



Embryonalentwicklung des Knochenfisches *Epiplatys dageti*, Cyprinodontidae

Sigurd Heinig

Die Begleitpublikation zum Film E 2150

„Epiplatys dageti (Cyprinodontidae) - Embryonalentwicklung, Blutkreislauf“

von Sigurd Heinig besteht aus 2 Teilen:

dem Text zur Filmveröffentlichung aus dem Jahr 1976

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

IWF
WISSEN UND MEDIEN
KNOWLEDGE AND MEDIA

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 2150/1976

Epiplatys dageti (Cyprinodontidae)
Embryonalentwicklung, Blutkreislauf

Mit 4 Abbildungen

GÖTTINGEN 1976

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Epiplatys dageti (Cyprinodontidae) Embryonalentwicklung, Blutkreislauf

S. HEINIG, Marburg

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Eingehende Kenntnisse über die Genese des Herzens bei den Teleosteen existieren nur von Salmoniden (HERTWIG [5]; OELLACHER [11]; SOBOTTA [13]; SWAEN u. BRACHET [15], [16]; WENKEBACH [17], [18]; ZIEGLER [21], [22], [23]. Daneben bestehen Arbeiten über andere Arten, die aber die Untersuchungen an Lachs und Forelle nicht erweitern. Auf Grund der zitierten Arbeiten scheint die Herzentwicklung bei Salmoniden wie folgt abzulaufen. Am Forellenembryo mit ca. 7 Urwirbeln sondern sich die Mesodermstreifen in Ursegmente und Seitenplatten. Die einheitlichen Seitenplattencoelome erfahren eine Trennung in Kopfcoelom (Parietalhöhle) und Rumpfcoelom (Peritonealhöhle), ein Modus, der für alle höheren Wirbeltiere gilt.

In dem Maße, wie der Embryo neue Somiten sproßt, entsteht im Grenzbereich Somit — Seitenplatte ein neuer Zelltyp (in der Anlage paarig), welcher aus dem Mesoblast ausschert und später als einheitlicher Zellstrang zwischen Chorda und Darmanlage liegt: die intermediäre Zellmasse (OELLACHER [11]). Dieses Zellmaterial wird als Ausgangsmaterial für Aorta, Cardinalvene und Blutzellen beschrieben. Im Kopfbereich tritt eine ähnliche, zunächst paarige, Zelldifferenzierung im Bereich des visceralen Blattes des Pericardialcoeloms auf. Diese Zellen wandern zum größten Teil ventral unter den Vorderdarm und bilden median, rechts und links von den nachrückenden Pericardialcoelomen begrenzt, den Vorläufer des Endothelrohres (Endocard).

Kann für den intermediären Zellstrang des Rumpfes die mesodermale Herkunft als sicher gelten, sind an der Bildung des Endocards wahr-

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 20 u. 21. — Mit Unterstützung des SFB Marburg, Zelldifferenzierung und Zellenergetik.

scheinlich auch Zellen des Entoblasts beteiligt (NÖLDECKE [10]). Bei der Bildung des Endocards bleiben einige Zellen übrig. Diese restlichen Zellen wandern zwischen Dottersynzytium und visceralem Blatt des Pericardialcoeloms auf den Dottersack aus (WENKEBACH [17], [18]). Den zum Rohr umgeformten Endocardzellen legen sich rechts und links die Pericardialcoelome an, nehmen an ihren medianen Rändern an Dicke zu und lagern unter vorübergehender Mesenterienbildung das Epimyocard dem Endothelschlauch auf. So entsteht die schräg nach vorne aufsteigende Herzanlage in einer einheitlichen Pericardialhöhle. Die einsetzenden Herzkontraktionen treiben zunächst einen Flüssigkeitsstrom durch die Gewebelücken, bis nach Schluß des Gefäßsystems die Blutzellen zirkulieren.

Dank der guten Durchsichtigkeit und mit Hilfe der Interferenzphasenkontrasttechnik lassen sich bei *Epiplatys* diese Vorgänge am lebenden Objekt studieren. Besonders eindrucksvoll aber sind die vielfältigen Zellvorlagerungen, die schließlich zur Bildung des Embryos führen.

Während der Epibolie und der anschließenden Ausbildung der Körpergrundgestalt konzentrieren sich zwar die Zellen unter der ektodermalen Deckschicht, ein großer Teil der Zellen kriecht dagegen weiter auf dem Dottersynzytium einher, andere wandern aus dem Embryo wieder auf den Dottersack aus (HEINIG [24], [25]). Dadurch ist es nur bedingt möglich, definitiv Aussagen über die Herkunft der einzelnen Zellen zu machen, die am Aufbau des einen oder anderen Organs beteiligt sind.

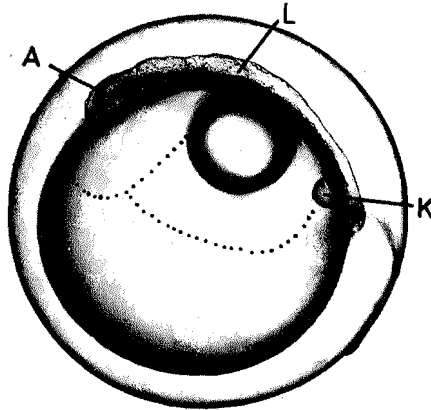
Am Embryo von *Epiplatys* mit ca. 7 Somiten haben sich seitlich und vor dem Kopf unter Abhebung der Deckschicht vom Dottersynzytium zwei Blasen gebildet, eine Vielzahl amöboider Zellen enthaltend, die zum Teil trabekelähnliche Verbindungen zwischen Deckschicht und Dotteroberfläche errichten (Abb. 1). Diese Aufwölbungen nehmen ca. $\frac{1}{4}$ der Eioberfläche ein, indem ihre äußeren Begrenzungen ungefähr in Höhe des Mesencephalons seitlich in einem Bogen über den Dottersack bis weit vor den Kopf ziehen (Abb. 1). Median in Verlängerung der Körperachse über den Kopf hinaus liegt die Deckschicht dem Dotter fest auf.

Die Herzanlage ist als langgestrecktes Zellareal zu erkennen, welches vor dem 1. Somitenpaar beginnend, sich bis in die Mitte des Mesencephalons erstreckt (Abb. 2).

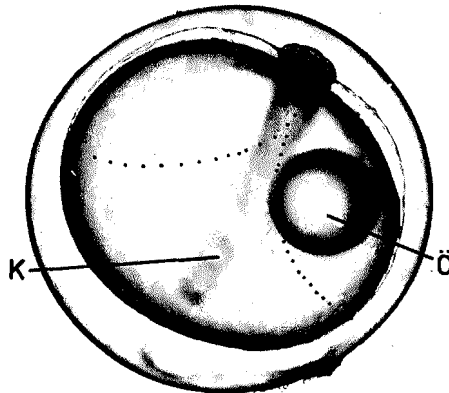
Im Laufe der weiteren Entwicklung rücken die paarigen Herzanlagen mediad und bilden ein leicht nach vorne oben aufsteigendes Rohr. Allmählich kippt das venöse Herzende craniad, um unter weiterer Verlagerung der gesamten Herzanlage bis weit vor den Kopf zu reichen. Parallel zu diesen Veränderungen haben sich die oben beschriebenen Höhlungen vor dem Kopf vereinigt, ihr Lumen verkleinert und liegen hufeisenförmig um die äußere Pericardialwandung. Dadurch hebt sich der Kopf vom Dotter ab und es entsteht Platz für die vorrückende Herz-

Abb. 1a.

