der Grundzüge der Befruchtung am Seeigeli (Besamung und Verschmelzung der Vorkerne bei *Paracentrotus lividus*) leitete OSKAR HERTWIG [7] vor nunmehr 100 Jahren ein neues Kapitel der Entwicklungsbiologie ein. Eine Vielzahl fundamentaler Arbeiten auf den Gebieten der Entwicklungsphysiologie und experimentellen Embryologie unterstreicht die Bedeutung des Seeigelkeimes als gleichermaßen klassisches und modernes Objekt zur Analyse von morphogenetischen, ultrastrukturellen, biochemischen und molekularbiologischen Entwicklungsprozessen (siehe BOOLOOTIAN [2], CZIHAK [3], GUIDICE [4], HÖRSTADIUS [8], ROTHSCHILD [11]).

Die Vorteile des Seeigels als Versuchsobjekt in Lehre und Forschung gründen sich auf eine Reihe methodologischer Eigenschaften, deren wesentlichste sich aus folgender Zusammenstellung ergeben:

- 1) Verschiedene Seeigel-Spezies sind im Küstenbereich vielfach in großen Mengen verfügbar.
- 2) Die Laichzeit einzelner Arten variiert, so daß an unterschiedlichen Orten zu verschiedenen Zeiten befruchtungsfähiges Material verfügbar ist.
- 3) Seeigel sind relativ einfach zu hältern; innerhalb gewisser Grenzen läßt sich die Reifezeit durch Temperaturerhöhung oder -erniedrigung beschleunigen oder verkürzen.
- 4) Eine hohe Ei- und Samenproduktion liefert große Mengen Versuchsmaterial und gewährleistet eine statistische Absicherung von Experimentalserien.
- 5) Nach Abgabe der Geschlechtsprodukte erfolgt die Befruchtung im freien Medium. Entsprechend lassen sich die Eier *in vitro* befruchten oder auch parthenogenetisch aktivieren.
- 6) Die Transparenz der oligolezithalen Eier begünstigt die mikroskopische Beobachtung der Entwicklungsabläufe.
- 7) Konsistenz und Struktur des Seeigelkeims begünstigen mannigfache manipulative Eingriffe.
- 8) Die Entwicklung der Keime verläuft relativ synchron und schnell. Schon nach 1–2 Tagen haben sich junge Larven differenziert.

### Zur Entstehung des Films

Der Seeigelkeim spielt in Forschung und Lehre als Modellobjekt nach wie vor eine sehr bedeutsame Rolle. W. KUHL [9], [12] hat die Entwicklung des Seeigeleies von *Psammechinus miliaris* erstmals kinematographisch dokumentiert und analysiert. Die Herstellung des vorliegenden Lehrfilms entsprach einem allgemeinen Wunsch, die Seeigelentwicklung in einer neuen, dem gegenwärtigen Stand der Technik entsprechenden Form zu präsentieren. Eine verbesserte Aufnahme- und Mikroskopieretechnik – insbesondere die Einführung der nunmehr ausgereiften Differential-Interferenzkontrastmethode nach NOMARSKI (DIK) – lieferten hierfür gute Voraussetzungen. Dabei wurde angestrebt, den Ablauf bestimmter, bisher noch nicht erfaßter Entwicklungsprozesse in ihrer Dynamik sichtbar zu machen.

### Blastula nach dem Schlüpfen

Die gerade aus der Befruchtungsmembran geschlüpfte, kugelförmige Blastula läßt noch keine Polarisierung in Richtung der Eiachse erkennen. Wenig später macht sich eine schwache Verlängerung in Achsenrichtung bemerkbar sowie eine allmähliche Verdickung der vegetativen Blastulawandung (GUSTAFSON and WOLFERT [5]). Am animalen Pol bildet sich ebenfalls eine allerdings schwächere, lokale Zellwandverdickung. Aus ihr wächst der Wimpernschopf hervor, ein als „Apikalorgan“ bezeichnetes, sensorisches Element. Diese Veränderungen geben der Blastula eine etwa birnenförmige Gestalt.

Um die weiteren Entwicklungsabläufe (primäres Mesenchym, Invagination, sekundäres Mesenchym, Skelettbildung) kinematographisch am Einzelobjekt verfolgen zu können, muß die Schwimmblastula festgelegt und immobilisiert werden. Pressung, Einbettung in Gallerten oder zähflüssigen Medien, oder auch Eingrenzung durch enge Netzmaschen führen wegen der hohen Flexibilität der Blastulen kaum zu befriedigenden Resultaten. Mit einer extrem verdünnten Kaliumpermanganat-Lösung (0,0015%) als „Cilienblocker“ konnten die aktiven Blastulastadien für 10–15 Stunden ohne Schädigung ruhiggestellt werden. Optimale optische Bedingungen sind nach Überführung und leichter Pressung in eine Mikrokammer (z. B. ‚rotocompressor‘, siehe HEUNERT und UHLIG [6]) gewährleistet. In der Literatur ist auch eine Methode der Cilientfernung beschrieben: Überführung der Keime in 1 M Natriumazetat oder hypertones Meerwasser, dessen Osmolarität durch NaCl-Zugabe auf das Zweifache des natürlichen Meerwassers erhöht wurde (AUCLAIR and SIEGEL [1]). Überträgt man die Keime wieder in Meerwasser, so regenerieren die Cilien etwa in einer Stunde wieder zur normalen Länge.

