

Abb. 3.9 Befruchtungszeitpunkt verschiedener Tierarten. M I = 1. meiotische Teilung, M II = 2. meiotische Teilung.

3.5 Eiorganisation

Das Ei besteht im Wesentlichen aus dem **Zellkern**, der den weiblichen haploiden Chromosomensatz enthält und dem **Eicytoplasma**, das als zusätzliche Besonderheit den Dotter und andere Reservestoffe enthält.

Wir alle sind aus einer Eizelle von weniger als einem Zehntelmillimeter Durchmesser entstanden, ein ernüchternder, aber auch faszinierender Gedanke. Die befruchtete Eizelle vermag durch Zellteilung und Differenzierung ein ganzes Lebewesen zu erzeugen, sie ist **totipotent**. Die Frage wo und wie die Information für die komplexen Entwicklungsvorgänge gespeichert ist, hat die Menschheit schon seit dem Altertum beschäftigt. Wie die moderne Genetik zeigen konnte, besitzt die befruchtete Eizelle ein vollständiges Genom, bestehend aus je einem väterlichen und mütterlichen Chromosomensatz. Doch wieviel Information enthält das Cytoplasma?

Die Eizelle ist auf ihre Funktion als Keimzelle spezialisiert und enthält in ihrem Cytoplasma Dotter und andere Reservestoffe für die zukünftige Embryonalentwicklung. Diese werden z. T. von somatischen Zellen produziert und im Eicytoplasma eingelagert, so dass die Eizellen zu den größten Zellen überhaupt gehören. Bei den meisten Eizellen ist die **Kern-Plasma-Relation**, das normalerweise konstante Verhältnis des Kernvolumens zum Volumen des Cytoplasmas, zugunsten des letzteren verschoben. Je nach Organismus ist die Architektur des Eicytoplasmas verschieden stark differenziert.

Im Gegensatz zu den Eiern der meisten Tiere sind die Eier der Braunalge *Fucus* unipolarisiert. Erst nach der Befruchtung wird die **Polarität des kugelförmigen Eies** festgelegt. Am einen Pol entsteht das Rhizoid, die „Wurzel“, am gegenüberliegenden Pol der Thallus, ein blattähnliches Gebilde. Die Polarität kann durch verschiedene äußere Faktoren wie Eindringen des Spermiums, einseitige Belichtung, Anlegen eines elektrischen Feldes und lokale Applikation ei-

nes Wachstumshormons ausgelöst werden. An der Stelle, an der das Spermium ins Ei eindringt, akkumulieren sich die Ca^{2+} -Kanäle in der Plasmamembran, was zu einem lokalen Einströmen von Ca^{2+} -Ionen aus dem umgebenden Meerwasser und damit zur Polarisierung führt. In der Nähe der Eintrittsstelle bildet sich die erste Rhizoidzelle, die durch eine Zellwand von der zukünftigen Thalluszelle abgegrenzt wird. Damit ist gleichzeitig die Hauptachse für die zukünftige Entwicklung festgelegt.

Bei den meisten Tieren weisen die Eier eine **animal-vegetative Polarität** auf. Im unbefruchteten Ei liegt der Kern meist in der Nähe des animalen Pols, während der Dotter und andere cytoplasmatische Bestandteile mit höherer Dichte am vegetativen Pol angereichert sind.

Die **Animal-Vegetativ-Achse** entspricht bei vielen Invertebraten der antero-posterioren Achse des sich entwickelnden Embryos, bei anderen Tiergruppen, wie z. B. den Fischen, der dorso-ventralen Achse. Bei Seeigeln und Mollusken besteht eine Korrelation zwischen der Lage der Eizelle im Ovar und der Eipolarität: Die Verbindungsstelle zwischen Oocyte und Ovarepithel wird zum vegetativen Pol. Bei den Oocyten der Säugetiere, die vollständig von Follikelzellen umgeben sind, gibt es dagegen keine Beziehung zwischen der räumlichen Anordnung im Ovar und der späteren Polarität. Bei Insekten und Tintenfischen können bereits im unbefruchteten Ei die drei Körperachsen (anterior-posterior, dorsal-ventral und links-rechts) festgelegt sein. So wird z. B. bei *Drosophila* die Polarität von der Mutter auf das sich entwickelnde Ei übertragen. Der kopfwärts gelegene Pol des Eies wird zum Vorderpol, die dorsale Seite des Eies entspricht der Dorsalseite des Muttertieres etc.

Anhand von Mutationen bei *Drosophila* kann gezeigt werden, dass die **Polarität des Eies** durch mütterliche Gene bestimmt wird. Bei der Mutante *dicephalic (dic)*, die einen Maternaleffekt zeigt, entstehen abnorme bipolare Eikammern, in denen die 15 Nährzellen nicht am Vorderpol des Eies lokalisiert, sondern auf beide Pole verteilt sind. Aus solchen bipolaren Follikeln entstehen **bipolare Eier** mit zwei Vorderpolen (ohne Hinterpol), aus denen sich janusköpfige Embryonen entwickeln. Das Normalgen *dic⁺* wird sowohl in den Zellen der Keimbahn (Ei und Nährzellen) als auch in den somatischen Follikelzellen benötigt, um eine normale Polarität zu garantieren. Schon am unbefruchteten Ei lassen sich die drei Körperachsen aufgrund der äußeren Form und Struktur der Eischalen erkennen. Das Eicytoplasma enthält am Hinterpol das sog. Keimplasma, mit seinen charakteristischen RNA-haltigen Polgranula (Box 3.3 S. 267). Die Festlegung der dorso-ventralen Polarität im Eifollikel wird ebenfalls durch Maternaleffekt-Gene kontrolliert.

Selbst bei Eiern mit hochentwickelter Eiarchitektur wie bei Fliegen und Tintenfischen beschränkt sich die räumliche Information im Eicytoplasma, die sog. **Positionsinformation**, im Wesentlichen auf die Körperachsen und die Lokalisation der Keimzellen (S. 266). Der genauere Bauplan des Embryos wird erst später unter dem Ein-

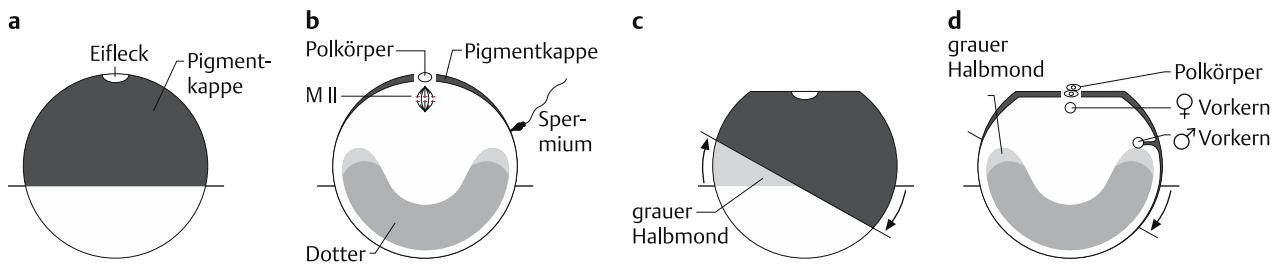


Abb. 3.10 Umlagerungen des Eicytoplasmas nach der Befruchtung. Bildung des grauen Halbmondes beim Froschei (*Rana*). Animaler Eipol oben, vegetativer Eipol unten. Die Pfeile deuten die Umlagerung des Cytoplasmas an. **a** Unbefruchtetes Ei. **b** Befruchtung (Schnitt). **c** Befruchtetes Ei. **d** Bildung des grauen Halbmondes (Schnitt).

fluss der zygotischen Gene festgelegt (S. 242). Die Eipolarität stellt an sich keinen Sonderfall dar. Viele Zellen wie z. B. Epithelzellen sind polar aufgebaut, und bei vielen Protozoen lassen sich auch die drei Hauptachsen an der einzelnen Zelle klar erkennen. Sowohl bei Protozoen als auch bei der Eizelle kommt bei Polarität und Formgebung dem Cortex, der Rindenschicht des Cytoplasmas, eine besondere Bedeutung zu, da die Lokalisation von Membranbestandteilen und die Formgebung auf der Verankerung des Cytoskelettes in der Plasmamembran beruhen.

■ Unmittelbar nach der Befruchtung, im ersten Zellzyklus, kommt es bei den Eiern verschiedener Tiergruppen zu **Umlagerungen** von Bestandteilen **des Eicytoplasmas**, die zur Festlegung der Körperachsen führen.