Dargestellt ist ein Embryo mit ca. 9 Somitenpaaren in Seitenansicht. Die eingetragenen Punktreihen sollen die ungefähre Begrenzung derjenigen Areale markieren, in denen sich das Ektoderm vom Dottersynzytium abgehoben hat und verstärkt von amöboiden Zellen unterwandert ist. Der um den Kopf gelegene Bereich hebt sich besonders weit vom Dotter ab



b. Frontalansicht des Embryos aus Abb. 1a, um die Aufwölbung der Blasteme im Kopfbereich zu demonstrieren



A: Augenanlage; K: Kupffersche Blase hinter der Bildebene;
L: Labyrinthplakode; Ö: Oeltropfen

anlage. In den erwähnten hufeisenförmigen Raum eröffnen sich die Dottergefäße ebenso wie das sekundär craniad verlagerte venöse Herzende. Schließlich verschwindet die Höhlung vollends, und das Herz erhält direkten Anschluß an die Dottergefäße.

Die beschriebenen blasigen Aufwölbungen bildet ARMSTRONG auch für *Fundulus* ab und bezeichnet sie als Vorläufer der Pericardialcoelome. Aufgrund der Herz- und Gefäßanordnung dürften bei *Epiplatys* und *Fundulus* die Höhlen vergleichbare Bildungen sein: kopfwärts reichende

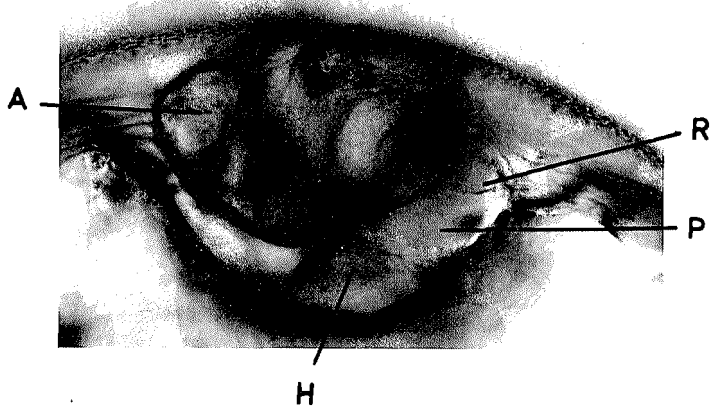
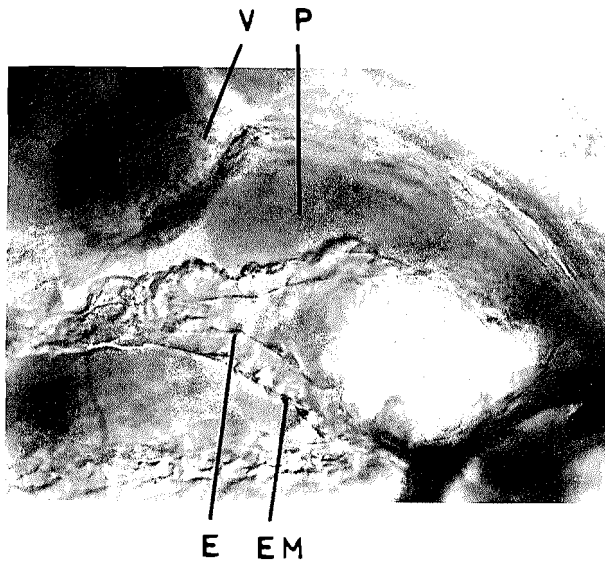
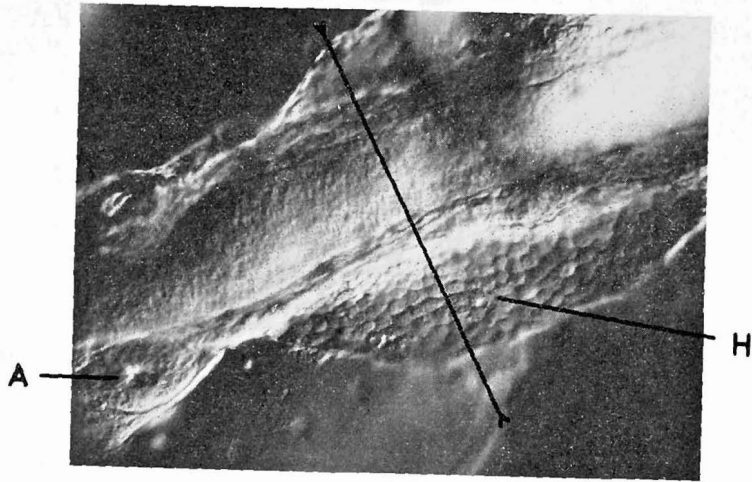


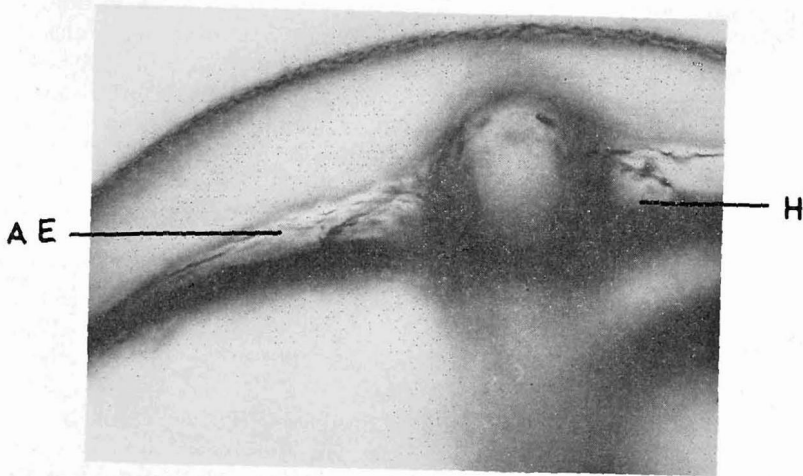
Abb. 2a. Kopfansicht eines Embryos mit wohlentwickeltem Blutkreislauf, ca. 3 Tage alt



b. Längsschnitt durch die Herzanlage eines ca. 2½ Tage alten Embryos. In der großen Pericardialhöhle liegt der Herzschlauch; rechts ist vorne



c. Dorsalansicht eines ca. 2 Tage alten Keimstreifs. Die primären Hirnbläschen gliedern sich soeben ab. Rechts und links des Rumpfes die Herzanlage, welche hinter den Augenblasen beginnt und caudad bis zu den Labyrinthplakoden reicht



d. Abgebildet ist ein optischer Schnitt des Embryos aus Abb. 2c in Höhe der eingezeichneten Markierung

A: Auge; AE: Vorläufer des Pericardialcöloms; E: Endocard; EM: Epimyocard; H: Herzanlage; P: Pericardialcölom; R: Rest der vor dem Kopf gelegenen Aufwölbungen des Ecto- und Mesoblasten; V: Vorderkopf

Ausläufer des Rumpfmesoblasten. Keinesfalls aber sind es die Anlagen der Pericardialcoelome, da diese aus einem Areal zwischen dem 1. Somitenpaar und dem Mesencephalon hervorgehen.

Bei *Epiplatys* ist das Herz in der Anlage immer mehr oder weniger weit nach links verschoben. WENKEBACH [18] bildet einen ca. 12 Tage alten Embryo von *Belone* ab, welcher die gleiche Linksverlagerung aufweist.

Kann man zwischen intermediärer Zellmasse, Blutzellen und Gefäßen im Embryo recht gut eine Beziehung herstellen, ist eine genaue Aussage über die Herkunft der Dottersackgefäße nur schwer möglich.

So spricht MOLLIER (in HERTWIG [5]) vom mesoblastfreien Dottersack-synzytium und nach WENKEBACH [18] gelangen bei den Salmoniden Zellen aus dem Kopfbereich auf den Dottersack, um hier am Aufbau der Gefäße beteiligt zu sein.

Bei *Epiplatys* ist im Gegensatz zu diesen Angaben zu beobachten, daß im Zuge der Epibolie Zellen zwischen Dottersynzytium und Deckschicht zurückbleiben, der Dottersack also nicht mesoblastfrei ist, vorausgesetzt, man könnte eine genetische Beziehung zwischen dem epithelialen Mesoblasten des Rumpfes und den freien Zellen auf dem Dotter herstellen.