### Gastrulation

Die Gastrulation wird bei *Psammechinus* etwa 18 Stunden nach der Befruchtung (ca. 10–11 Stunden nach dem Schlüpfen der Blastula) mit dem Einwandern der primären Mesenchymzellen (Mikromeren) eingeleitet (Abb. 1 a–c). An der Blastocoelwandung apikalwärts entlangkriechend bilden die primären Mesenchymzellen ein

ringförmiges, pseudopodiales Zellmuster. In der Aufsicht (Achse: animal-vegetativ, Abb. 2a-c) ist zu erkennen, daß sich im Mesenchymring von Beginn an zwei exzentrisch verlagerte Aggregate differenzieren, in deren Bereich auch die ektodermale Blastulawandung eine deutliche, regionale Verdickung erfährt (Abb. 2b, c). Die Mesenchymaggregate bilden die organische Matrix für die ersten Skelettnadeln

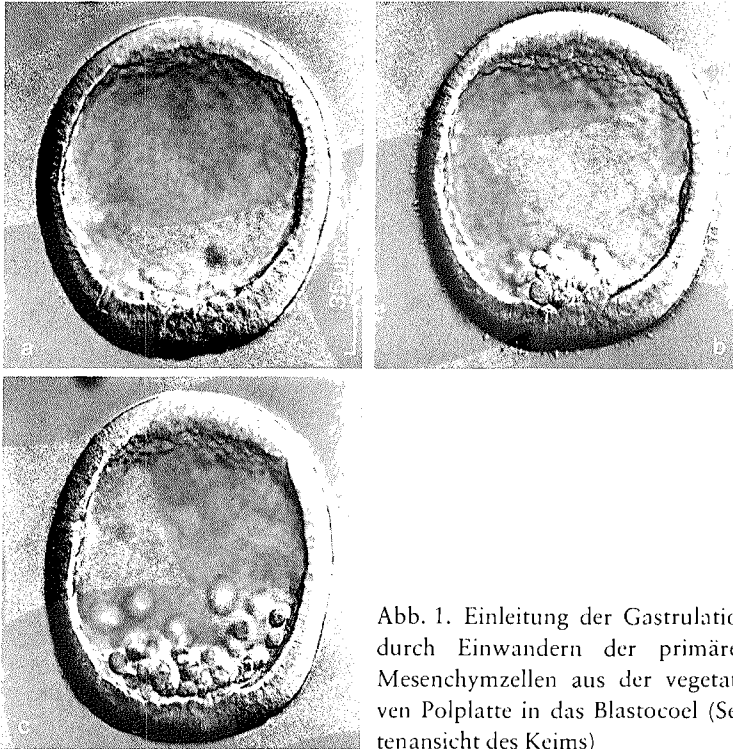


Abb. 1. Einleitung der Gastrulation durch Einwandern der primären Mesenchymzellen aus der vegetativen Polplatte in das Blastocoel (Seitenansicht des Keims)

(OKAZAKI [10]). Ihre exzentrische Verlagerung ist das erste Indiz für die sich nunmehr abzeichnende bilaterale, dorsoventrale Entwicklung des Seeigelembryos. Die Descendenten der im Verlauf der Furchungsteilungen entstandenen animalen und vegetativen Zellkränze ( $an_1$ ,  $an_2$ ,  $veg_1$ ,  $veg_2$ , Mikromeren) manifestieren sich auch in der späteren Blastula in einem vorgegebenen, epidermalen Verteilungsmuster (Abb. 3a). Die Abgrenzung der animalen und vegetativen Bereiche ist histologisch nicht differenzierbar, doch durch umfangreiche Transplantationsexperimente und Vitalfärbungsversuche indiziert (HÖRSTADIUS [8]).

Die Gastrulation erfolgt in zwei Phasen: 1) Invagination der vegetativen Polplatte in das Blastocoel, 2) Auswanderung der sekundären Mesenchymzellen vom Gipfel des invaginierten Urdarms. Nach der Einwanderung der primären Mesenchymzellen besteht die vegetative Polplatte lediglich aus Descendenten des  $veg_2$ -Zellkranzes im

64-Zellenstadium. Das Gastrulationsschema Abb. 3 a–g läßt erkennen, daß die  $veg_2$ -Zellen nach Invagination des Urdarms das Entoderm bilden. Mit fortschreitender Einstülpung wird der Urmundbereich (Hinterseite der Larve) von den Deszendenten der  $veg_1$ -Zellen besetzt (Abb. 3 c, d, f). Am Gipfel des zu einem Drittel invaginierten Urdarms wandern die sekundären Mesenchymzellen als amöboide, pseu-

