

3

Entwicklung

Eine grundlegende Eigenschaft aller Lebewesen besteht darin, sich selbst zu reproduzieren und damit fortzupflanzen. Die meisten Tiere pflanzen sich sexuell fort und bilden männliche oder weibliche Gameten (Keimzellen). Während der Gametogenese findet die Meiose (Reduktionsteilung) statt, bei der die Anzahl der Chromosomen von der diploiden ($2n$) zur haploiden ($1n$) Zahl reduziert wird. Bei der Befruchtung fusionieren Ei- und Samenzelle zur diploiden Zygote, aus der sich der Embryo durch Furchungsteilungen, Gastrulation und Organogenese zur Larve entwickelt, aus der die Adultform hervorgeht, die reproduktionsfähig ist. Es gibt eine Vielzahl von Entwicklungsmodi, die von Tieren mit konstantem Zellstammbaum bis zu solchen mit höchst variabler Zellgenealogie reichen.

Das Genom enthält ein genaues Entwicklungsprogramm, das die Entwicklung von der befruchteten Eizelle bis zum erwachsenen Organismus steuert. Bei vielzelligen Organismen haben zwar alle Körperzellen – von wenigen Ausnahmen abgesehen – ein vollständiges Genom, aber die Erbinformation wird in den verschiedenen Zellen nach einem exakten räumlichen und zeitlichen Muster nur teilweise abgerufen. Dieses Muster der differentiellen Genexpression wird durch Kontrollgene und in geringerem Maße durch Umweltfaktoren gesteuert. In neuester Zeit ist es gelungen, diese Kontrollgene zu identifizieren und wesentliche neue Einsichten in die Natur des Entwicklungsprogrammes zu gewinnen, die zu einer allgemeinen genetischen Theorie der Entwicklung führen.

Das Ei kann lokalisierte cytoplasmatische Determinanten enthalten, die das Entwicklungsschicksal der sich differenzierenden Zellen bestimmen, und Gradienten von morphogenen Substanzen, die die Positionsinformation im Cytoplasma festlegen. Die Positionsinformation wird über Signalübertragungsketten vermittelt. Wachstum und Vermehrung von Zellen spielen bei der Organogenese eine entscheidende Rolle. Die Fähigkeit, Zellen, Gewebe und Organe zu regenerieren, ist in den verschiedenen Tiergruppen sehr unterschiedlich ausgebildet. Auch Altern und Tod gehören zum Entwicklungsprogramm.

Überblick

- 3.1 Fortpflanzung und Sexualität ... 183
- 3.2 Spermatogenese ... 199
- 3.3 Oogenese ... 202
- 3.4 Befruchtung ... 207
- 3.5 Eiorganisation ... 212
- 3.6 Furchung ... 216
- 3.7 Gastrulation ... 224
- 3.8 Grundorganisation des Embryos
und Bildung der Keimblätter ... 227
- 3.9 Organogenese ... 229
- 3.10 Larvalentwicklung und Metamorphose ... 233
- 3.11 Zellgenealogie ... 238
- 3.12 Das genetische Entwicklungsprogramm ... 241
- 3.13 Determination und Differenzierung ... 260
- 3.14 Zellwachstum und Proliferation ... 290
- 3.15 Regeneration, Transdetermination
und Transdifferenzierung ... 293
- 3.16 Altern und Tod ... 299

3.1 Fortpflanzung und Sexualität

□ Eine grundlegende Eigenschaft der Lebewesen besteht in ihrer Fähigkeit, sich selbst zu reproduzieren und damit fortzupflanzen. Unter Fortpflanzung versteht man die **Erzeugung von Nachkommen**. Fortpflanzung ist ein zyklischer Prozess, in dessen Verlauf die genetische Information an die folgenden Generationen weitergegeben wird.

3.1.1 Ungeschlechtliche Fortpflanzung

□ Bei Einzellern (**Protisten**) ist die **ungeschlechtliche (asexuelle) Fortpflanzung** die normale Art der Vermehrung. Die Zelle teilt sich in zwei gleiche Tochterzellen (Abb. 3.1, Abb. 12.3 S. 677), wobei sie als Individuum aufhört zu existieren. Die beiden entstehenden Nachkommen sind, abgesehen von seltenen Mutationen, genetisch identisch und bilden einen Klon (S. 84).