Aus dem Bereich der Labyrinthplakoden — hier treten später die Ductus cuvieri auf den Dotter über — und der Stelle, wo die Arteria caudalis auf den Dotter überwechselt, kann man schon sehr früh mehr oder weniger durchgehende Zellzüge über den Dotter sich erstrecken sehen.

Aus den freien Zellen und Zellsträngen entstehen bei *Epiplatys* nach den vorliegenden Aufnahmen die Gefäße des Dottersackes, in dem offensichtlich intracellulär Lumina entstehen, die apikal weiterwachsen und Verbindungen mit anderen Gefäßen aufnehmen können (Abb. 3). Im zunächst recht lockeren System von Intercellularen und in Entstehung begriffenen Gefäßen strömt zunächst eine zellfreie Flüssigkeit, erkenntlich an mitgeführten kleinsten Partikeln.

Wenn das Blutgefäßsystem geschlossen ist, tauchen bald die ersten embryonalen Blutkörperchen auf, die sich oft in noch blinden Gefäßen fangen und hier unter Umständen sekundär außerhalb der Gefäße zu liegen kommen (Abb. 3).

Bei *Epiplatys* stammen (Abb. 3) die Blutzellen aus der intermediären Zellmasse, welche sich ungefähr von der Begrenzung der Labyrinthplakode bis zum Rumpfe erstreckt. Bevor der Blutkreislauf geschlossen ist und die Blutzellen noch nicht zirkulieren, kann man an rhythmischen Bewegungen, bedingt durch die Herztätigkeit, erkennen, daß die Blutzellen sich im vorderen Bereich aufgaben: sie reichen während ihrer Genese offensichtlich in die Aortenbögen.

Im Gegensatz zu dieser klassischen Genese der Blutzellen aus der intermediären Zellmasse zeigt COLLE-VAN DE VELDE [2], [3]) mittels histochemischer Untersuchungen, daß bei *Lebistes reticulatus* sich die Blutzellen schon während der Epibolie im Randwulst differenzieren. Bei

Pterophyllum scalare treten die ersten Blutzellen kurz nach Verschluss des Blastoporus im Bereich des Terminalknotens auf (COLLE-VAN DE VELDE, [4]). Dieser Modus der Blutzellenbildung erinnert an die Vorgänge bei den übrigen Wirbeltiergruppen, wo die Blutzellen im peripheren Mesoblasten entstehen.

Sobald das Gefäßsystem geschlossen ist, verlassen die Blutzellen bei *Epiplatys* insgesamt ihre Bildungsstätte und strömen über die Vena vitellina media, in der Arteria caudalis ihren Ursprung nehmend, in den Gefäßbahnen zum Sinus venosus hin. Für kurze Zeit kann diese einfache Art der Zirkulation beibehalten werden. Dann aber erfolgt die Versorgung des Kopfes mit Blut und Rückfluß des venösen Blutes über die vorderen Cardinalvenen zum Ductus cuvieri. Die beiden Ductus cuvieri werden als nächste Gefäße in Betrieb genommen. Dabei hat der linke Bogen immer einen verstärkten Blutdurchfluß. Ähnlich ist bei *Belone* (WENKEBACH [18] und *Fundulus* (ARMSTRONG [1]) das Blutgefäßsystem des Dottersackes angelegt.

Auf die Linksverlagerung des Herzens wurde schon hingewiesen. Im Zusammenhang mit der Tatsache, daß bei der Forelle von den Fortsetzungen der Vena subintestinalis, den paarigen Randvenen, auf späterem Entwicklungsstadium die Rechte reduziert wird, und daß bei *Salmo salvelinus* und *S. fario* oft nur die linke Dottervene zur Entwicklung kommt, scheint bei Knochenfischen die linke Körperseite in irgendeiner Art bevorzugt zu sein (HOCHSTETTER [7], ZIEGENHAGEN [19], [20]).

Ebenso beschreibt ZIEGLER [21], [22] für *Perca* (LASKAR [9]) nur die Ausbildung der linken Randvene.

Ductus cuvieri und die Vena vitellina verbinden sich im nachhinein über ein reich verzweigtes Dottergefäßsystem, welches sowohl dem Gasaustausch als auch dem Dotterabbau dient (KUNZ [8], PORTMANN [12]).

In der Abb. 4 sind die funktionstüchtigen Gefäße dargestellt, wie sie kurze Zeit nach Beginn der Blutzirkulation vorliegen.

Daß tatsächlich auch andere Gefäße im Körper des Embryos ausgebildet sind, zeigt folgender Versuch: Durch Pressung des Eies wurde verhindert, daß das Blut seinen Weg über die Vena vitellina nehmen konnte. Darauf floß das Blut in einem Körpergefäß craniad, das sich im vorderen Rumpfbereich aufspaltet, um in die Ductus cuvieri einzumünden: Offensichtlich die hinteren Cardinalvenen, die unter diesen „Zwangsbedingungen“ Blut leiten konnten.

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

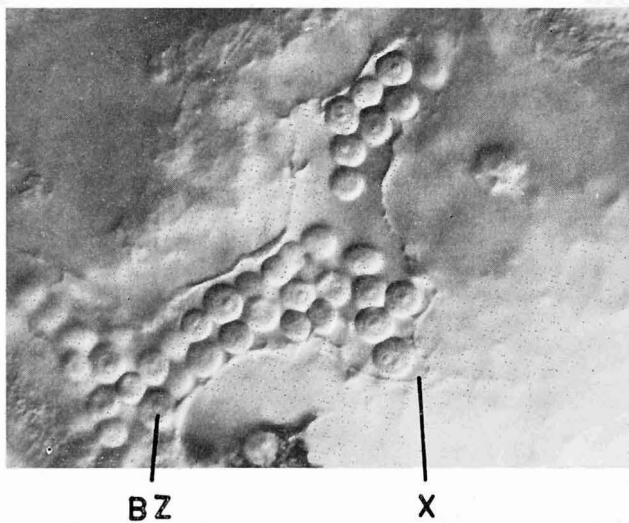
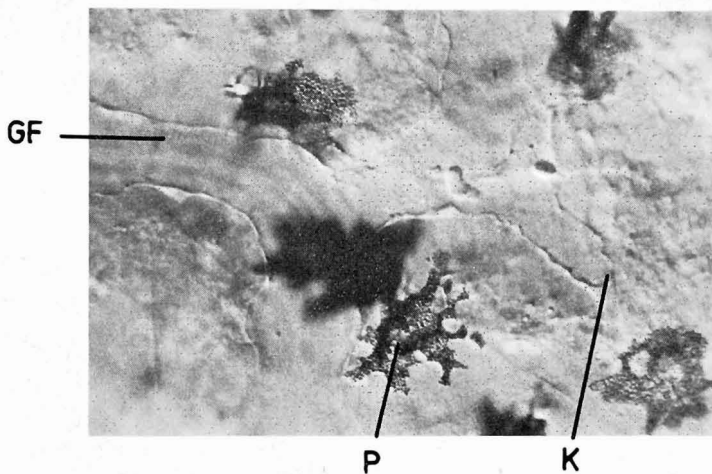
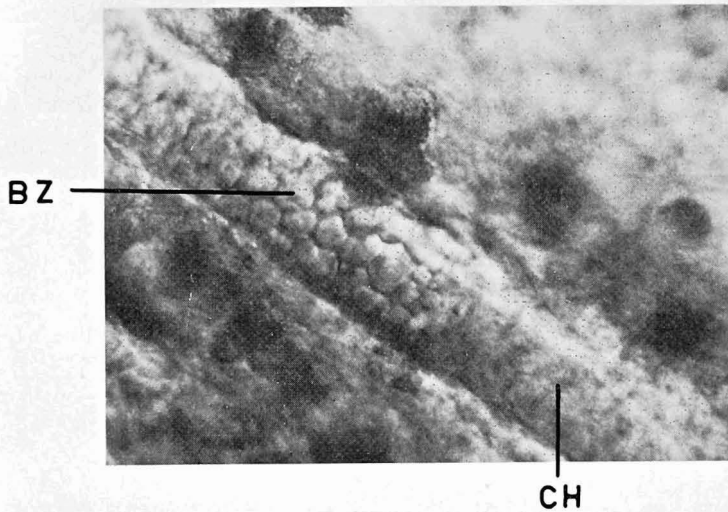