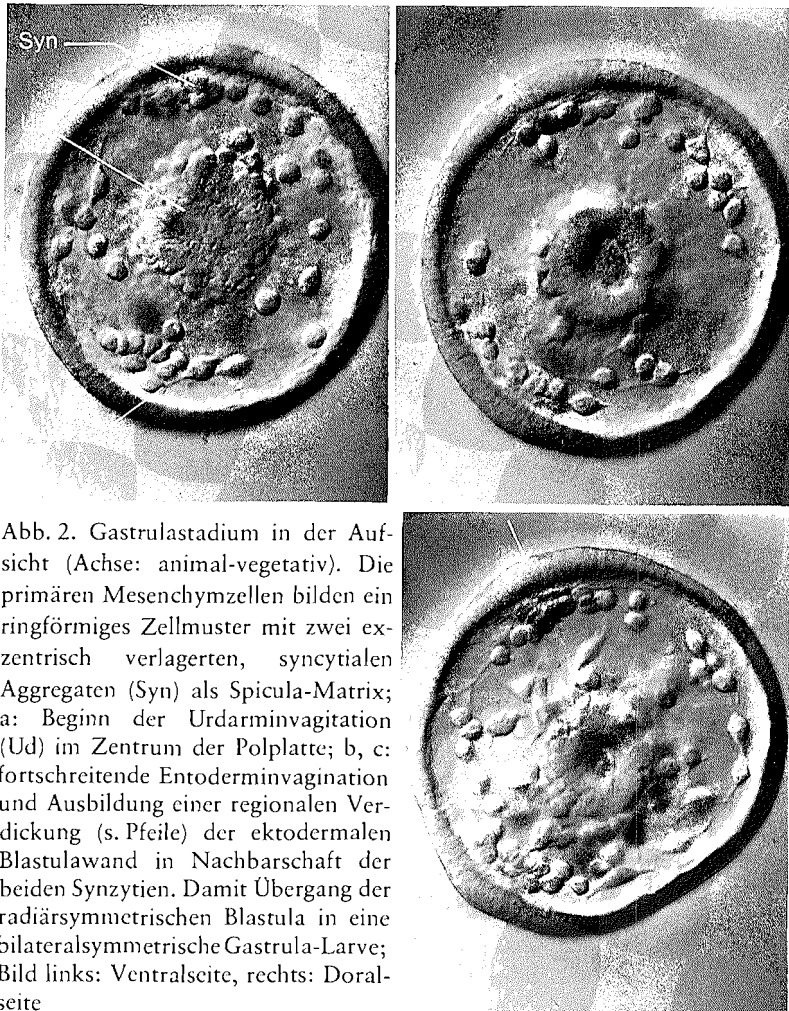


Abb. 2. Gastrulastadium in der Aufsicht (Achse: animal-vegetativ). Die primären Mesenchymzellen bilden ein ringförmiges Zellmuster mit zwei exzentrisch verlagerten, syncytialen Aggregaten (Syn) als Spicula-Matrix; a: Beginn der Urdarminvagitation (Ud) im Zentrum der Polplatte; b, c: fortschreitende Entoderminvagitation und Ausbildung einer regionalen Verdickung (s. Pfeile) der ektodermalen Blastulawand in Nachbarschaft der beiden Synzytien. Damit Übergang der radiärsymmetrischen Blastula in eine bilateralsymmetrische Gastrula-Larve; Bild links: Ventralseite, rechts: Doralseite

dopodiale Zellen aus (Abb. 4 a–d). Sie bilden gegen Ende der Gastrulation am Urdarmdach eine dünnwandige Schicht (Abb. 4d), die sich später zum linken (etwas größeren) und rechten Coelomsäckchen differenzieren (CZIHAK [3]).

Inzwischen haben sich im Zentrum der beiden primären Mesenchymaggregate als Spiculamatrix kleine Magnesium-Calcit-Granulen gebildet, die zu dreistrahligen