Das Froschei mit seinem dunkelpigmentierten Animal- und seinem hellen Vegetativpol ist vor der Befruchtung radiärsymmetrisch (Abb. 3.10). Durch das Eindringen des Spermiums wird die radiäre Symmetrie aufgehoben und die Dorso-Ventralachse festgelegt. Infolge des Spermaeintritts kommt es zu einer **Umlagerung des Eicytoplasmas**, wobei sich das äußere corticale Cytoplasma um etwa 30° gegenüber dem inneren Cytoplasma verschiebt (Abb. 3.10). Diese Bewegung wird durch Mikrotubuli verursacht, die zwischen diesen beiden Schichten liegen. Durch die Verschiebung der Pigmentkappe entsteht auf der dem Spermaeintritt gegenüberliegenden Seite eine graue, halbmondförmige Zone, der **graue Halbmond**. Diese Cytoplasmaverlagerungen sind für die spätere Organisation des Embryos unerlässlich. Die erste Furchungsteilung verläuft meridional ungefähr durch die Spermaeintrittsstelle. Der Meridian durch die Spermaeintrittsstelle und die beiden Pole entspricht der ventralen Mittellinie. Der gegenüberliegende Meridian, der den grauen Halbmond halbiert, wird zur dorsalen Mittellinie. Damit ist auch die Bilateralität des Embryos festgelegt.

Zur Untersuchung der **Cytoplasmabewegungen** sind die Eizellen von Manteltieren der Gattung *Styela* besonders geeignet, da sie in ihrer Rindenschicht gelb oder orange gefärbte Pigmentgranula enthalten. Die von Conklin (1905) in einer klassischen Arbeit beschriebenen Vorgänge sind in Abb. 3.11 wiedergegeben. Das reife Ei ist in der Metaphase der ersten meiotischen Teilung arretiert und von einem Chorion und zwei Schichten von Follikelzellen umgeben. Im **Eicytoplasma** lassen sich **drei Zonen** klar unterscheiden: Der gelbe

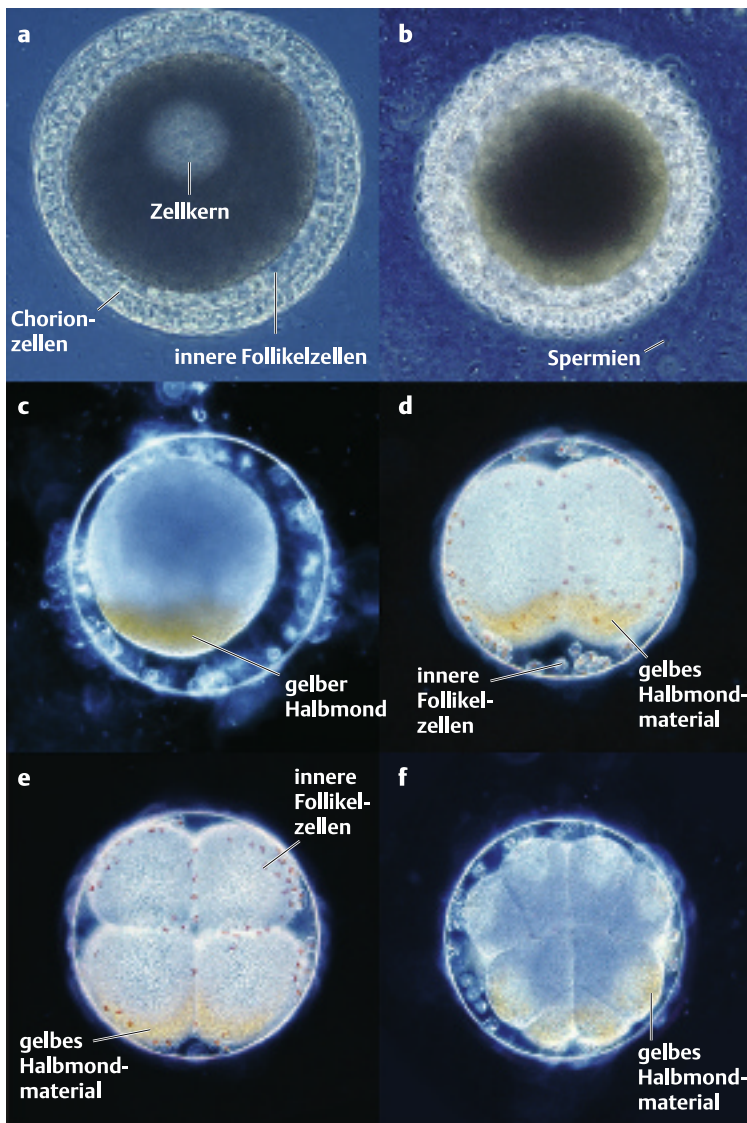


Abb. 3.11 Die Bildung des gelben Halbmondes beim Ascidienei (*Styela plicata*). **a** Oocyte mit Keimbläschen (Kern). **b** Unbefruchtetes Ei. Gelbe Granula über den Eicortex verteilt. **c** Nach der Befruchtung Bildung des gelben Halbmondes am vegetativen Pol. **d** 2-Zellstadium. **e** 4-Zellstadium. **f** 16-Zellstadium (LM-Aufnahmen: Gehring).

Cortex, der im Inneren gelegene graue Dotter und eine Zone klaren Cytoplasmas, das bei der Auflösung der Kernmembran aus dem „Keimbläschen“ (Eikern) freigesetzt wird. Nach dem Eindringen des Spermiums strömt der gelbe Cortex zum vegetativen Pol, wobei auch die inneren Follikelzellen (Testazellen) mittransportiert werden. Dies deutet daraufhin, dass es sich um einen „Capping“-Vorgang handelt, wie er z. B. auch bei Lymphocyten infolge der Kreuzvernetzung von Membranproteinen (S. 9) auftritt. Auch das klare Cytoplasma wird zum vegetativen Pol verlagert und verdrängt dort den Dotter. In einer zweiten Phase verschiebt sich das gelbe Cytoplasma unter dem Einfluss des Spermakerns in die subäquatoriale Region. Die Centriolen des Spermiums induzieren die Bildung eines

Asters von Mikrotubuli. Der Kern bewegt sich in Richtung des Äquators, wobei der gelbe Cortex und das klare Cytoplasma mitbewegt werden. Dadurch entsteht der **gelbe Halbmond**, der durch die erste Furchungsteilung genau halbiert wird. In den folgenden Teilungen wird das gelbe Cortexmaterial bilateralsymmetrisch bestimmten Zellen zugeteilt, die sich später zu Muskel- und Mesenchymzellen differenzieren (Abb. 3.13). Man nimmt deshalb an, dass das gelbe Cortexmaterial **cytoplasmatische Determinanten** enthält, die das Entwicklungsschicksal der Zellen bestimmen, in die sie eingeschlossen werden. Die erste Phase der cytoplasmatischen Umlagerung ist für die nachfolgende Gastrulation unerlässlich. Bei *Ciona* ist eine messenger-RNA, *macho-1*, identifiziert worden, die für einen Transkriptionsfaktor der Zinkfingerfamilie codiert und im unbefruchteten Ei am vegetativen Pol lokalisiert ist. Nach der Befruchtung wird die *macho-1*-mRNA wie der gelbe Halbmond bei *Styela* in dorsaler Richtung transportiert. Im 8-Zellstadium ist sie präzise innerhalb der B4.1-Zelle lokalisiert, aus der primäre Muskelzellen hervorgehen. Ob es sich dabei um die Muskeldeterminante selbst handelt oder einen Transkriptionsfaktor, der die Muskeldeterminante aktiviert, ist noch nicht gezeigt worden.

3.6 Furchung

Die Furchung führt von einem einzelligen zu einem organisierten vielzelligen Lebewesen. Dabei wird das große Eicytoplasma durch eine **rasche Folge von Mitosen** in kleinere Furchungszellen (**Blastomeren**) unterteilt. Die Furchung kann bei den einzelnen Organismengruppen auf unterschiedliche Art und Weise erfolgen. Man unterscheidet holoblastisch radiär, holoblastisch bilateral, meroblastisch, meroblastisch superfiziell, meroblastisch discoidal sowie die Spiralfurchung.

Da in dieser Phase kein Wachstum stattfindet und das Volumen des Embryos konstant bleibt, steigt die **Kern-Plasma-Relation** an. Das Kernvolumen (bzw. die Masse des Chromatins) nimmt im Verhältnis zum Volumen des Cytoplasmas zu, bis der für somatische Zellen charakteristische Wert erreicht ist. Beim Krallenfrosch *Xenopus* werden innerhalb von 43 Stunden ca. 37 000 Zellen gebildet. Unmittelbar nach der Mitose beginnen die Zellen mit der DNA-Synthese des nächsten Zellzyklus. Erst nach dem Erreichen der richtigen Kern-Plasma-Relation verlangsamt sich der Zellzyklus (durch das Auftreten der G1- und G2-Phase) und die Transkription des zygotischen Genoms setzt ein. Das **Furchungsmuster** wird einerseits durch die Menge des gespeicherten Dotters geprägt, andererseits durch diejenigen Faktoren, die die Orientierung der Teilungsspindel beeinflussen. Organismen mit ähnlichem Bauplan können daher ganz verschiedene Furchungsmuster haben; die grundlegenden Steuerungsprozesse sind aber ähnlich.