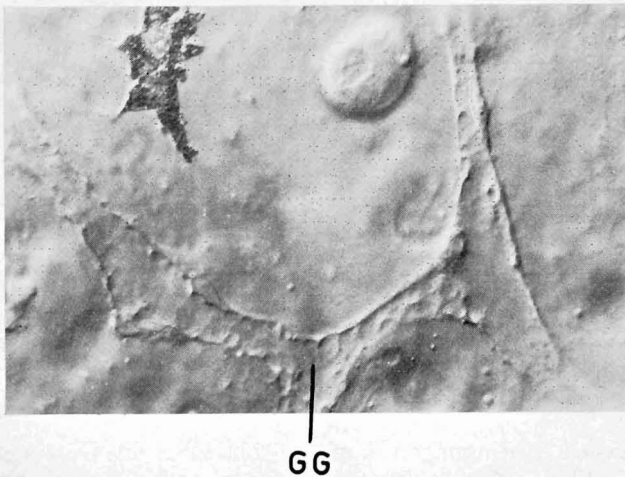
Abb. 3a. Zu Beginn der Blutzirkulation können sich Blutzellen in blind geschlossenen Gefäßen des Dottersackes sammeln. Beim weiteren Wachstum solcher Gefäße gelangen oft Blutzellen sekundär in die Gewebslücken der Dottersackepithelien



b. Auf dem Dottersack vorwachsende Kapillare



c. Dorsalansicht eines ca. 2 $\frac{1}{2}$ Tage alten Embryos. Eingestellt ist auf die Zone der intermediären Zellmasse. Die Abbildung gibt einen Ausschnitt kurz hinter dem Rhombencephalon wieder; links ist hinten



d. Auf dem Dottersack gelegene Zellstränge bilden Lumina mit zunächst unregelmäßiger Begrenzung aus

BZ: Blutzellen; CH: Chorda; GF: funktionstüchtiges Gefäß; GG: Gefäß in statu nascendi; K: vorwachsene Kapillare; P: Pigmentzelle; X: an solchen Stellen können Blutzellen sekundär auf den Dottersack übertreten

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.

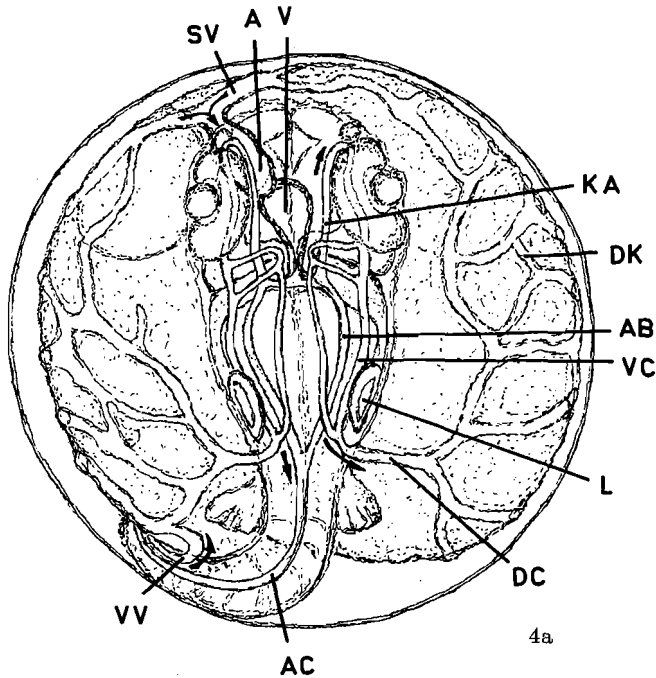


Abb. 4. In einer Aufsicht (a) und einer Seitenansicht (b) sind die funktions-tüchtigen Gefäße eines ca 3 $\frac{1}{2}$ tägigen Embryos dargestellt. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden nicht eingezeichnet: Pigmentzellen, Organe des Verdauungstraktes, Rückenmark und Chorda (Abb. 4a)

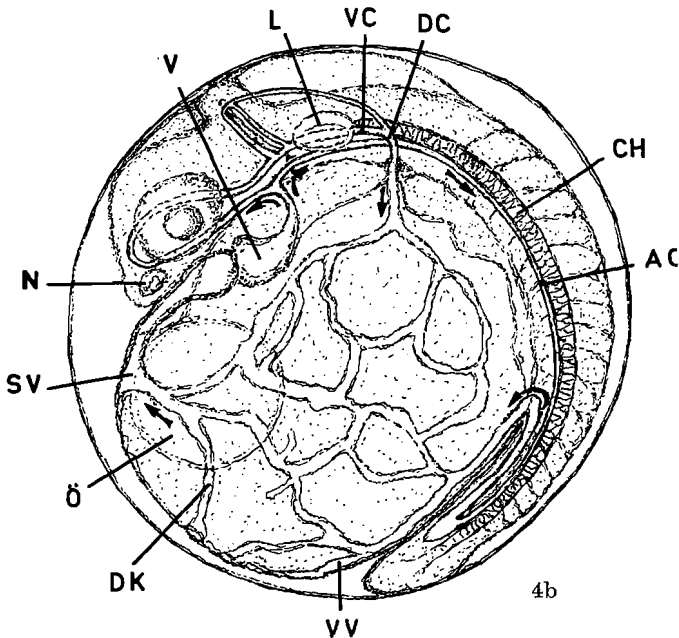
A: Atrium; AB: Aortenbogen; AC: Arteria caudalis; CH: Chorda; DC: Ductus cuvieri; DK: Dotterkapillaren; KA: Kopfarterie; L: Labyrinthplakode; N: Nasenanlage; Ö: Öltropfen; SV: Sinus venosus; V: Ventrikel; VC: Vordere Cardinalvene; VV: Vena vitellina; die Pfeile geben die Strömungsrichtung des Blutes an

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 compressors“ (HEUNERT [6]) möglich.

Filmbeschreibung¹

24 B/s

1. In einer Frontalansicht ist ein ca. 4 Tage alter Embryo abgebildet. Der Kopf hat sich vom Dotter abgehoben und der großen Pericardialhöhle Platz gemacht. Mit ihrer hinteren Begrenzung reicht diese bis

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

in das Gebiet der Labyrinthplakoden, während sie sich cranial noch auf den Dottersack ausdehnt.

Über die Vena vitellina und die Ductus cuvieri gelangt das Blut in die Kapillaren des Dottersackes, um schließlich über den Sinus venosus, Atrium und Ventrikel wieder in den Embryo zurückzufließen.

Auf diesem frühen Entwicklungsstadium liegt das venöse Ende des Herzens noch cranial; im Laufe der Weiterentwicklung klappt das Herz um, und das venöse Ende liegt dann caudal, entsprechend dem Bauplan der Knochenfische.

Bei *Epiplatys* ist das Herz auf diesem frühen Entwicklungsstadium deutlich nach links verlagert.

Unter dem Herzbeutel liegt ein großer Öltropfen, eingehüllt von einigen großen Pigmentzellen, während kleinere Chromatophoren Embryo und Dottersack gleichmäßig besiedeln.