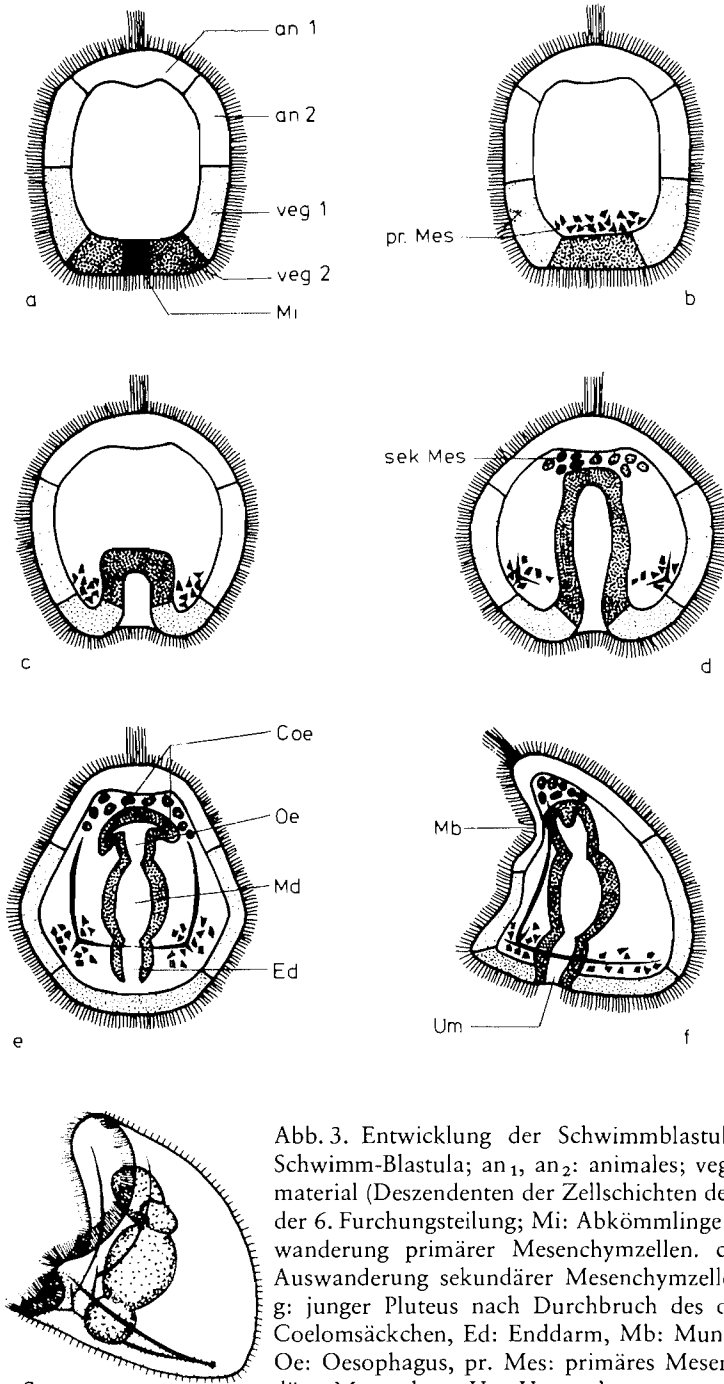


Abb. 3. Entwicklung der Schwimmblastula zur Pluteus-Larve. a: Schwimm-Blastula; an<sub>1</sub>, an<sub>2</sub>: animales; veg<sub>1</sub>, veg<sub>2</sub>: vegetatives Zellmaterial (Deszendenten der Zellschichten des 64-Zellenstadiums nach der 6. Furchungsteilung; Mi: Abkömmlinge der Mikromeren). b: Einwanderung primärer Mesenchymzellen. c, d: Urdarminvagination, Auswanderung sekundärer Mesenchymzellen. e, f: Prismenstadium. g: junger Pluteus nach Durchbruch des definitiven Mundes. Coe: Coelomsäckchen, Ed: Enddarm, Mb: Mundbucht, Md: Mitteldarm, Oe: Oesophagus, pr. Mes: primäres Mesenchym, sek. Mes.: sekundäres Mesenchym, Um: Urmund



Skelettnadeln auswachsen (Abb. 5 a–d). Die drei Strahlen stehen zueinander etwa im Winkel von  $120^\circ$ , wobei einer zum animalen Pol, die beiden anderen jeweils zur Dorsal- und Ventralseite der Larve hinweisen.

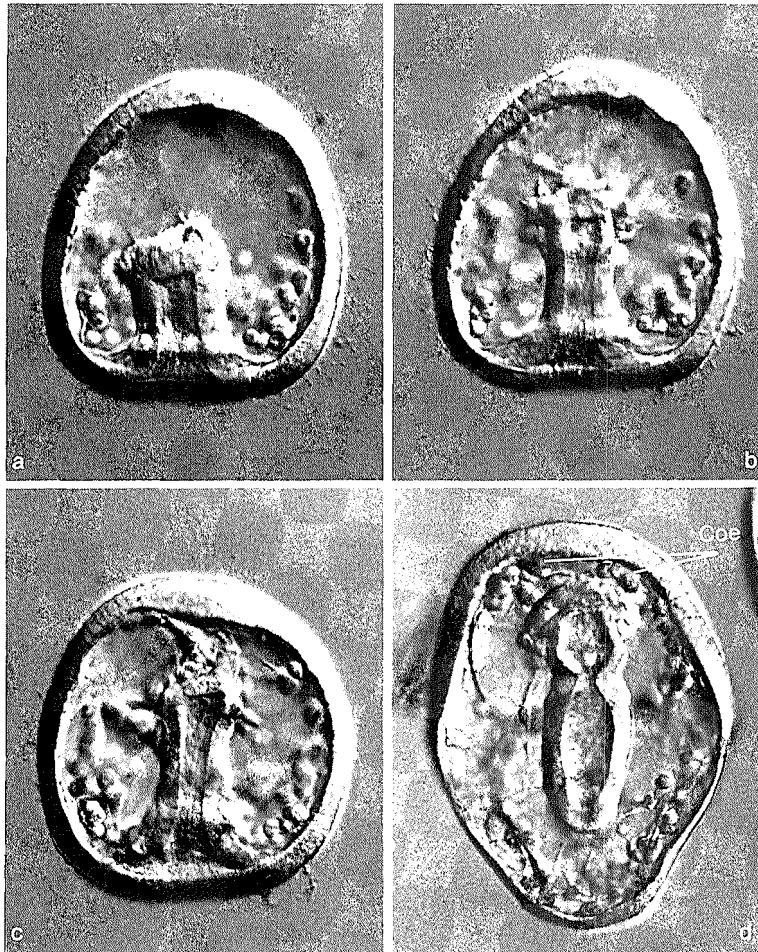


Abb. 4. Urdarmbildung mit Einwanderung der sekundären Mesenchymzellen (a–c) und Volumenvergrößerung der späten Gastrula-Larve (c, d). d: Beginnende Coelomsackbildung (Coe) im Prismenstadium

Nach der 2. Gastrulationsphase vergrößert sich das Volumen der Gastrula-Larve (Abb. 4c, d): Die Ventralseite (später Oralseite) flacht sich ab, die Dorsalseite erfährt durch verstärktes Wachstum eine Abrundung (Abb. 6a und 3e, f). Diese dreieckförmige Gestalt der Larve wird als Prismenstadium bezeichnet.