Außer der **Zweiteilung** kommt v.a. bei parasitischen Protozoen (Trypanosomen, Sporozoen) die **Vielteilung** vor, bei der sich der Kern mehrfach teilt und auch bestimmte cytoplasmatische Organellen mehrfach repliziert werden. Doch schon bei Protisten (S. 675) wie *Chlamydomonas* gibt es auch die geschlechtliche Fortpflanzung (Abb. 3.3), die meist durch sich ändernde Umweltbedingungen ausgelöst wird.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung existiert auch bei vielzelligen Tieren (**Metazoen**), aber sie bildet hier eher die Ausnahme als die Regel. Bei Metazoen ist sie **polycytopogen**: Das neue Individuum stammt von mehreren Zellen ab. Bei manchen primitiven Metazoen entspricht die ungeschlechtliche Fortpflanzung einem Regenerationsvorgang. So können Süßwasserpolyphen (*Hydra*) oder Strudelwürmer (*Planaria*) aus zufällig entstandenen kleinen Fragmenten wieder ganze Individuen regenerieren (S. 294) – ähnlich wie viele Pflanzen, bei denen ungeschlechtliche (vegetative) Fortpflanzung weit verbreitet ist. Andererseits werden z. B. bei Hydrozoen (S. 701) und Korallenpolyphen spontan **Knospen** gebildet, aus denen neue Individuen ungeschlechtlich hervorgehen. Bei vielen Korallen bleibt außerdem das aus der Knospe entstehende Tier mit dem Elterntier verbunden: Es entsteht ein **Tierstock**. Gewisse Plattwürmer (z. B. *Stenostomum*) können sich durch **Querteilung** ungeschlechtlich fortpflanzen. Der Wurm gliedert sich in Fragmente, aus denen durch Regeneration neue Würmer entstehen. Auch Fortpflanzung durch vielzellige Dauerstadien findet man bei Tieren, z. B. bei Süßwasserschwämmen, die lange Trockenperioden als **Gemmulae** überstehen. Eine Gemmula besteht aus einer doppelwandigen Hülle, in der zahlreiche totipotente Zellen eingeschlossen sind. Gelangt die Gemmula wieder ins Wasser, keimt sie aus, und aus den totipotenten Zellen entsteht ein neuer Schwamm. Bei Plattwürmern wie Planarien, gibt es im Mesenchym des Körpers totipotente Stammzellen, sog. Neoblasten (S. 294), die sowohl die somatischen