Bildfeldbreite 1,6 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Bildung der Blutzellen

1 B/s und 2 B/min

2. u. 3. Die Einstellung zeigt den Rumpfabschnitt eines ca. 3 Tage alten Embryos. Zur Orientierung sind von dorsal nach ventral die einzelnen Ebenen eingestellt: Neuralrohr, Chorda und Somiten. Darunter liegt dann das Areal der intermediären Zellmasse. Der eingeblendete Pfeil weist auf erste Veränderungen dieser Zellen hin und markiert gleichzeitig die vordere Begrenzung dieser Anlage: ungefähr auf Höhe der Labyrinthplakoden. Im Verlaufe der Einstellung sind zunächst heftige Bewegungen (im markierten Areal) zu erkennen, bis große scheibenförmige kernhaltige Zellen deutlich hervortreten.

Während der Bildfolge ist der Embryo nach links weitergewachsen (Hinterende), und mit Ende der Sequenz beginnen die Blutzellen nach links abzuwandern.

Die zweite Bildfolge zeigt nochmals die Veränderungen im Rumpfbereich, speziell der intermediären Zellmasse. Deutlich sind zunächst starke Pulsationen zu erkennen (Zellteilungen), die in dem Maße abnehmen, wie sich die Zellen abrunden und vergrößern. Die Breite des blutzellenbildenden Areals beträgt ungefähr die Hälfte des Rumpfquerschnittes.

Gegen Ende der Aufnahme unterliegen die Blutzellen zunehmend einer rhythmischen Bewegung: das Herz hat seine Tätigkeit aufgenommen. Schließlich wandern die Zellen nach links (Hinterende) ab, um dann gleichmäßig verteilt im Gefäßnetz zu zirkulieren.

Bildfeldbreite 195 μm ; Aufn.-Freq. 1 B/s und 2 B/min

Bildfeldbreite 195 μm ; Aufn.-Freq. 1 B/s und 2 B/min

Entstehung der Blutgefäße

8 B/min bis 1 B/min

4.—6. Bedingt durch die geringe Dicke der Epithelien lassen sich auf dem Dottersack die Prozesse der Gefäßbildung besonders gut beobachten.

Die Bilder zeigen in einem Ausschnitt die Verhältnisse auf dem Dottersack zu Anfang des vierten Entwicklungstages.

Amöboide Zellen, ebenso wie Pigmentzellen, wandern in großer Anzahl zwischen den Zellagen des Dottersackes.

Entstehen und Vergehen von Vakuolen im Periblast deuten auf rege Umbauprozesse des Dotters hin.

Der eingeblendete Pfeil markiert das vorwachsende Ende einer Kapillare, welche von einem größeren, bereits funktionstüchtigen Gefäß abzweigt. Am apikalen Ende der Kapillare lagern sich Blasen an, die mit den Kapillarenwänden verschmelzen und so zur Verlängerung der Kapillare beitragen. Diesen Vorgang der Gefäßbildung kann man auch dann noch beobachten, wenn das Blutgefäßsystem geschlossen ist und die Blutzirkulation schon funktioniert.

Neben der soeben beschriebenen Art der Gefäßbildung tritt noch eine weitere Möglichkeit auf.

Durch zwei Pfeile sind entstehende Gefäße gekennzeichnet. Diese heben sich als gut erkennbare Zellzüge hervor. Im Laufe der Weiterentwicklung entstehen in diesen Zellsträngen Lumina. Ihre zunächst unregelmäßigen Wände glätten sich, und die Kerne des Kapillarenendothels sind als lokale Anschwellungen der Gefäßwandung zu erkennen.

Gegen Ende der Bildfolge wandert vom oberen Bildrand ein großer Öltropfen ein. Bald danach tauchen im linken Gefäß die ersten Blutzellen auf, welche dann in stetigem Strom zum Herzen hinfließen (nach links oben).

Neben der Gefäßbildung sind in dieser Einstellung Veränderungen der Dotteroberfläche, amöboide Zellen und die Wanderung von Chromatophoren zu beobachten.

Die folgenden Bilder zeigen wiederum einen Ausschnitt des Dottersackes. Der Pfeil weist auf eine Gefäßanlage hin, erkenntlich als ein lang gestreckter Zellzug, der das Bildfeld von links oben nach rechts unten durchzieht. Unter Vakuolenbildung entsteht in diesem Zellstrang ein Lumen. Nachdem sich die Innenwandung des Gefäßes geglättet hat, setzt der Blutstrom ein.

Zu diesem Zeitpunkt wächst vom unteren Bildrand eine Kapillare auf das funktionstüchtige Gefäß zu. Indem die Gefäßwände an der Berührungsstelle verschmelzen, wird die Verbindung der Gefäßlumina hergestellt.

Bildfeldbreite 175 μm ; Aufn.-Freq. 8 B/min

Bildfeldbreite 300 μm ; Aufn.-Freq. 2 B/min

Bildfeldbreite 195 μm ; Aufn.-Freq. 1 B/min

Herz- und Blutkreislauf

1 B/min und 24 B/s

7. Die Bildfolge beginnt mit der Frontalansicht eines ca. drei Tage alten Embryos. Rechts und links des Embryos liegen die Aufwölbungen der abgehobenen Deckschicht.

Vom Rumpfbereich des Embryos ausgehend, besiedeln Pigmentzellen den Dottersack. In großer Anzahl wandern amöboide Zellen zwischen den Zellagen des Dottersackes, während die Dotteroberfläche durch heftige Vakuolenbildung gekennzeichnet ist.

Im Laufe der Einstellung wandert der große Öltropfen innen am Dottersynzytium von der rechten Seite zur linken hinüber und legt sich an die Pericardialhöhle an.

Während der weiteren Entwicklung wandert das Herz craniad, bis es zu einem großen Teil vor dem Kopf, leicht nach links versetzt, liegt.

Die Herzanlage zeigt zunächst unrhythmische Zuckungen. Diese gehen aber bald in gleichmäßige Kontraktionen über und treiben das Blut kontinuierlich durch das Gefäßsystem. Gegen Ende der Einstellung ist der Blutkreislauf geschlossen, erkenntlich an einem Pulk von Blutzellen, der in den Sinus venosus eingeschleust wird.

In den betrachteten Entwicklungsabschnitt fallen auch die ersten Kontraktionen der Rumpfmuskulatur.

Bildfeldbreite 965 μm ; Aufn.-Freq. 1 B/min

8. In einer Seitenansicht ist der Rumpfschwanzbereich dargestellt. Die Blutzirkulation hat soeben eingesetzt. Das Blut strömt aus der Aorta und der Vena vitellina über den Dottersack zum Sinus venosus. Caudal der Übertrittsstelle auf den Dotter erweitert sich die Aorta zu einem im Schwanz gelegenen großen Lumen, in welchem Blutzellen gestaut liegen. In dem Maße, wie der Schwanz weiter auswächst, verlängert sich dieses Lumen und wird durch eine vorwachsende Gewebebrücke in Schwanzarterie und Schwanzvene geteilt. Letztere führt dann in späteren Entwicklungsstadien das Blut zur Vena vitellina.

Bildfeldbreite 965 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

9.—11. Die Einstellung beginnt mit einem Blick auf den großen Öltropfen, der immer von einigen großflächigen Pigmentzellen eingefasst ist. Es rückt dann die Vorkammer und anschließend die Kammer in das Blickfeld; am funktionstüchtigen Herzen sind die gegeneinander versetzten Schlagrhythmen von Atrium und Ventrikel zu beobachten. In den oberen Bildrand ragt der Kopf des Embryos mit Augen und Nase hinein.

In einer Frontalansicht (der Embryo ist nach links gekippt) ist das Kapillarnetz des Dottersackes dargestellt. Es wird über die Vena vi-

tellina und die Ductus cuvieri gespeist, um dann in den Sinus venosus einzumünden. Links unter der Pericardialhöhle (im Bild oben) liegt der Öltropfen des Dottersackes, umrahmt von einigen Chromatophoren.