Die Menge des im Ei gespeicherten Dotters hängt vom Entwicklungsmodus der betreffenden Art ab. Bildet diese ein Larvenstadium

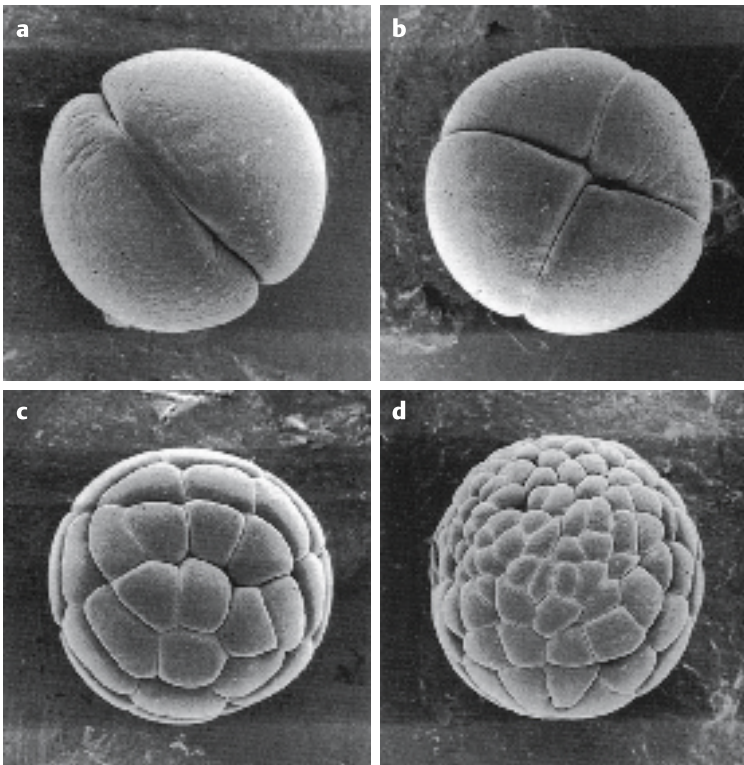


Abb. 3.12 Furchung des Amphibienkeimes (*Pleurodeles*). Ansicht vom animalen Pol (REM-Aufnahme: Shi). **a** 2-Zellstadium, meridionale Furchung. **b** 4-Zellstadium, meridionale Furchung. **c** 32-Zellstadium. **d** Frühes Blastulastadium, die Zellen am animalen Pol sind kleiner als diejenigen am vegetativen Pol. Eidurchmesser ca. 1 mm.

aus, das zur frühen Nahrungsaufnahme befähigt ist, sind die Eier relativ dotterarm. Das trifft z. B. für unsere einheimischen Frösche zu. Bei gewissen tropischen Froscharten dagegen, die kein Kaulquappenstadium bilden, sind die Eier sehr dotterreich. Eine Sonderstellung nimmt der Säugetierembryo ein, dessen Nahrungszufuhr über die Plazenta erfolgt, so dass er keinen Dottervorrat benötigt. Eierlegende Säugetiere (S. 847) haben dagegen wie ihre Reptilien-Vorfahren noch dotterreiche Eier. Eier mit wenig Dotter furchen **holoblastisch**, d. h. die Furche schnürt das Ei ganz durch, während die Furchung bei sehr dotterreichen Eiern unvollständig, **meroblastisch**, erfolgt.

Furchung bei Amphibien: Die Furchung der Eier von Amphibien ist holoblastisch und radiär (Abb. 3.12). Die Furche der ersten Zellteilung verläuft meridional etwa durch die Eintrittsstelle des Spermiums (S. 214). Die Zellteilung besteht aus Kernteilung (**Karyokinese**) und Teilung des Cytoplasmas (**Cytokinese**). Karyokinese und Cytokinese können entkoppelt werden, z. B. in der Frühentwicklung der Insekten (s. u.) oder durch Inhibitoren. Spindelgifte wie Colchicin blockieren selektiv die Kernteilung, während die Cytokinese von Cytochalasin (S. 24) gehemmt wird, ohne die Karyokinese direkt zu beeinflussen. Bei der Furchung bildet sich im Cortex ein aus Actinfilamenten und Myosin bestehender **kontraktiler Ring** (Abb. 3.12a), der durch Kontraktion, die zuerst am dotterarmen Animalpol ein-