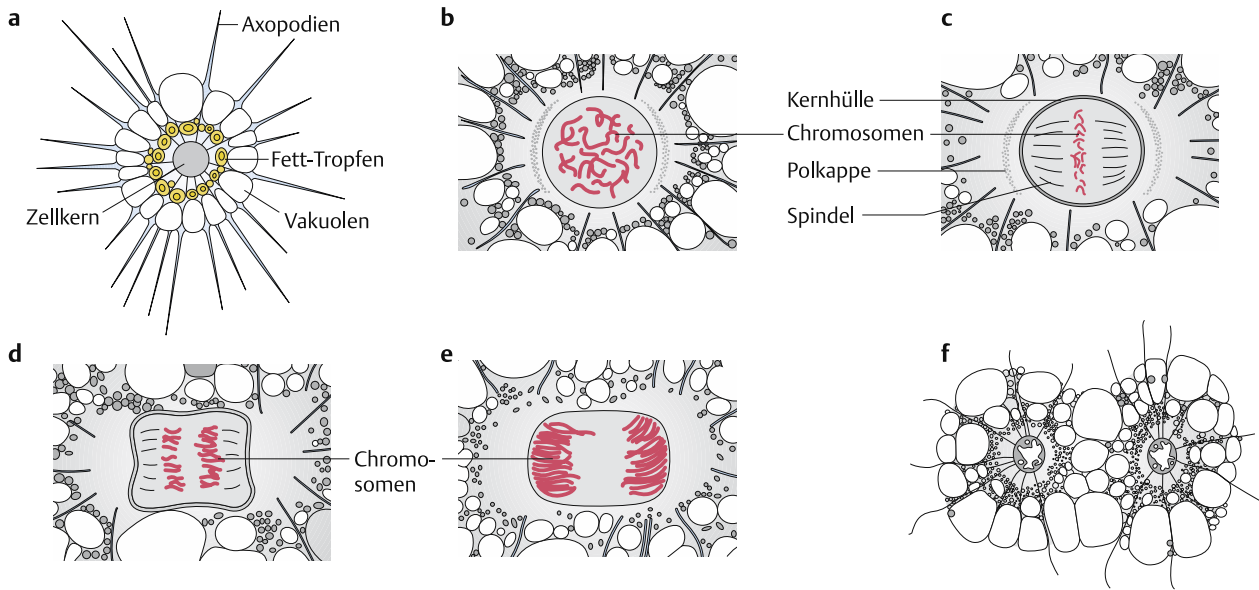


Abb. 3.1 Zellteilung beim Sonnentierchen (*Actinophrys sol*) (nach Belar). **a** Interphase: Der Zellkern ist umgeben vom Cytoplasma, das Fett-Tropfen und Vakuolen enthält und steife Axopodien ausbildet, die aus Mikrotubuli bestehen und als Schwebefortsätze und zur Nahrungsaufnahme dienen. Kerndurchmesser: ca. 10 μm . **b** Prophase: Die Chromosomen kondensieren und werden mikroskopisch sichtbar. **c** Metaphase: Die Kernhülle bleibt intakt. Die Spindel liegt innerhalb des Kerns. Außerhalb des Kerns bilden sich die beiden Polkappen, Centriolen fehlen. Die Chromosomen ordnen sich in der Äquatorialplatte an. **d** Anaphase: Die Chromosomen werden zu den Polen gezogen. **e** Telophase: Die Chromosomen sind an den Polen angekommen. **f** Cytokinese.

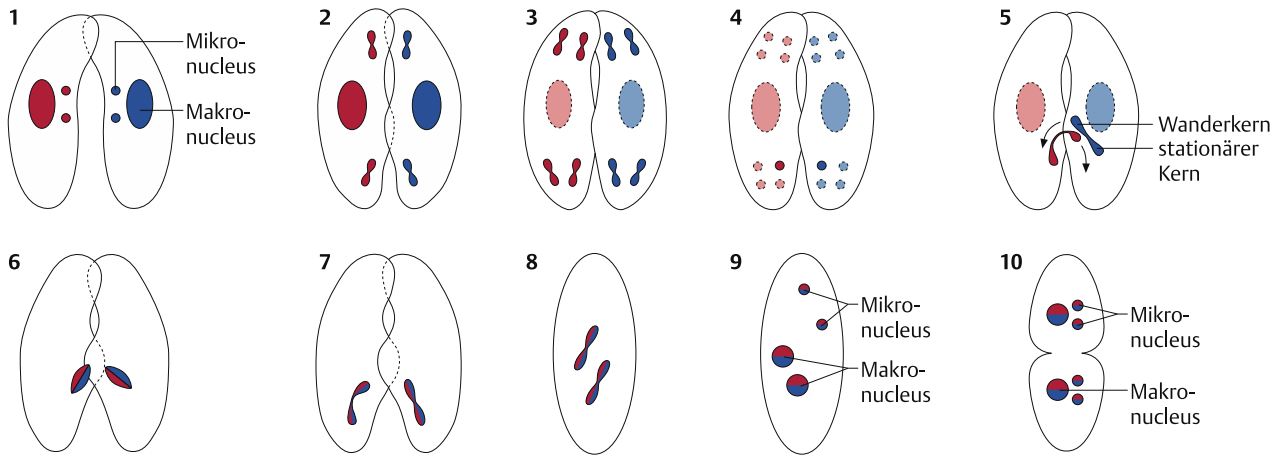
Körperzellen als auch die Keimzellen laufend ersetzen können. Bei höheren Tieren ist die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung jedoch weitgehend verloren gegangen, da die somatischen Zellen nicht mehr totipotent sind.

3.1.2 Geschlechtliche Fortpflanzung und Sexualität

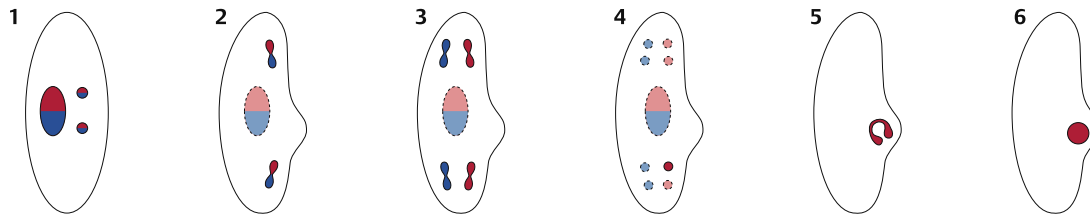
Sexualität beruht auf dem Auftreten verschiedener Geschlechter und führt zum Austausch von genetischem Material zwischen Individuen zweier Geschlechter. Bei der geschlechtlichen (sexuellen) Fortpflanzung ist dieser Austausch mit Vermehrung verknüpft; bei der Konjugation, z. B. bei Ciliaten findet der Austausch von Genmaterial ohne gleichzeitige Vermehrung statt.