Eine Aufsicht des Kopf-Rumpfbereiches zeigt die Ausbildung der Blutgefäße zum Zeitpunkt der soeben einsetzenden Blutzirkulation. Rechts im Bild liegt der Kopf des Embryos mit Augen und den beiden Labyrinthplakoden. Rumpf und Schwanz, leicht eingekrümmt, schließen nach links an.

Vom Herzen steigen die beiden Aortenbögen auf, vereinigen sich in Höhe der Labyrinthplakoden um als unpaares Gefäß caudad weiterzulaufen. Kurz hinter den Labyrinthanlagen treten aus dem Embryo die Ductus cuvieri auf den Dottersack über, wo sie sich in einem Kapillarnetz vielfach aufzweigen.

Bildfeldbreite 470 u. 385 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

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

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

12. u. 13. In unterschiedlichen Vergrößerungen sind die Verhältnisse auf dem Dottersack dargestellt.

Unter dem dünnen Deckepithel verlaufen die Gefäße. Als lokale Verdickungen in der Gefäßwandung geben sich die Kerne des Gefäßendothels zu erkennen. Die Dotteroberfläche (Periblast) ist stark vakuolisiert und in ständigem Umbau begriffen. Zwischen den beschriebenen Bauelementen bewegen sich in großer Zahl amöboide Zellen und Chromatophoren.

Bildfeldbreite 245 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

Bildfeldbreite 195 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

14.—16. Die Übersichtsaufnahme zeigt einen Ausschnitt der Schwanzregion eines schlupfreifen Fisches (links im Bild ist vorne).

Als stützendes Achsenorgan durchzieht die Chorda Rumpf und Schwanz. Sie besteht zum einen aus den großen turgeszenten Chordazellen, die z.T. über den gesamten Chordaquerschnitt reichen, zum anderen aus der elastischen Chordascheide. Dorsal der Chorda liegt das Rückenmark, im Film durch eine feine Granulation und den Zentralkanal charakterisiert.

Ventral der Chorda verläuft die Schwanzarterie und weiter peripher derselben die Schwanzvene.

Von der Arterie gehen kleine Gefäße (Vertebralarterien) zur Versorgung der Gewebe ab, die sich zum abführenden Gefäß wieder vereinigen.

Lateral sind der Chorda und dem Rückenmark die Myomeren aufgelagert. Sie weisen die typische keilförmige Ausbildung auf. Der Verlauf der Muskelfasern folgt der Körperlängsachse. Deutlich ist die Querstreifung der kontraktile Elemente zu erkennen.

Nach außen ist der Körper durch das Deckepithel abgeschlossen. Chromatophoren haben einzelne Areale besiedelt. Durch einen epithelialen „Flossensaum“, der in die Schwanzflosse übergeht, ist der hintere Schwanzabschnitt verbreitert.

Eine abschließende Aufnahme zeigt den Entwicklungsstand der Schwanzflosse beim schlupffreien Jungfisch.

Die Chorda weicht in ihrem hintersten Abschnitt dorsad aus und repräsentiert in Verbindung mit den wohlentwickelten Strahlen somit in der Anlage (embryonal) eine heterocerke Schwanzflosse. Am Ende des Rückenmarks ist der Zentralkanal gut zu erkennen. Bei stärkerer Vergrößerung tritt besonders an diesem hintersten Abschnitt die Bewimperung deutlich hervor.

Von der Schwanzarterie gehen Kapillaren ab, welche die Schwanzflossenstrahlen umziehen und dann zur Schwanzvene zusammentreten.

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

Bildfeldbreite 195 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

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

Phasen der Herzverlagerung bei Jungfischen

24 B/s

In der frühen Embryonalentwicklung tritt eine Umlagerung des Herzens derart ein, daß sein venöses Ende nach craniad umklappt und somit der Sinus venosus vor dem Kopf liegt.

Die ersten Aufnahmen zeigen die Verhältnisse bei einem ca. 5 Tage alten Embryo, welcher aus den Eihüllen herauspräpariert wurde. Der Blutkreislauf ist voll entwickelt, und das Herz ist um ca. 180° aus der für Knochenfische typischen Lage in der Sagittalebene craniad geklappt. In dem Maße wie der Dotter resorbiert wird, verlagert sich das venöse Ende des Herzens caudad und steht bei der abgebildeten zweiten Entwicklungsphase annähernd senkrecht zur Körperlängsachse. Der Embryo zeigt jetzt schon regelmäßige Atembewegungen, die Brustflossen ventilieren gleichmäßig, und die Gefäße des Dottersackes verfallen zunehmend der Resorption. Das Chorion wurde abgeschält.

Zum Zeitpunkt des Schlüpfens ist der Dottervorrat zum größten Teil aufgebraucht (dritte Aufnahmeserie). Der große Pericardialraum liegt vor dem Dotterrest und enthält das mit dem Sinus venosus caudad weisende Herz. Erst wenn der Dotter restlos abgebaut ist und der Jungfisch zur aktiven Nahrungsaufnahme übergeht, nimmt das Herz die typische Lage ein: Sinus venosus und Vorkammer liegen links über und caudal der Hauptkammer.

Bildfeldbreite 1,9 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Literatur und Filmveröffentlichungen

- [1] ARMSTRONG, P. B., et al.: Stages in the normal development of *Fundulus heteroclitus*. *Biol. Bull.* **128** (1965), 143—168.
- [2] COLLE-VAN DE VELDE, A.: Sur l'origine du sang et des vaisseaux chez *Lebistes reticulatus*. *J. embr. exp. Morphol.* **9** (1961a), 68—76.
- [3] COLLE-VAN DE VELDE, A.: Demonstration sur l'œuf «in toto» de l'origine embryonnaire du sang chez *Lebistes reticulatus*. *Ann. Soc. Roy. Belg.* **91** (1961b), 17—19.
- [4] COLLE-VAN DE VELDE, A.: Sur l'origine du sang et des vaisseaux chez *Pterophyllum scalare*. *Ann. Soc. Roy. Belg.* **92** (1962), 133—139.
- [5] HERTWIG, O.: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Fischer, Jena 1906.
- [6] HEUNERT, H. H.: Präparationsmethoden für Vitalbeobachtungen an Mikroorganismen. *Zeiss-Inform.* **20** (1972/73), 40—49.
- [7] HOCHSTETTER, F.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. *Morph. Jb.* **13** (1897).
- [8] KUNZ, Y.: Morphologische Studien über die embryonale und post-embryonale Entwicklung bei Teleostiern mit besonderer Berücksichtigung des Dottersystems und der Leber. *Rev. Suisse de Zool.* **71** (1964), 445—525.
- [9] LASKAR, K.: Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Flußbarsches (*Perca fluviatilis*). *Zool. Anz.* **143** (1943), 277—282.
- [10] NÖLDECKE: Die Herkunft des Endocardepithels bei *Salmo salar*. *Z. wiss. Zool.* **65** (1899), 517—528.
- [11] OELLACHER, T.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. *Cap. III—V. Z. wiss. Zool.* **23** (1873), 1—115.
- [12] PORTMANN, G.: Die ersten Stadien des Blutkreislaufes bei Teleostierembryonen und die Ausbildung der Dottersackzirkulation. *Verh. naturf. Ges. Basel* **38** (1927), 416—426.
- [13] SOBOTTA, J.: Über Mesoderm-, Herz-, Gefäß- und Blutbildung bei Salmoniden. *Verh. Anat. Ges.* (1894), 77—84.
- [14] SOBOTTA, J.: Zur Entwicklung von *Belone acus*. *Verh. d. Anat. Ges.* (1896), 93—100.
- [15] SWAEN, A., et A. BRACHET: Etude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens. *Arch. de Biol.* **16** (1899), 173—311.
- [16] SWAEN, A., et A. BRACHET: Deuxième partie. *Arch. de Biol.* **18** (1901), 73—190.
- [17] WENKEBACH, K. F.: The development of the blood corpuscles in the embryo of *Perca fluviatilis*. *J. Anat. Physiol.* **19** (1885).
- [18] WENKEBACH, K. F.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. *Arch. mikr. Anat.* **28** (1886), 225—249.
- [19] ZIEGENHAGEN, A.: Über das Gefäßsystem bei Salmonidenembryonen. *Verh. Anat. Ges. zu Straßburg* (1894).