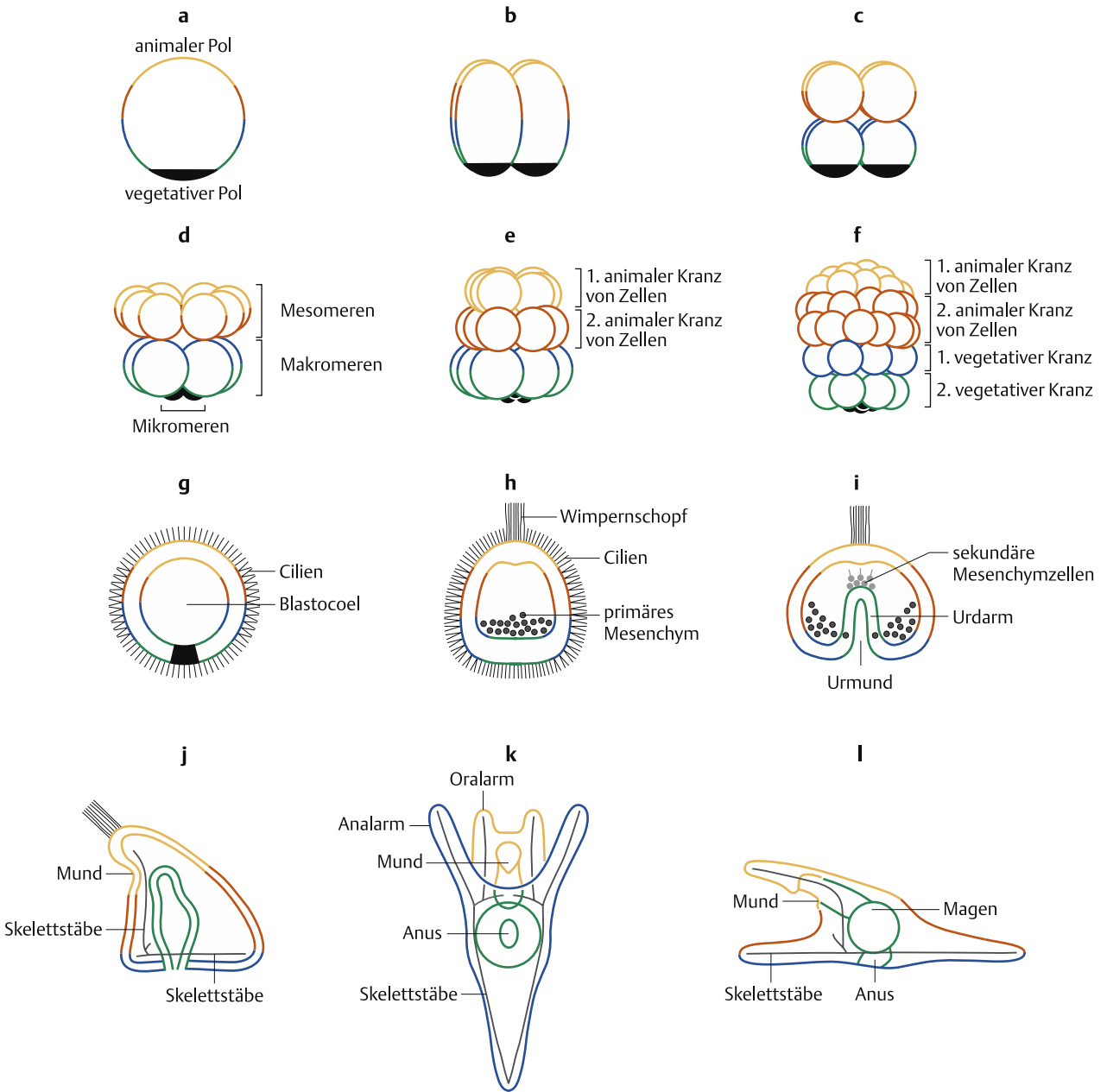


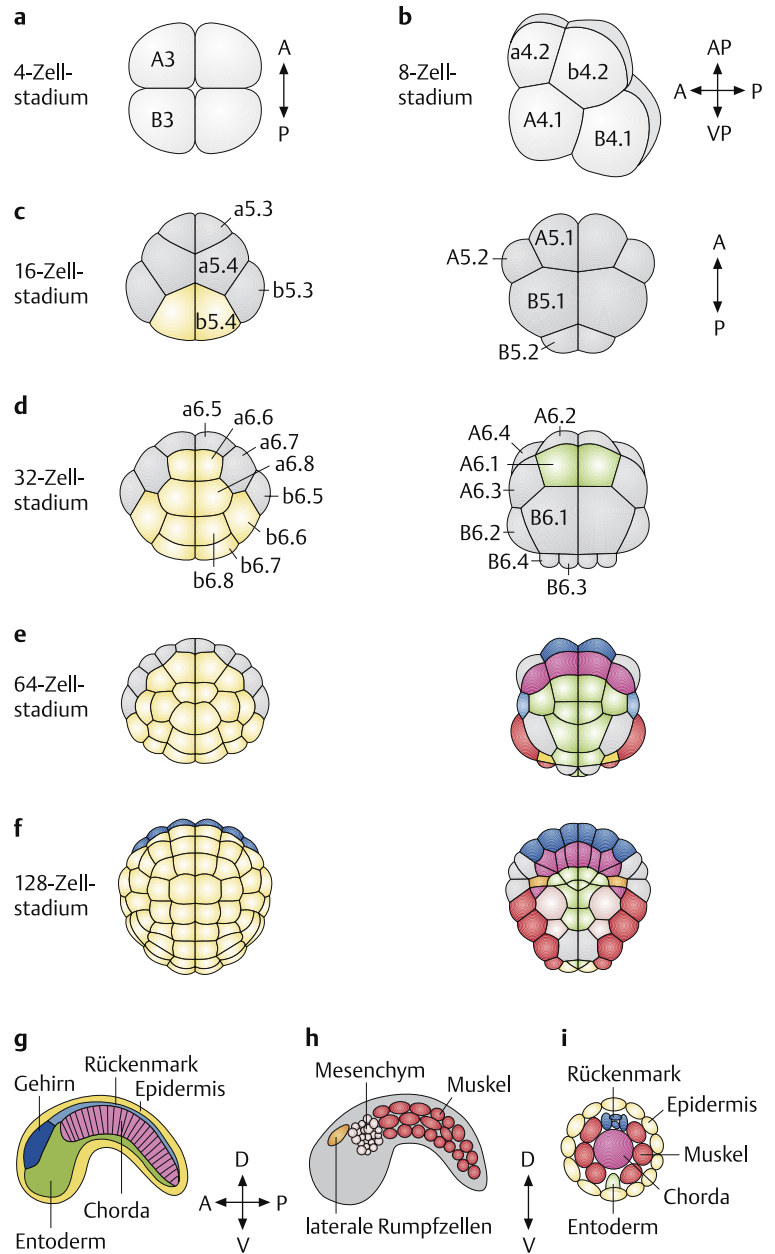
Abb. 3.13 Frühentwicklung beim Seeigel *Paracentrotus lividus* (schematisch, nach Hörstadius). **a** Ei. **b** 4-Zellstadium. **c** 8-Zellstadium. **d** 16-Zellstadium. **e** 32-Zellstadium. **f** 64-Zellstadium. **g** Blastula mit Blastocoel und Cilien. **h** Blastula nach Bildung des primären Mesenchyms und des Wimpernschopfes. **i** Gastrula mit Urmund und Urdarm, von dem die sekundären Mesenchymzellen auswandern. **j** Pristimastium mit Skelettstäbchen und Mundbucht. **k** Pluteus-Larve von der Analseite. **l** Seitenansicht des Pluteus.

setzt, das Ei allmählich durchschnürt. Die zweite Furche verläuft ebenfalls meridional, die dritte jedoch äquatorial. Die Furchung der dotterreichen Vegetativhälfte erfolgt stets etwas verzögert. Die vegetativen Zellen sind größer als diejenigen am Animalpol. Im 32-Zellstadium bildet der Embryo eine Zellkugel, die wegen ihres brombeerartigen Aussehens als **Morula** bezeichnet wird. Aus der Morula entsteht, durch fortgesetzte Zellteilung und Sekretion von Flüssigkeit ins Innere des Embryos eine Hohlkugel, die **Blastula**. In diesem Stadium, das als **Blastulatrtransition** bezeichnet wird, hat die Kern-Plasma-Relation wieder den Normalwert erreicht, und die Transkription des zygotischen Genoms setzt ein. Das Entwicklungsschicksal der Furchungszellen wird erst bei der darauf folgenden Gastrulation festgelegt.

Furchung bei Seeigeln: Auch die dotterarmen Eier der Seeigel furchen sich holoblastisch und radiär. Die Animal-Vegetativ-Achse lässt sich bereits beim unbefruchteten Ei erkennen (Abb. 3.13). Die Polkörper werden stets am Animalpol ausgestoßen. Die Spermien können an einer beliebigen Stelle ins Ei eindringen. Die Frühentwicklung von *Paracentrotus* ist in Abb. 3.13 schematisch dargestellt. Die ersten beiden Furchungen sind meridional, und die dritte ist wie bei den Amphibien äquatorial. Die vierte Furchung verläuft nur in der animalen Hälfte meridional und führt dort zu acht **Mesomeren**, während sich die Vegetativhälfte horizontal furcht und in vier **Makro-** und vier **Mikromeren** teilt. Dabei wird den Mikromeren das Cytoplasma des vegetativen Eipols zugeteilt, was ihr weiteres Entwicklungsschicksal festlegt. Das Schicksal der übrigen Blastomeren wird dagegen durch Wechselwirkungen zwischen den Zellen (S. 239) bestimmt.

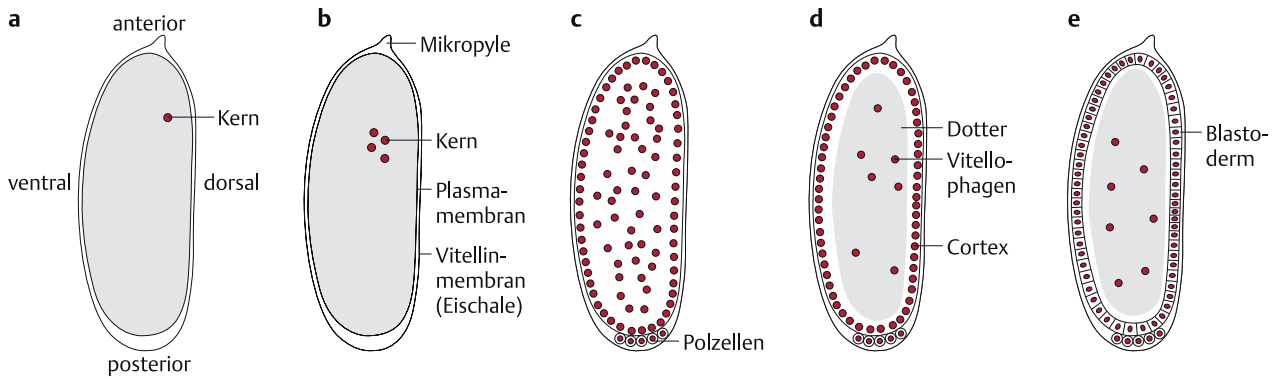
Furchung bei Ascidien: Bei Ascidien (Abb. 3.14) erfolgt die Furchung holoblastisch und bilateral, wobei die erste Furche in der Symmetrieachse des zukünftigen Embryos liegt. Das Furchungsmuster ist von Individuum zu Individuum konstant. Bei jeder Furchungsteilung segregieren die Blastomeren entsprechend ihrem Entwicklungsschicksal. Der konstante Zellstammbaum erlaubt es, das Entwicklungsschicksal einer bestimmten Blastomere genau vorauszusagen. Dabei ist die Abstammung (Herkunft) einer Zelle entscheidend, während Wechselwirkungen zwischen den Zellen eine eher untergeordnete Rolle spielen. Das wird besonders deutlich bei der Bildung der Muskel- und Mesenchymzellen. Das gefärbte Cytoplasma, das nach der Befruchtung den gelben Halbmond gebildet hat, wird bei den Furchungsteilungen stets denjenigen Zellen zugeteilt, die später die Muskelzellen des Schwanzes der kaulquappenähnlichen Larve sowie bestimmte Mesenchymzellen bilden. Diese Art der Entwicklung wird als **Mosaikentwicklung** bezeichnet. Es differenzieren sich jedoch nicht alle Zellen rein herkunftsgemäß. Für einige Zellen wie die von Ocellus und Statolith ist ortsgemäße Differenzierung, die auf Wechselwirkungen zwischen Zellen beruht, nachgewiesen worden.