### Pluteusstadien

Gegen Ende der Gastrulation neigt sich der Urdarm ventralwärts (Abb. 6). Hier bildet die Oralseite des Prismenstadiums eine Mundbucht. Sie besteht aus Descendenten der an  $1$ -Zellschicht (64-Zellenstadium). Ektodermale Mundbucht und entoder-

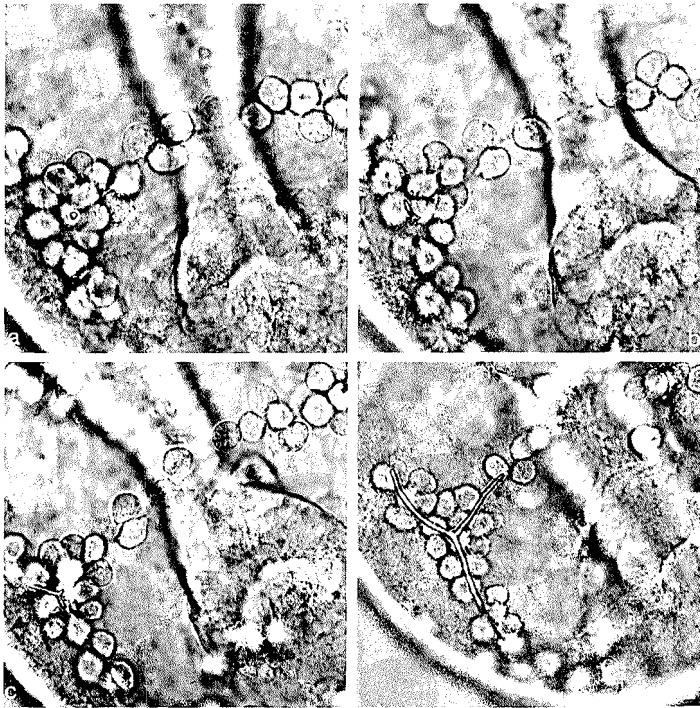


Abb. 5. Bildung und Wachstum einer dreistrahligen Skelettnadel. Die primären Mesenchymzellen bilden die organische Matrix des „Dreistrahlers“. d: späteres Stadium an einem anderen Keim

maler Urdarm verschmelzen miteinander und bilden an der Kontaktstelle den definitiven Mund (Stomodeum) der Pluteuslarve. Die Bezeichnung ‚Pluteus‘ (lat.: Schutzdach) wurde von JOHANNES MÜLLER gewählt, da der Larvenhabitus einem halb geöffneten Regenschirm ähnelt. Kennzeichnend für die Pluteuslarve ist eine starke Veränderung der äußeren und inneren Konturen: Ventral das Auswachsen von zwei längeren Analfortsätzen, dorsal zwei kürzere Oralfortsätze, die Aufteilung des Verdauungstraktes in Oesophagus, Magen und Enddarm, die Abspaltung der Coelomsäcke und das starke Auswachsen des Nadelskeletts.

Der Pluteus schwimmt mit der vierarmigen Oralseite voraus, das zugespitzte, aborale Ende zeigt nach hinten. Er wächst auch ohne Nahrung noch etwas heran, kann sich jedoch nur durch Aufnahme planktischer Mikroorganismen (Diatomeen, Algen etc.) weiter entwickeln. Die Dauer der planktischen Lebensweise bis zu der am Meeresboden ablaufenden Metamorphose zum Seeigel wird in erster Linie durch Temperatur- und Nahrungsbedingungen beeinflusst.



Abb. 6. Übergang vom Prisenstadium (a) zur jungen Pluteus-Larve (b) nach Finsinken der Mundbucht und Durchbruch des definitiven Mundes



Abb. 7. Pluteus-Larve nach 4 Tagen

### Erläuterungen zum Film

#### Wortlaut des gesprochenen Kommentars<sup>1</sup>

*Normale Geschwindigkeit, Zeitraffung 1:360 bis 1:1400*

1. Im Anschluß an die Furchungsteilungen des Seeigeleies erfolgt die Umwandlung der Blastula zur Gastrula. Zur Beobachtung dieses Vorgangs wurden die Objekte festgelegt und die Wimperbewegung blockiert.

Objektfeldbreite 765  $\mu$ m; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

<sup>1</sup> Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film. – Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

2. Der Gastrulationsprozeß wird mit dem Einwandern von Mikromerenmaterial, also Zellen aus dem zentralen Bereich des vegetativen Pols eingeleitet. Im Blastocoel differenzieren sich diese Zellen unter Bildung protoplasmatischer Fortsätze als primäre Mesenchymzellen. Sie breiten sich, an der Blastocoelwandung entlangkriechend, apikalwärts aus. Wenig später setzt die Invagination des Urdarmes ein.