- [20] ZIEGENHAGEN, A.: Über die Entwicklung der Circulation bei Teleostiern, insbesondere bei *Belone*. Verh. Anat. Ges. zu Berlin (1896).
- [21] ZIEGLER, H. E.: Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. mikr. Anat. **30** (1887), 596—665.
- [22] ZIEGLER, H. E.: Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Ber. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B. **4** (1889), 171—182.
- [23] ZIEGLER, H. E.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Fischer, Jena 1902.
-
- [24] HEINIG, S.: *Epiplatys dageti* (Cyprinodontidae) Embryonalentwicklung, Epibolie. Film E 2148 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1975.
- [25] HEINIG, S.: *Epiplatys dageti* (Cyprinodontidae) Embryonalentwicklung, Ausbildung der Keimblätter, Organdifferenzierung. Film E 2149 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1975.

Anschrift des Verfassers:

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

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1976 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 80 m, 7 ½ 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

Die Filmaufnahmen geben Aufschluß über die Entwicklung folgender Bestandteile des Gefäßsystems bei einem Knochenfisch:

1. Differenzierung der Blutzellen aus der intermediären Zellmasse.
2. Verschiedenartige Genese von Blutgefäßen auf dem Dottersack.
3. Herz und embryonales Gefäßsystem.
4. Verlagerung des Herzens im Verlauf der postembryonalen Entwicklung.

Summary of the Film

The film shows the development of the following parts of the vascular system in a teleost.

1. Differentiation of the blood cells from the „intermediären Zellmasse“.
2. Different types of blood vessel development upon the yolk sac.
3. Heart and embryonic vascular system.
4. Displacement of the heart in the course of the postembryonic development.

Résumé du Film

Les pris des vues éclairient le développement des éléments suivants des vaisseaux chez une espèce de Téléostéens.

1. La différenciation des cellules sanguins provenant de la „masse inter-médiäre“.
2. La genèse différente des vaisseaux sanguins sur le globe vitellin.
3. Le cœur et les vaisseaux embryonnaires.
4. Le déplacement du cœur pendant le développement postembryonnaire.

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.

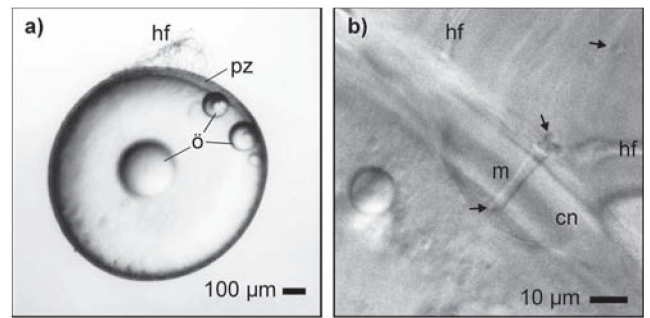
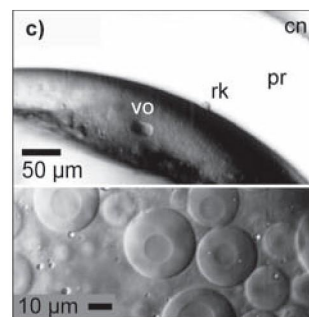


Abb. 2

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.

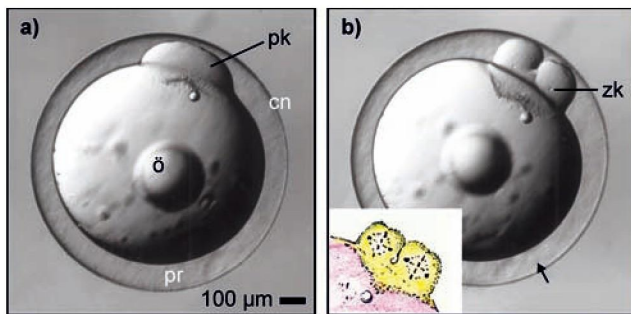
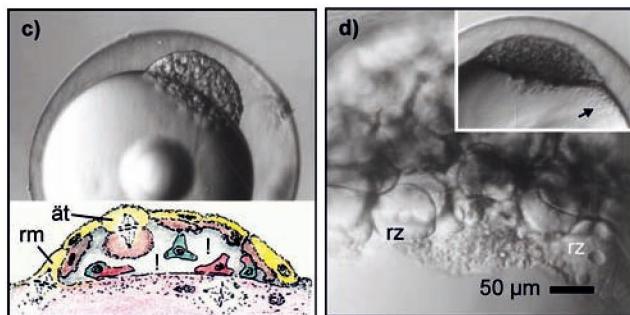


Abb. 3

- 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.

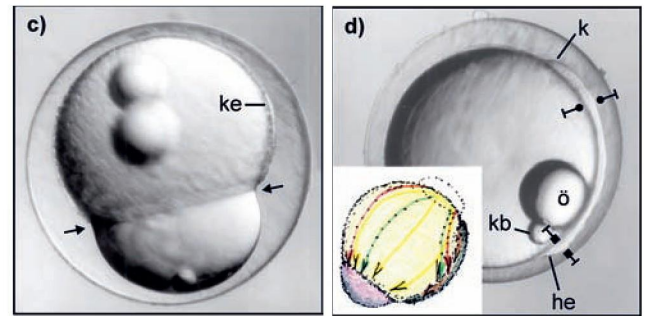
Jetzt liegen schon morphologisch und physiologisch unterschiedliche Zelltypen vor. Ein rings um die Basis der Blastomerenkappe verlaufender Kranz von Zellen (Randzellen=Marginalzellen) fällt durch zwei Merkmale auf: Erstens sind diese Zellen größer als die übrigen Blastomeren (Abb.3d), zweitens geht 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. 12 h 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.

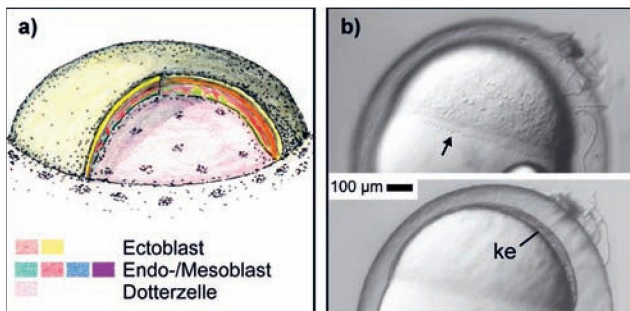
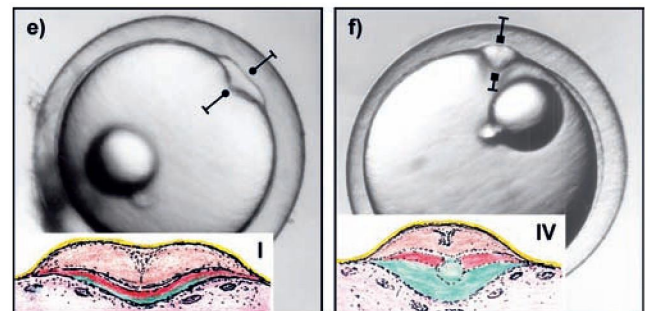


Abb. 4

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 4 a 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. 4 a).

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. 4 d). Fischtypische Strukturen sind noch nicht zu erkennen. Der Embryo liegt kielförmig in den Dotter eingesenkt (Abb. 4 e, 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. 4 e), 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. 4 f). 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. 5 d).