Abb. 3.14 Frühentwicklung der Ascidien (*Ciona intestinalis*) (nach Satoh). **a–i Furchungsstadien.** **a** 4-Zellstadium, **b** 8-Zellstadium, **c** 16-Zellstadium, **d** 32-Zellstadium, **e** 64-Zellstadium, **f** 128-Zellstadium **g** Gehirn, **h** Mesenchym, **i** Rückenmark. **a, c–f** links: Ansicht vom animalen Pol, rechts: Ansicht vom vegetativen Pol. **b** Lateralansicht des 8-Zellstadiums. **g, h** Lateralansicht des Schwanzknospenstadiums, Sagittalschnitte. **i** Querschnitt durch den Schwanz. Jede Blastomere wird mit einem Buchstaben und mit Zahlen identifiziert. Das Furchungsmuster ist bilateralsymmetrisch und konstant. Die Farbe der Zellen reflektiert den Determinationszustand. Vom Zeitpunkt der Färbung an, ist das Entwicklungsschicksal der betreffenden Zelle festgelegt. Gelb = Epidermis, dunkelblau = Gehirn, hellblau = Rückenmark, rot = Muskel, hellrot = Mesenchym, rosa = Chorda, grün = Entoderm



Neben der radiären und bilateralen holoblastischen Furchung gibt es noch die **Spiralfurchung**, die für Anneliden und Mollusken (außer Tintenfischen) charakteristisch ist (Abb. 12.44b S. 716). Dabei stehen die Furchungsspindeln in einem schiefen Winkel zur Animal-Vegetativ-Achse, so dass die Blastomeren spiralförmig gegeneinander versetzt sind.

Furchung bei Insekten: Die dotterreichen Eier der Insekten furchen sich nur an der Oberfläche, was als **meroblastisch superfiziell** be-



zeichnet wird. Die Frühentwicklung von *Drosophila* (Abb. 3.15) ist durch synchrone Kernteilungen ohne Cytokinese charakterisiert. Der Zygotenkern teilt sich in 2, 4, 8, 16 etc. Furchungskerne ohne Cytokinese, so dass ein **Syncytium** von zahlreichen Kernen in einem gemeinsamen Cytoplasma entsteht. Im 256-Kernstadium beginnen die Kerne aus dem dotterreichen Innern des Eies an die Oberfläche zu wandern. Die eigentliche Furchung setzt erst im 512-Kernstadium ein und beginnt mit der Abschnürung von 12–16 sog. **Polzellen** – den späteren *Urkeimzellen* – am Hinterpol des Eies. Die übrigen Kerne reihen sich im corticalen Cytoplasma an der Eioberfläche auf, wo sie noch vier weitere synchrone Teilungen durchlaufen. Die Dauer des Kernzyklus beträgt nur etwa 9 min. Ein Teil der Kerne, die sog. Vitellophagen, bleiben im Dotter zurück und werden polyploid. Nach 13 Kernteilungen werden von der Peripherie her Plasmamembranen gebildet, die die Kerne gegeneinander abgrenzen. Dadurch entsteht ein einschichtiges **Blastoderm** aus etwa 6 000 Zellen.

Der Stammbaum der Furchungskerne kann mit Hilfe von **Gynandern** analysiert werden. Gynander (S. 192) sind genetische Mosaiken, die bei *Drosophila* durch den Verlust eines der beiden X-Chromosomen in den frühen Kernteilungen entstehen. Der Verlust der X-Chromosomen während der 2. Kernteilung (in beiden Tochterkernen) führt zu einem Tier, das je zur Hälfte aus weiblichen (XX-) und männlichen (X0-) Zellen besteht. Die Verteilung der beiden Zelltypen im Blastoderm ist weitgehend zufällig. Die Kerne werden zwar nicht völlig durcheinander gemischt, aber die Trennungslinie zwischen männlichen und weiblichen Arealen verläuft zufällig. Daraus können wir schließen, dass die Wanderung der Kerne an die Eioberfläche zufällig erfolgt. Die Herkunft der Furchungskerne bei der Blastodermbildung ist somit unbestimmt und für das spätere Entwicklungsschicksal irrelevant. Das Entwicklungsschicksal hängt vom Ort ab, an dem ein Furchungskern den Cortex erreicht, nicht von seiner Herkunft. Am Hinterpol bildet er eine Urkeimzelle, am Vorderpol dagegen eine Zelle der Kopfregion.

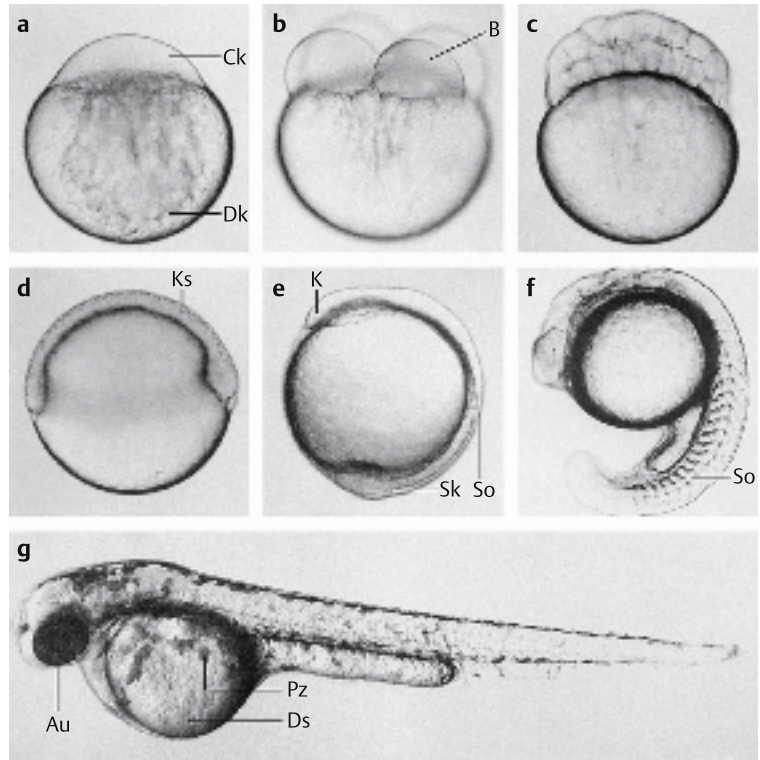
Furchung bei Tintenfischen, Fischen, Reptilien und Vögeln: Die Furchung der dotterreichen Eier von Fischen, Reptilien, Vögeln und Tintenfischen erfolgt **meroblastisch** und **discoidal**. Sie beschränkt

Abb. 3.15 Frühentwicklung von *Drosophila*.

a Befruchtetes Ei. **b** 4-Kernstadium. **c** 512-Kernstadium. Bildung von Polzellen. **d** 11. Kernteilungszyklus: ca. 1500 Kerne wandern in den Cortex, ein Teil bleibt als Vitellophagenkerne im Dotter zurück. **e** Blastodermstadium: Bildung von Zellmembranen und superfizielle Furchung führt zur Bildung des Blastoderms. Die Blastodermzellen stehen über Cytoplasmakanäle mit dem Dotter in Verbindung.

Abb. 3.16 Frühe Embryonalentwicklung beim Zebrafisch (*Danio rerio*) (nach Nüsslein-Volhard). **a** Befruchtetes Ei mit Cytoplasmakappe und Dotterkugel. **b** 4-Zellstadium, nur die Cytoplasmakappe wird gefurcht. **c** 64-Zellstadium. **d** Keimscheibe (Schild). **e** 1-Somitenstadium. **f** 20-Somitenstadium. **g** Geschlüpfte Larve.

Au = Auge, B = Blastomeren (Furchungszellen), Ck = Cytoplasmakappe, Dk = Dotterkugel, Ds = Dottersack, K = Kopfanlage, Ks = Keimscheibe, Pz = Pigmentzelle, Sk = Schwanzknospe, So = Somite (Ursegment).



sich auf ein scheibenförmiges Areal, das als Keimscheibe am animalen Pol auf der Dotterkugel sitzt, die nicht gefurcht wird. Die Frühentwicklung lässt sich beim transparenten Embryo des Zebrafisches (*Brachydanio rerio*) besonders gut verfolgen (Abb. 3.16). Nach der Befruchtung trennt sich das Cytoplasma vom Dotter und bildet am animalen Pol eine Kappe, in der die Furchungsteilungen etwa alle 15 Minuten erfolgen. Innerhalb von etwa 3 Stunden entsteht das Blastoderm, das aus etwa 1000 Zellen besteht, die auf einer großen Dotterzelle sitzen. Nach der 10. Furchungsteilung ist die Cytokinese der vegetativen Zellen am Rande des Blastoderms unvollständig und die Kerne besiedeln die Dotterzelle, die nun zum vielkernigen Syncytium wird. Das Blastoderm breitet sich über die Dotterkugel aus, ein Vorgang, der als **Epibolie** bezeichnet wird. Wenn sich die Keimscheibe bis zum Äquator ausgebreitet hat (50% Epibolie), beginnt die **Gastrulation**: Die Zellen am Rande der Keimscheibe wandern ins Innere und konvergieren auf der Dorsalseite, wo sie die Achsenorgane des Embryos bilden. Nach ca. 10 Stunden sind Kopffortsatz und Schwanzknospe gebildet und der erste Somite (Ursegment) deutet den Beginn der Körpersegmentierung an (Abb. 3.16e). Nach 48 Stunden schlüpft die Larve aus den Eihüllen. Beim **Hühner-ei** beginnt die Furchung bereits im Eileiter. Bei der Eiablage besteht die Keimscheibe aus etwa 60000 Blastodermzellen, die eine flache Kalotte auf der gelben Dotterkugel bilden.