Objektfeldbreite 155 µm; DIK; Aufn.-Freq. 2 B/min

### Phasentrick

3. Zunächst im Schema die Entwicklung der Blastula zur Gastrula. Die allseitig bewimperte Blastula ist aus der Eihülle geschlüpft und zeigt am vegetativen Pol eine Abplattung. Am animalen Pol geht aus einer leichten Epithelverdickung der Wimpernschopf hervor. Die Blastula bildet einen relativ stabilen Hohlkörper, deren innere, als Blastocoel bezeichnete Furchungshöhle mit Gallerte ausgefüllt ist. Die aus den Zellkränzen des 32- bzw. 64-Zellenstadiums hervorgegangenen animalen Keimbereiche sind in gelber Tönung als „animal 1“ und „2“, die vegetativen in grüner Farbe als „vegetativ 1“ und „2“ hervorgehoben. Der rote Bereich markiert die Mikromeren, die vor Beginn der Gastrulation in das Blastocoel einwandern.

Hier differenzieren sie sich im Bereich der vegetativen Polabplattung zu den primären Mesenchymzellen mit langen protoplasmatischen Fortsätzen.

Die Gastrulation beginnt mit einer Invagination des als „vegetativ 2“ bezeichneten Materials. Durch die Einstülpung wird der Urdarm gebildet, dessen Öffnung der Urmund darstellt.

Noch vor Beendigung der Urdarmeinstülpung wandern im Bereich des Urdarmdaches die sekundären Mesenchymzellen in das Blastocoel ein. An der Basis des Urdarmes haben die primären Mesenchymzellen als erste Anlage des Larvenskeletts aus winzigen Calcitkristallen hervorgegangene Dreistrahler gebildet.

4. Hier noch einmal das Austreten der primären Mesenchymzellen aus der verdickten vegetativen Polplatte in starker Vergrößerung.

Das Zellmaterial tritt aus der Polplatte hervor, so als ob pressende Kräfte einwirken und wird ungeordnet in das Blastocoel hinein verlagert.

Objektfeldbreite 60 µm; DIK; Aufn.-Freq. 4 B/min

5. Der Urdarm stülpt sich in das Blastocoel ein. Ist er etwa zu einem Drittel invagiert, wandern die sekundären Mesenchymzellen aus dem Dach des Urdarmes aus. Auch diese Mesenchymzellen zeigen eine amöboide Bewegungsweise und sind mit filamentösen Fortsätzen ausgestattet, mit denen sie sich in der Blastocoelwandung verankern.

Objektfeldbreite 400 µm; DIK; Aufn.-Freq. 2 B/min

6. Hier noch einmal die Gastrulation, jedoch in der Aufsicht auf den Urmund. Zwischen der Wandung und dem zentral gelegenen Urdarmdach befinden sich die bereits ausgewanderten primären Mesenchymzellen. Während sich der Urdarm einsenkt, treten aus dem nunmehr in der Tiefe liegenden Urdarmdach die sekundären Mesenchymzellen aus.

Objektfeldbreite 195 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 1 B/min

7. Im Verlauf der Gastrulation erfährt der Keim durch Abflachung der künftigen Oralregion eine Umformung. Die Kippbewegung des Keimes verdeutlicht diesen Prozeß. Die Larve nimmt damit allmählich eine bilateralsymmetrische Gestalt an.  
Objektfeldbreite 245 µm; DIK; Aufn.-Freq. 2 B/min

8. Aus bestimmten Aggregationen primärer Mesenchymzellen entwickeln sich dreistrahlige Skelettnadeln. Sie bilden die Basis des künftigen Kalkskeletts der Seeigel-larven.

Im späten Gastrulastadium differenzieren sich zu beiden Seiten des Urdarmdaches zwei als linker und rechter Coelomsack bezeichnete mesodermale Ausstülpungen.

Objektfeldbreite 400 µm; DIK; Aufn.-Freq. 2 B/min

9. Die erste Skelettnadelbildung beginnt im Zentrum eines dreiachsigen Synzytiums. Hier wird zunächst ein kleines Körnchen anorganischen Materials produziert. Durch weitere Materialanlagerung, vorgegeben durch die charakteristische Orientierung des Synzytiums, wächst das Körnchen zu einer dreistrahligen Skelettnadel aus. Im Blastocoel befinden sich zu beiden Seiten des Urdarmes je eine Skelettanlage.

Objektfeldbreite 160 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 2 B/min

10. An diesem späten Stadium läßt sich das Längenwachstum der Nadel gut verfolgen.

Objektfeldbreite 125 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 2 B/min

11. Mit der Differenzierung des Coeloms, der sekundären Leibeshöhle, aus den beiden Mesodermfalten am Urdarmdach ist die Gastrulation abgeschlossen. Die Larve hat sich inzwischen zum charakteristischen Prismenstadium umgeformt.

Objektfeldbreite 245 µm; DIK; Aufn.-Freq. 2 B/min

#### Phasentrück

12. Die Umwandlung der späten Gastrula in eine junge Pluteuslarve soll hier im Schema verdeutlicht werden. Die späte Gastrula wächst dorsal stärker aus als ventral und erhält so eine eigentümliche, als Prismenstadium bezeichnete Form. Vom Urdarmdach schnüren sich seitlich als Mesodermfalten zwei Coelomsäcke ab, wobei sich das linke Säckchen etwas stärker als das rechte entwickelt. Der Urdarm erfährt durch regionale Einschnürungen eine dreifache Gliederung in den Oesophagus, Mitteldarm und Enddarm, der über den Urmund nach außen mündet.