Sexualität trat schon früh in der Evolution bei Bakterien und einzelligen Eukaryoten auf. Bei Bakterien wird während der **Konjugation** genetisches Material ausgetauscht, ohne dass es zur Vermehrung kommt. Sexualität und Vermehrung sind also nicht unbedingt gekoppelt. Sexualität ohne Vermehrung gibt es auch bei Ciliaten (Abb. 3.2a). Ciliaten sind zwar Einzeller, zeigen jedoch eine Differenzierung in zwei Typen von Zellkernen, einen **Makro-** und einen **Mikronucleus**. Der Makronucleus ist polyploid und nur während der Interphase aktiv. Die Hauptfunktion des diploiden Mikronucleus besteht dagegen in der Übertragung der genetischen Information bei der asexuellen Fortpflanzung und bei der sexuellen Konjugation. Der Makronucleus wird deshalb auch als **vegetativer**, der Mikronucleus als **generativer Kern** bezeichnet. In der Abb. 3.2a ist der Vorgang der Konjugation für *Paramecium aurelia* – eine Species, die einen Makro- und zwei Mikronuclei aufweist – dargestellt.

a Konjugation



b Autogamie



Im Verlauf der Konjugation legen sich zwei Individuen aneinander und bilden eine Cytoplasmabrücke aus. Die diploiden Mikronuclei durchlaufen die Meiose und bilden vier haploide Kerne, von denen nur einer pro Zelle erhalten bleibt, während sich die übrigen Kerne und der Makronucleus auflösen und degenerieren. Der verbleibende haploide Kern teilt sich mitotisch in einen **stationären Kern** und einen **Wandkern**. Der Wandkern dringt über die Cytoplasmabrücke in die Partnerzelle ein und fusioniert mit deren stationärem Kern zum diploiden Zygotenkern. Durch zwei weitere Kernteilungen entstehen vier diploide Tochterkerne, von denen zwei zum Makronucleus fusionieren, während die beiden anderen zu diploiden Mikronuclei werden.

Das **Ergebnis der Konjugation** ist der gegenseitige Austausch von genetischem Material, bei dem sich zwei Genome in den Tochterzellen vereinigen, ohne dass es dabei zur Vermehrung kommt. Konjugation erfolgt nur zwischen Individuen verschiedenen **Paarungstyps**. Die Paarungstypen entsprechen bis zu einem gewissen Grad den beiden Geschlechtern höherer Metazoen. Während es bei *Paramecium aurelia* in Analogie zu den beiden Geschlechtern nur zwei Paarungstypen gibt, findet man bei anderen Paramecien-Arten 4 oder 8 verschiedene Paarungstypen. Die unterschiedlichen Paarungstypen verhindern die Konjugation von Zellen des gleichen Klons und führen dazu, dass die Ex-Konjuganten heterozygot sind. Die Konjugation führt deshalb zu genetischer Rekombination. Da er-