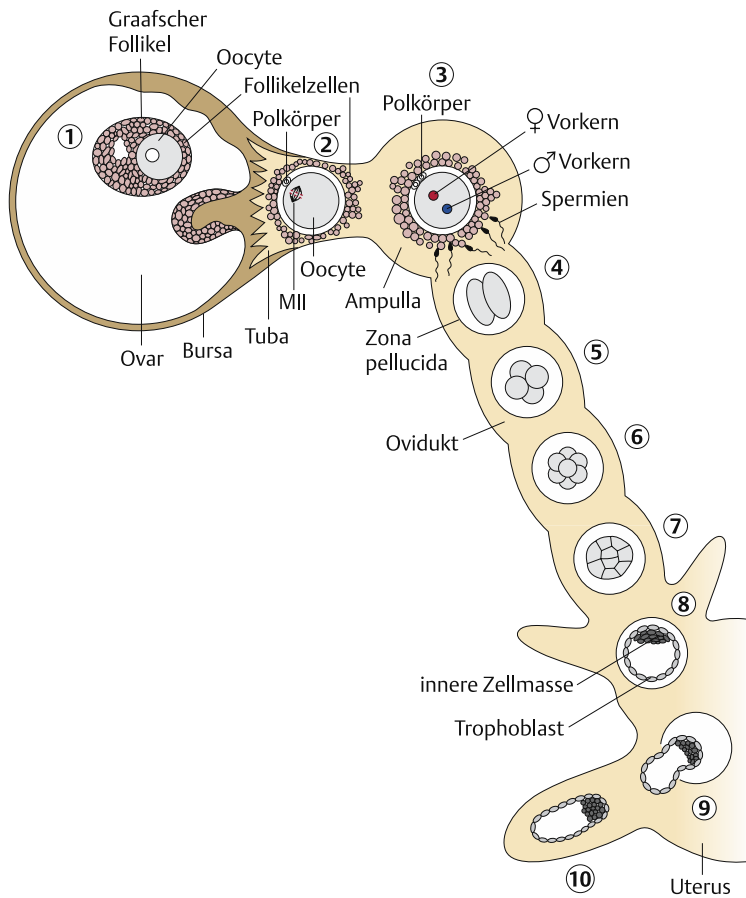


Abb. 3.17 Frühe Embryonalentwicklung der Maus bis zur Implantation. 1 Graafscherscher Follikel mit Oocyte. 2 Ovulation. 3 Befruchtung. 4 Furchung (2-Zeller). 5 4-Zellstadium. 6 Morula. 7 Kompaktion der Morula. 8 Blastocyste. 9 Schlüpfen. 10 Implantation.

Furchung bei Säugetieren: Die Säugetiere nehmen eine Sonderstellung ein. Sie haben sehr dotterarme Eier, da die Ernährung schon früh über die Plazenta erfolgt. Die Frühentwicklung der Maus ist in Abb. 3.17 zusammengefasst. Im Ovar wird jede Oocyte von einem Follikel aus ca. 6000 Follikelzellen umgeben. Bis zur Ovulation wächst die Oocyte etwa auf das hundertfache ihres Volumens heran und erreicht einen Durchmesser von ca. 85 μm . Sie produziert eine 7 μm dicke Basallamina, die als **Zona pellucida** bezeichnet wird. Die **Ovulation** wird durch Hormone der Hypophyse – das follikelstimulierende Hormon (FSH) und das Luteinisierungshormon (LH) – ausgelöst, wobei der Follikel platzt und die Oocyte entlässt (Abb. 5.5 S. 347). Zum Zeitpunkt der Ovulation befindet sich der Oocytenkern in der Metaphase der 2. meiotischen Teilung; der erste Polkörper ist bereits abgestoßen. Das Ei wird vom Eileiter aufgenommen und durch Cilienschlag in die Ampulle befördert, wo die Befruchtung (S. 376) stattfindet. Der Eikern beendet die Meiose, und die beiden Vorkerne wandern aufeinander zu. Sie replizieren ihre DNA, die Kernhüllen lösen sich auf, und die väterlichen und mütterlichen Chromosomen ordnen sich in einer gemeinsamen Spindel an. Die erste **Furchung** erfolgt erst etwa 24 h nach der Befruchtung.

Im Gegensatz zu den Amphibien setzt bei den Säugetieren die Transkription der zygotischen Gene schon in den ersten Furchungsteilungen ein. Diese sind nicht synchron, so dass auch ungeradzahlige Blastomerenstadien auftreten. Im 8-zelligen Morulastadium kommt es zu einer Veränderung der Zelladhäsion, die als Kompaktion (engl.: compaction) bezeichnet wird. Unter dem Einfluss von **Uvomorulin** (= **E-Cadherin**), einem Zelladhäsionsmolekül, zieht sich der ganze Embryo zusammen, so dass die äußeren Zellen die inneren dicht umschließen und die Zellen stärker aneinander haften. Dabei werden die Zellen polarisiert: Die äußeren Zellen bilden Verschlusskontakte (Abb. 1.7 S. 27), die unterschiedliche apikale und basolaterale Zellmembranabschnitte voneinander trennen. Diese äußeren Zellen werden anschließend zu extraembryonalen **Trophoblastenzellen**, die zur Implantation in der Uteruswand dienen. Die inneren Zellen werden dagegen zur sog. **inneren Zellmasse**, aus der der eigentliche Embryo entsteht. Dieses Stadium wird als **Blastocyste** bezeichnet. Die Blastocyste schlüpft aus der Zona pellucida, nachdem eine Trophoblastenzelle eine Protease (Strypsin) produziert und die Zona pellucida lokal aufgelöst hat. Schließlich implantiert sich die Blastocyste ins Uterusepithel. Beim Säugetierembryo wird das Entwicklungsschicksal der Zellen v. a. durch Wechselwirkung zwischen den Zellen festgelegt (S. 276). Der Zellstammbaum ist sehr variabel.

3.7 Gastrulation

Im Anschluss an die Furchung folgen bei allen Metazoen die Gastrulationsvorgänge, bei denen die Zellen durch Gestaltbewegungen ganzer Zellverbände oder Wanderung von Einzelzellen an jene Orte gebracht werden, an denen später die entsprechenden Organe entstehen. Während der Gastrulation wird im Wesentlichen die **Grundorganisation des Embryos** aufgebaut. Bei der Verlagerung ganzer Zellschichten haften die Zellen stark aneinander und ändern ihre relative Position zueinander nicht, während sich bei der Zellwanderung die einzelnen Zellen unabhängig voneinander bewegen.

Gastrulation des Seeigelkeims: Bei der Gastrulation des Seeigelkeims spielen beide Mechanismen – sowohl die Wanderung von Einzelzellen als auch die Umlagerung eines Zellverbandes – eine Rolle. In einer ersten Phase wandern die **primären Mesenchymzellen** als Einzelzellen am vegetativen Pol ins Blastocoel ein (Abb. 3.13 h). Dabei geben sie ihren Kontakt zur Außenseite der Blastulawand auf und dringen ins Blastocoel ein. Auf der Innenseite sind die Blastulazellen von einer Basallamina bedeckt, die neben anderen Proteinen auch **Fibronectin** (S. 29) enthält. Die eingewanderten primären Mesenchymzellen bilden lange kontraktile Fortsätze (**Filopodien**) aus, mit denen sie sich auf der Basallamina bewegen. Im Verlauf der Gastrulation erhöht sich die Affinität der primären Mesenchymzellen für Fibronectin zunehmend. Die Zellen ordnen sich

in einer ringförmigen Zone um den vegetativen Pol an, fusionieren miteinander zu einem Syncytium und bilden die Skelettstäbe der späteren Pluteus-Larve (Abb. 3.13 k S. 218). In der zweiten Phase der Gastrulation flacht sich die Blastula am vegetativen Pol ab und stülpt sich anschließend als Zellverband ein, was als **Invagination** bezeichnet wird. Die Einstülpung wird zum **Urdarm** (Archenteron), die Invaginationsstelle zum **Urmund** (Blastoporus). An der Spitze des sich einstülpenden Urdarmes wandern die **sekundären Mesenchymzellen** ins Blastocoel ein und bilden lange Filopodien aus, mit denen sie Kontakt mit der inneren Blastocoelwand am animalen Pol aufnehmen. Nachdem die Filpodien an der oralen Seite der Blastocoelwand fest haften, kontrahieren sie sich und ziehen den Urdarm in Richtung auf die orale Seite. Auf diese Weise entsteht das sog. **Prismastadium** (Abb. 3.13 j). Auf der oralen Seite stülpt sich nun der Munddarm (**Stomodaeum**) ein und vereinigt sich mit der Spitze des Urdarms. Die sekundären Mesenchymzellen lösen sich ab, und der Urdarm bricht auf der Mundseite durch, so dass ein durchgehendes Darmrohr entsteht. Der Urmund wird zum After. Aus der einschichtigen Blastula entsteht im Verlaufe der Gastrulation ein dreischichtiger Keim, bestehend aus den drei Keimblättern **Ekto-derm**, das den Embryo umhüllt, **Entoderm** (Darm) und dem dazwischenliegenden **Mesoderm**, das aus den primären und sekundären Mesenchymzellen hervorgeht.