In der Seitenansicht wird das verstärkte dorsale Wachstum deutlich. Das Urdarmdach neigt sich der künftigen Ventralseite zu, deren animaler, also gelb getönter Teil das sogenannte Oralfeld bildet. Hier senkt sich eine Mundbucht ein, die wenig später mit dem Urdarmdach verschmilzt.

Bei der jungen Pluteuslarve wird das Oralfeld von einem Flimmerband umsäumt. An der Kontaktstelle zwischen Mundbucht und Oesophagus ist der Durchbruch des jetzt definitiven Mundes erfolgt; der gegenüber liegende Urmund differenziert sich zum After. Die dreifache Gliederung des Urdarmtraktes tritt jetzt noch stärker in Erscheinung.

13. Die Aufteilung des Urdarms läßt sich an diesem Prismenstadium deutlich erkennen. Links im Bild der Oesophagus, daran anschließend der Mitteldarm und rechts

mündet der Enddarm über den Urmund nach außen. Das Nadelskelett erstreckt sich bereits über die ganze Länge der Larve.

Objektfeldbreite 400 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 2 B/min

14. Die sich jetzt einsenkende Mundbucht verschmilzt mit dem Urdarmdach. Danach bricht der definitive Mund durch, während der Urmund zum After wird. – Dieser Vorgang ist ein charakteristisches Merkmal in der Entwicklung der Deuterostomier.

Objektfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

15. Diese jungen Plutei zeigen bereits die Anlagen der vier Fortsätze, die das Mundfeld begrenzen.

Objektfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

16. Bei älteren Pluteuslarven haben sich diese Fortsätze armartig verlängert. In der Seitenansicht zeichnet sich im Inneren deutlich der Verlauf des Darmtraktes ab: Mund – Oesophagus – Magen – Darm und After.

Objektfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

17. Die beiden dorsalen Fortsätze verlaufen annähernd parallel und sind durch eine Ektoderm lamelle miteinander verbunden. Die zwei gegenüberliegenden ventralen Arme stehen frei und divergieren.

Objektfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

18. Bei dieser etwa vier Tage alten Pluteuslarve werden im Innern bereits die zur Metamorphose führenden Prozesse eingeleitet. Erst nach 5 bis 6 Wochen ist die Entwicklung zum jungen Seeigel abgeschlossen.

Objektfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/min

### English Version of the Spoken Commentary<sup>1</sup>

*Normale Geschwindigkeit, Zeitraffung 1:360 bis 1/1400*

(Normal speed, quick motion 1:360 to 1:1400)

1. After the cleavage divisions of the sea urchin egg follows the transformation of the blastula to the gastrula. To observe this process the specimens had to be immobilized and the ciliary movement blocked.

2. Gastrulation begins with the migration of micromere material, that is, cells from the central area of the vegetal pole. Within the blastocoel, these differentiate to primary mesenchyme cells while producing protoplasmic processes. They spread out apically by creeping along the walls of the blastocoel. Not long afterwards, the invagination of the archenteron begins.

3. First a schematic representation of the development from blastula to gastrula. The totally ciliated blastula has escaped from the fertilization membrane and has become flattened at the vegetal pole. At the animal pole a tuft of cilia projects from an epithelial thickening. The blastula is a relatively stable hollow sphere with an interior cavity, the blastocoel, filled with gelatinous substances. The animal germ layers „1“ and „2“, which originated in the cellular tiers of the 32 and 64-blastomere stages are coloured yellow, the „vegetal tiers 1“ and „2“ are coloured green.

<sup>1</sup> The headline in *italics* corresponds with the subtitle in the film.

The red area indicates the micromeres, which are displaced into the blastocoele before the onset of gastrulation.

Here, in the region of the flattened vegetal pole, they are differentiated into the primary mesenchyme cells with their long protoplasmic processes.

Gastrulation begins with the invagination of the material denoted as "vegetal 2". The infolding gives rise to the primitive intestine cavity, the archenteron, the external opening of which is the blastopore.

Before archenteron formation has been completed, secondary mesenchyme cells are already migrating to the roof of the archenteron in the blastocoele. At the base of the intestine the primary mesenchyme cells are already laying down the rudimentary larval skeleton in the form of three-pointed spicules originating from calcareous crystals.

4. Here once again under higher magnification the migration of the primary mesenchyme cells from the thickened polar plate.

The cells issue from the vegetal pole as if they were being subjected to pressure, and they are then displaced into the blastocoele in disorderly fashion.

5. The archenteron folds itself into the blastocoele. When it is about one third invaginated, the secondary mesenchyme cells migrate from the roof of the primitive intestine. These mesenchyme cells also exhibit amoeboid movements and are provided with filamentous processes with which they attach themselves to the walls of the blastocoele.

6. Gastrulation viewed this time from the blastopore side. Between the walls and the centrally located archenteron roof are the primary mesenchyme cells that have already migrated. As the archenteron invaginates the secondary mesenchyme cells emerge from the now deeply depressed archenteron roof.

7. During the course of gastrulation, the appearance of the larva is changed by a flattening in the area of the presumptive stomodeum. This can be seen more clearly as the larva is tilted. It is gradually assuming bilateral symmetry.