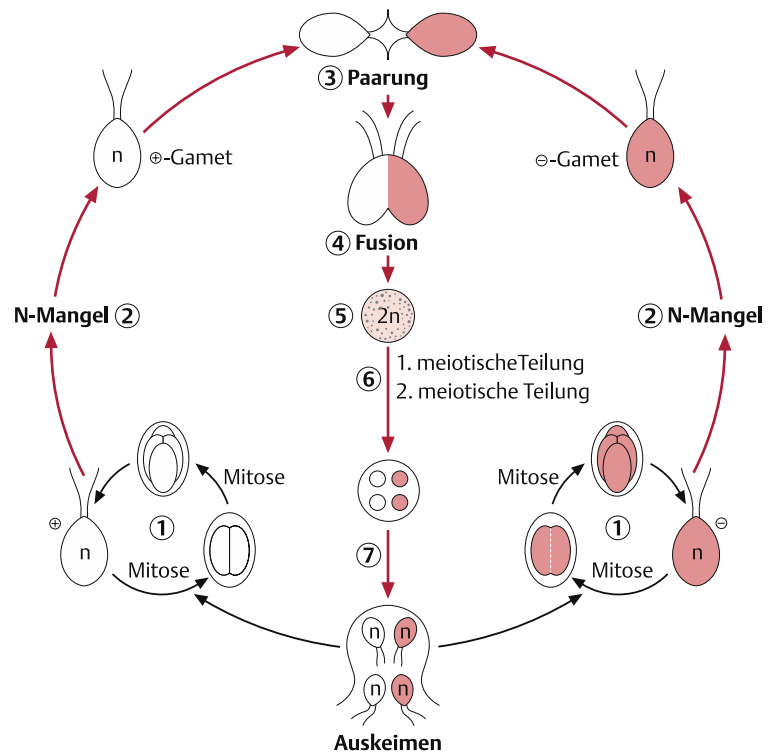
Abb. 3.2 Konjugation und Autogamie bei *Paramecium aurelia*.

a Konjugation: 1 Zwei Zellen verschiedenen Paarungstyps legen sich aneinander. 2 Die Mikronuclei durchlaufen die Meiose I. 3 Meiose II, der Makronucleus beginnt sich aufzulösen. 4 Je 7 von den 8 haploiden Kernen degenerieren. 5 Die haploiden Kerne teilen sich in einen stationären Kern und einen Wandkern, der über eine Cytoplasmabrücke in die Partnerzelle wandert. 6 Kernfusion. 7 1. Mitose des Zygotenkerns. 8 Trennung der Partnerzelle und 2. Mitose. 9 Zwei Makro- und zwei Mikronuclei. 10 Zusätzliche Teilung der Mikronuclei und anschließende Zellteilung.

b Autogamie: 1–4 Wie bei der Konjugation, aber ohne Partnerzelle. 5 Teilung des haploiden Kerns. 6 Fusion der Schwesterkerne zum isozygot-diploiden Kern.

Abb. 3.3 Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung beim Flagellaten *Chlamydomonas reinhardtii*.

1 Ungeschlechtliche Fortpflanzung der haploiden Zellen (n) durch Mitose (schwarze Pfeile). 2–7 Geschlechtliche Fortpflanzung (rote Pfeile). 2 Bildung von Gameten des Plus- und Minus-Paarungstyps bei Stickstoffmangel. 3 Paarung und 4 Fusion von Zellen verschiedenen Paarungstyps. 5 Bildung einer diploiden Zygote. 6 Meiose führt zur Bildung von vier haploiden Zellen, die 7 auskeimen und sich wieder ungeschlechtlich fortpflanzen können.



höhte genetische Variabilität die Überlebenschancen der Genträger in einer sich ändernden Umwelt erhöht, dient die Sexualität letztlich deren Erhaltung.

Paramecium kann jedoch auch einen anderen Sexualprozess, die **Autogamie** (Abb. 3.2b), durchlaufen, bei der umgekehrt die genetische Variabilität reduziert wird. Dieser Prozess entspricht weitgehend einer Konjugation, an der jedoch nur eine Zelle beteiligt ist. In Abwesenheit einer Partnerzelle fusioniert der Wanderkern mit dem genetisch identischen stationären Kern, so dass ein diploides Individuum entsteht, das homozygot für alle Gene (= isozygot) ist. Deshalb führt die Autogamie zur Elimination von rezessiven Letalmutationen. Ohne Autogamie könnten solche Mutationen in diploiden Organismen akkumulieren, während sie bei haploiden laufend eliminiert werden. Bei der normalen mitotischen Vermehrung (asexueller Fortpflanzung) ist *Paramecium* infolge der Polyploidie des Makronucleus gegen Mutationen „gepuffert“.

Bei der **geschlechtlichen (sexuellen) Fortpflanzung** werden **Gameten** (Keimzellen) beiderlei Geschlechtes, **Eier** und **Spermien** gebildet, die sich gegenseitig befruchten, d. h. miteinander fusionieren. Der Fusion der beiden Zellen folgt die Vereinigung der beiden haploiden Kerne (**Karyogamie**), so dass eine diploide **Zygote** entsteht. Aus dieser geht ein neues Individuum hervor, das die Genome der beiden Gameten in sich vereinigt.