Gastrulation bei Amphibien: Die Gastrulation ist bei Amphibien durch Markierung der Zellen mit Vitalfarbstoffen analysiert worden. Der Urmund entsteht im Bereich des grauen Halbmondes. Die Cytoplasma-Umlagerung (S. 214), die als Reaktion auf das Eindringen des Spermiums erfolgt, ist für die Gastrulation unerlässlich. Die **Rotation des inneren Cytoplasmas** gegenüber dem Cortex aktiviert in der Zone des grauen Halbmondes eine kleine Gruppe von Blastomeren, die dabei die Fähigkeit zur Invagination erlangen. Diese Zellen kontrahieren sich in ihrem basalen Teil, so dass sie flaschenförmig werden, und wandern am Urmund ins Innere der Blastula (Flaschenzellen, Abb. 3.18 b). Der Urmund ist zunächst schlitzförmig. Die Zellen der dorsalen Urmundlippe wandern zuerst ein. Isoliert man die Zellen der dorsalen Urmundlippe, behalten sie ihre Fähigkeit zur Einwanderung in eine darunterliegende Schicht von Zellen bei (Abb. 3.48 S. 277). Über den Rand des Urmundes wandern mehr und mehr Zellen ins Innere des Embryos ein (Abb. 3.18 c); zunächst dorsal, dann seitlich des Urmundes und schließlich auch an der ventralen Seite, wo die großen dotterhaltigen Zellen lokalisiert sind. Diese sukzessive Einwanderung wird als **Involution** bezeichnet. Das Blastocoeldach im Inneren des Embryos ist mit einem Netzwerk aus **Fibronectin** bedeckt, auf dem die Zellen wandern. Fibronectin ist ein Protein der extrazellulären Matrix. Die Zellen binden nur an eine bestimmte Domäne des Proteins, mit der Aminosäuresequenz Arg-Gly-Asp-Ser (RGDS). Durch Injektion von kurzen Peptiden mit dieser Sequenz kann die Einwanderung der Zellen vollständig blockiert werden, während andere Peptide aus dem Fibronectin-Protein inaktiv sind. Die injizierten, aktiven Peptide binden an Rezep-

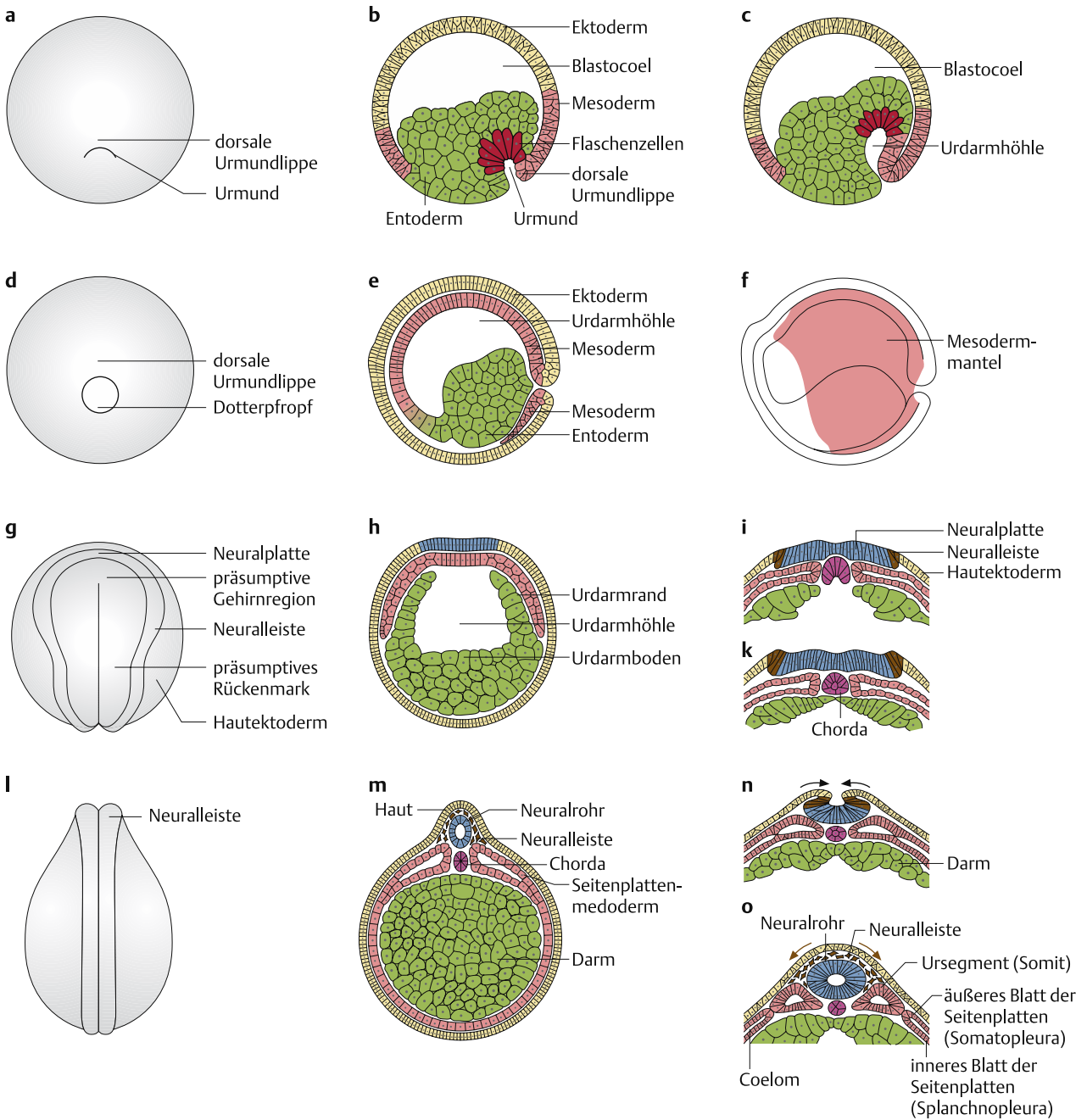


Abb. 3.18 Gastrulation, Neurulation und Neuralleistenentwicklung bei Amphibien. a–c Junge Gastrula. a Ventralansicht. b und c Längsschnitte. d–f Mittlere Gastrula. d Ventralansicht. e und f Längsschnitte. g–k Neurula. g Dorsalansicht. h–k Querschnitte. l–o Späte Neurula. l Dorsalansicht. m–o Querschnitte.

toren an der Oberfläche der einwandernden Zellen, so dass die Bindung der Rezeptoren an das Fibronectin des Blastocoeldaches kompetitiv gehemmt wird.

Im Verlauf der Gastrulation entsteht aus der einschichtigen Blastula ein **dreischichtiger Keim**. Auf der ventralen Seite bildet sich der Urdarm (Abb. 3.18 e), der sich vom dorsal einwandernden Mesoderm trennt und durch seitliches Hochwachsen zum Darmrohr schließt. Das Mesoderm bildet einen „Mantel“ (Abb. 3.18 f), der sich zwischen Ektoderm und Entoderm schiebt. Das Ektoderm kompensiert die Involution, in dem es sich auf der Oberfläche des Keimes ausbreitet (**Epibolie**).