8. From particular aggregations of primary mesenchyme cells the three-pointed skeletal spicules are secreted. They form the rudimentary calcareous skeleton of the sea urchin larva.

During the late gastrula stage, two mesodermal outpocketings appear on either side of the archenteron roof. They are known as the left and right coelomic sacs.

9. The first skeletal spicules are produced at the centre of a tri-axial syncytium. First, a grain of inorganic matter is laid down. The shape of the syncytium determines the accretion pattern of further layers, until the characteristic tri-radiated spicules are recognizable. There is one skeletal rudiment on either side of the archenteron in the blastocoele.

10. The longitudinal growth of the spicules can be followed very clearly at this late stage.

11. The differentiation of the coelom, the secondary body cavity, from the two mesoderm folds at the roof of the archenteron completes gastrulation. The larva has meanwhile assumed its characteristic prismoidal appearance.

12. The transformation of the late gastrula to a young pluteus larva is demonstrated schematically. The late gastrula grows faster dorsally than ventrally, thereby

taking on a prismoidal appearance. Two mesodermal outpocketings bud off from the archenteron roof, the left sac developing more noticeably than the right. The archenteron becomes differentiated into three regions by constriction: the oesophagus, the stomach, and the intestine opening at the blastopore.

Viewed laterally, the more active dorsal growth is apparent. The archenteron roof arches down towards the future ventral aspect, the animal part of which, coloured yellow, will form the so-called oral field. An oral depression appears, which soon merges into the archenteron roof.

In the young pluteus larva of the oral field is girdled with ciliated bands. At the point of contact between the oral depression and the oesophagus, the definitive mouth is now formed. The opposed blastopore now becomes the anus. The three regions of the larval intestine can now be recognized more clearly.

13. The divisions of the archenteron can now be seen very clearly at this prism stage. To the left is the oesophagus, followed by the stomach and on the right the intestine emerging at the blastopore. The skeletal rods now extend along the whole length of the larva.

The oral depression now unites with the archenteron roof. Then the definitive mouth opens up, while the blastopore becomes the anus.

This process is characteristic of the morphogenesis of the Deuterostomia.

These young pluteus larvae already have the rudiments of the four processes which delimit the oral field.

16. In older pluteus larvae, these rudiments extend as arms.

From the side, the interior organization of the intestine is clearly visible: mouth-oesophagus-stomach-intestine and anus.

17. The two dorsal arms are almost parallel, being connected by an ectodermal lamella. The two opposed ventral arms are free and divergent.

18. In this roughly four-days-old pluteus larva the inner processes leading to metamorphosis have already been initiated. Not until five or six weeks have elapsed is the development to the young sea urchin complete.

## Literatur

Eingehendere Literaturangaben in den unter [2], [3], [4], [8] und [11] zitierten Publikationen)

- [1] AUCLAIR, W., und B. W. SIEGEL: Cilia regeneration in the sea urchin embryo: evidence for a pool of ciliary proteins. *Science* **154** (1966), 913-915.
- [2] BOOLOOTIAN, R. A.: *Physiology of Echinodermata*. (Interscience Publ.) New York 1966.
- [3] CZIHAK, G.: *The sea urchin embryo-biochemistry and morphogenesis*. Berlin 1975.
- [4] GUIDICE, G.: *Developmental biology of the sea urchin embryo*. New York 1973.
- [5] GUSTAFSON, T., and L. WOLPERT: Cellular mechanism in the morphogenesis of the sea urchin larva. Change in shape of cell sheets. *Exp. Cell Res.* **27** (1962), 260-279.
- [6] HEUNERT, H.-H., und G. UHLIG: Erfahrungen mit einer neuen Kammer zur Lebendbeobachtung beweglicher Mikroorganismen. *Research Film* **5** (1966), 642-649.



- [7] HERTWIG, O.: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des thierischen Eies. I. Morph. Jb. 1 (1875), 347–434; II. *ibid.* 3 (1877), 1–86; III. *ibid.* 4 (1878), 156–213.
- [8] HÖRSTADIUS, S.: *Experimental Embryology of Echinoderma*. Oxford 1973.
- [9] KUHL, W.: Neue Ergebnisse zur Cytomechanik der Befruchtung und Furchung des Eies von *Psammechinus miliaris* GMEL. Zool. Zt. (Abt. Anat. Ontog. Tiere) 70 (1950).
- [10] OKAZAKI, K.: Skeleton formation of sea urchin larvae. II. Organic matrix of the spicule. *Embryologia* 5 (1960), 283–320.
- [11] ROTHSCHILD, Lord: *Fertilization*. New York 1956.

#### **Filmveröffentlichungen**

- [12] KUHL, W.: Die Entwicklung des Seeigel-Eies (*Psammechinus miliaris* GMEL). Film C 382 der Reichsanstalt für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht, Berlin 1941. Publikation von W. KUHL, Berlin 1941, 30 S.
- [13] UHLIG, G., und INST. WISS. FILM: Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – I. Befruchtung und Furchung. Film C 1187 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von G. UHLIG, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 12, Nr. 23/C 1187 (1979), 19 S.

#### **Abbildungsnachweis**

Abb. 3: Zeichnung D. ПАКМОHR; Abb. 1, 2, 4–7: Einzelbilder aus dem Film.