In der Seitenansicht wird deutlich (Abb. 5 d), dass auf diesem Entwicklungsstadium die Gehirnanlage (Prosenkephalon (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. 4 d, 5 d).

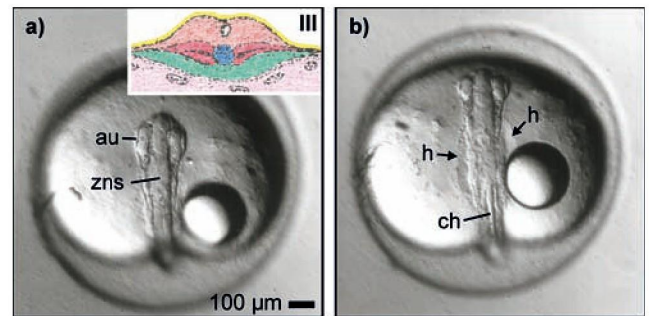
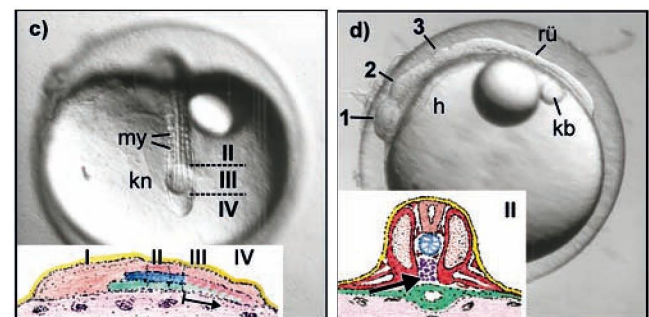


Abb. 5

- 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 Hirnbälchen: 1=Vorderhirn (Prosenkephalon), 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. 5 a) 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. 5 b, Abb. 6 b). 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).

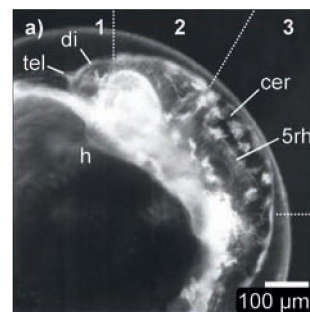
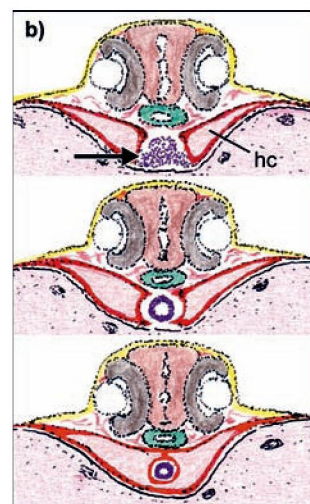


Abb. 6

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.

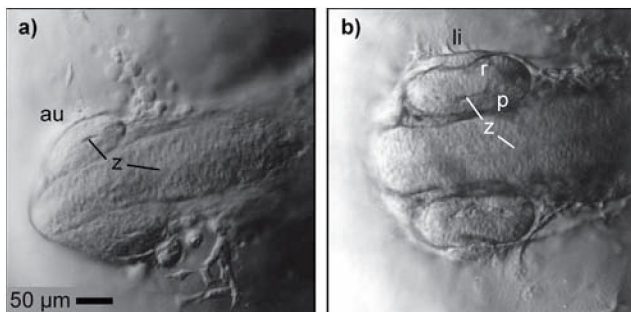
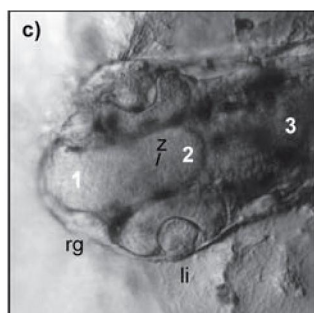


Abb. 7

- 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.

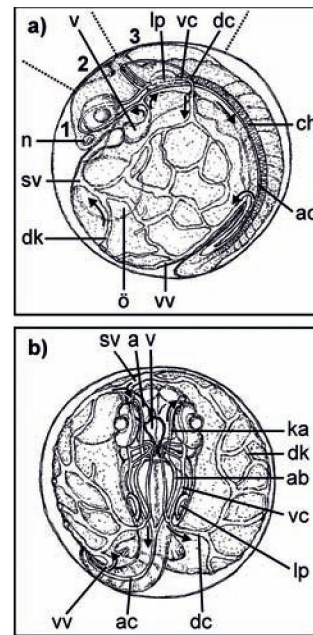


Abb. 8

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.

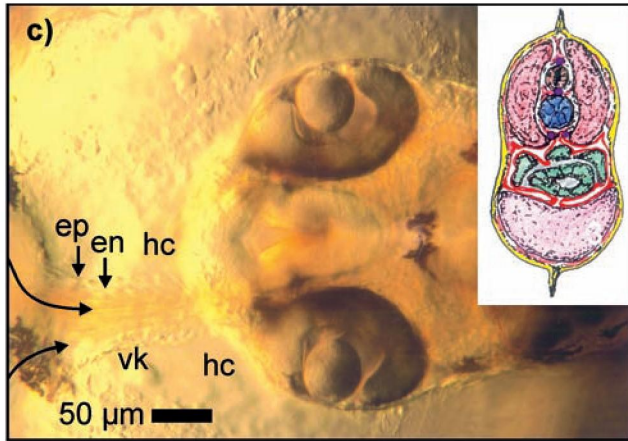
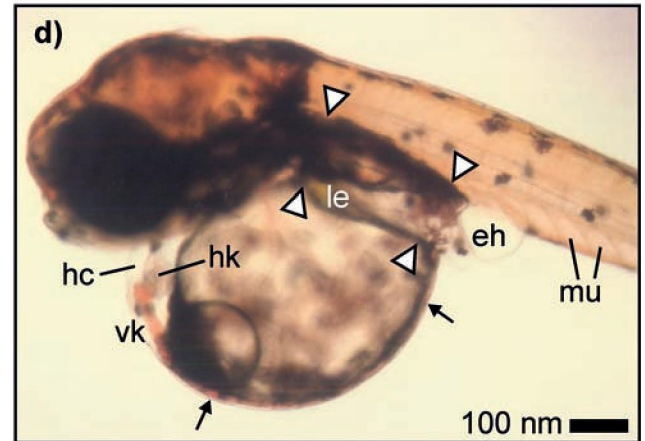


Abb. 8

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.

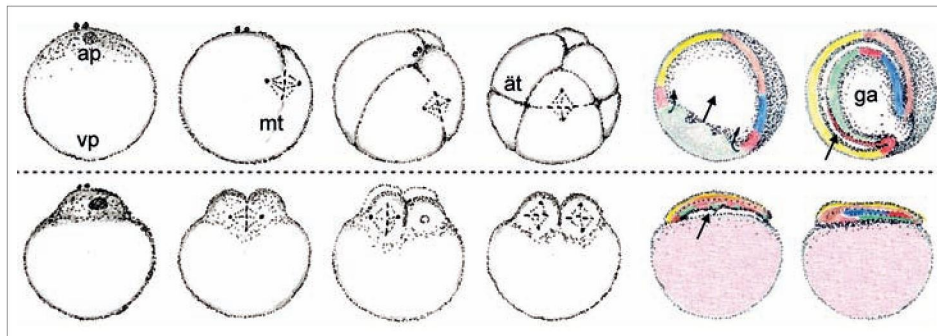


d) Jungfisch circa 80 Stunden nach der Ablage. Herzcoelom (Pericardialcoelom, hc) enthält Vorkammer (vk) und Hauptkammer (hk), Lage und Ausdehnung der Leibeshöhle mit ihren Organen ist durch Dreiecke beschrieben; embryonale Harnblase (eh), Leber (le), Muskelsegmente (mu), Pfeile weisen auf Dotterkapillaren.

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