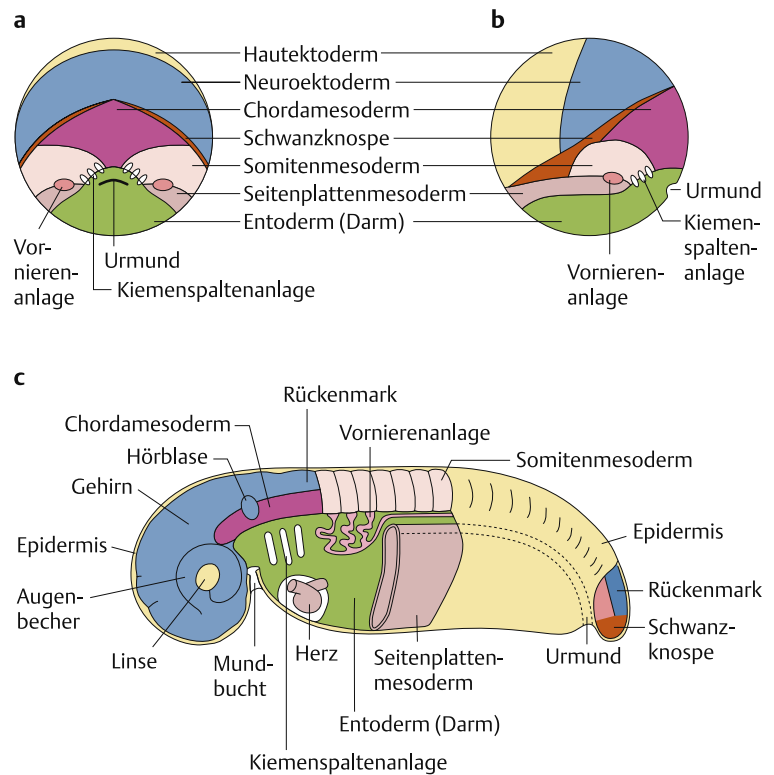
3.8 Grundorganisation des Embryos und Bildung der Keimblätter

Im Verlauf der Gastrulation wird die Grundorganisation des Embryos festgelegt. Tiere mit primärer Bilateralsymmetrie (Bilateria) können in zwei Hauptgruppen, **Protostomier** und **Deuterostomier**, unterteilt werden, die sich bezüglich Entwicklungsmodus und Grundbauplan unterscheiden (S. 713). Bei den Protostomiern wird der Urmund zum späteren Mund; der After geht aus einer sekundären Einstülpung des Ektoderms hervor, die zum hinteren Urdarm durchbricht. Bei Deuterostomiern wird der Urmund dagegen zum späteren After und der Mund wird auf der Gegenseite als Ektodermtasche neu gebildet. Dieser ontogenetische Unterschied korreliert mit Unterschieden in der Grundorganisation, v. a. in der Topographie des Nervensystems: Bei den Protostomiern wird das Zentralnervensystem ventral, bei den Deuterostomiern dorsal des Darmes angelegt.

Bei der Bildung des mittleren Keimblattes, des **Mesoderms**, zeigt sich eine große Vielfalt. Bei den Cnidariern, einfachen Polypen und Medusen wurde bisher angenommen, dass das mittlere Keimblatt nur in Form einer „Stützlamelle“ oder bei den Medusen als gallertartige Masse (**Mesogloea**) ausgebildet sei. Man hat sie deshalb als **Diploblasten** allen höheren Tierstämmen, den **Triploblasten** mit drei Keimblättern gegenübergestellt. Neuere Untersuchungen haben aber gezeigt, dass die Cnidarier bereits alle wichtigen mesodermalen Kontrollgene aufweisen, die z. B. für die Bildung von glatter und quergestreifter Muskulatur verantwortlich sind und dass mindestens die Medusen ein Mesoderm bilden. Die Unterscheidung zwischen Diplo- und Triploblasten fällt somit weg.

Bei allen Bilateria liegt zwischen dem Ekto- und Entoderm, ein mittleres Keimblatt, das Mesoderm. Dieses kann entweder als **Mesenchym** aus frei verteilten Zellen oder als **epitheliale Zellschicht** entstehen. Das Mesenchym ist ein Füllgewebe. Es entsteht durch Auswandern nicht aneinander haftender Zellen aus der Blastula (z. B. das primäre Mesenchym der Seeigel) oder erst während oder nach der Gastrulation (z. B. das sekundäre Mesenchym der Seeigel). Bei Wirbeltieren entsteht es als zusammenhängendes Epithel

Abb. 3.19 Anlageplan und Grundorganisation des Amphibienkeims (*Triturus*). **a** Ansicht von hinten. **b** Seitenansicht des frühen Gastrulastadiums. **c** Organtopographie im Schwanzknospenstadium.



(Abb. 3.18), das aber sekundär auch Mesenchym bilden kann. Bei Anneliden (Ringelwürmern) und Mollusken, bei denen die Blastomeren durch Spiralfurchung entstehen, wird das Mesoderm durch fortgesetzte Teilung bilateral angelegter Stammzellen (**Teloblasten**) gebildet. Die Teloblasten produzieren paarige Mesodermbänder, die sich bei Anneliden sukzessive in Coelomsäcke der einzelnen Körpersegmente gliedern (Abb. 12.62 S. 732).

Der **Anlageplan** gibt das Entwicklungsschicksal der Zellen an, wenn sie sich normal in situ (an Ort und Stelle) entwickeln.

Er kann experimentell durch Markierung und Analyse der Normalentwicklung von einzelnen Zellen aus den verschiedenen Regionen des Embryos bestimmt werden. Als Beispiel für den Aufbau eines Wirbeltierembryos sind in Abb. 3.19 **Grundorganisation** und **Anlageplan** des Amphibienkeims dargestellt. Der wiedergegebene Anlageplan entspricht einem frühen Gastrulastadium. Er sagt nichts über den Determinationszustand (S. 260) der Zellen aus. Das zukünftige Ektoderm liegt am animalen, das Entoderm am vegetativen Pol und das Mesoderm dazwischen. Im Verlauf der Gastrulation werden Meso- und Entoderm ins Innere verlagert und der Embryo wird dreischichtig (Abb. 3.19 c). Die verschiedenen Organe können den drei Keimblättern folgendermaßen zugeordnet werden:

- **Ektoderm:** Epidermis und ihre Derivate (z. B. Drüsen, Haare, Federn, Schuppen), Nervensystem, Sinnesepithelien, Neuralleisten-derivate,
- **Mesoderm:** Muskulatur, Skelett, Blut und Gefäßsystem, Exkretionsapparate, Gonadensoma,
- **Entoderm:** Verdauungstrakt mit Anhangsorganen (z. B. Leber, Pankreas, Schilddrüse, Lunge).

Eine strikte Zuordnung ist allerdings nicht in allen Fällen möglich; so bilden z. B. die **Neuralleisten** (S. 230) außer eindeutig ektoderma- len Zelltypen wie z. B. den Neuronen der Spinalganglien auch Knorpel und Knochen des Visceralskelettes, während das übrige Kopfskelett, sowie das Körperskelett aus dem Mesoderm entstehen. Auch die **Keimzellen** lassen sich keinem Keimblatt zuordnen. Die Urkeimzellen entstehen bei Amphibien entweder im Entoderm (Anuren) (Abb. 12.148 S. 821) oder im Mesoderm (Urodelen) und wandern sekundär ins somatische Gonadenmesoderm ein.

3.9 Organogenese

Nachdem die Grundorganisation des Embryos festgelegt ist, werden die verschiedenen Organsysteme ausgebildet. Im Folgenden beschränken wir uns vornehmlich auf die Beschreibung der frühen Organentwicklung der Vertebraten (insbesondere Amphibien).

3.9.1 Neurulation und Neuralleistenentwicklung

Im zunächst homogenen Ektoderm der frühen Gastrula wird durch die Wirkung des Urdarmdaches die **Neuralplatte** induziert (S. 272). Beim Vorgang der **Neurulation** rollt sich die Neuralplatte ein und schließt sich zum **Neuralrohr**, das sich vom Hautektoderm (Epidermis) ablöst.

Das Einrollen der Neuralplatte zum Neuralrohr ist ein morphogener Prozess, der auf Zellwanderung in der Längsachse und auf Formänderungen der einzelnen Zellen beruht. Im Gegensatz zu den flachen Zellen des Hautektoderms sind die Zellen der Neuralplatte hochzylindrisch. Das Cytoskelett (insbesondere die in Längsrichtung angeordneten Mikrotubuli) verleiht den Zellen ihre charakteristische Form. Auf der Apikalseite der Neuralplattenzellen bilden Mikrofilamente einen Ring, der sich beim Einrollen des Neuralrohrs zusammenzieht, ähnlich wie man einen Beutel mit einer Schnur zusammenziehen kann. Infolge dieser Konstriktion verringert sich die apikale Oberfläche der Zellen, die Neuralplatte wölbt sich an ihren Rändern auf und rollt sich zum Neuralrohr ein. Die Formveränderungen der Zellen können durch Colchicin und Cytochalasin, Inhibitoren der Mikrotubuli- bzw. Mikrofilamentbildung, gehemmt werden, so dass die morphogenetischen Gestaltungsbewegungen unterbleiben, die normalerweise zur Bildung des Neuralrohres führen. Das im Kopfbereich breit angelegte Neuralrohr gliedert sich in **fünf primäre**

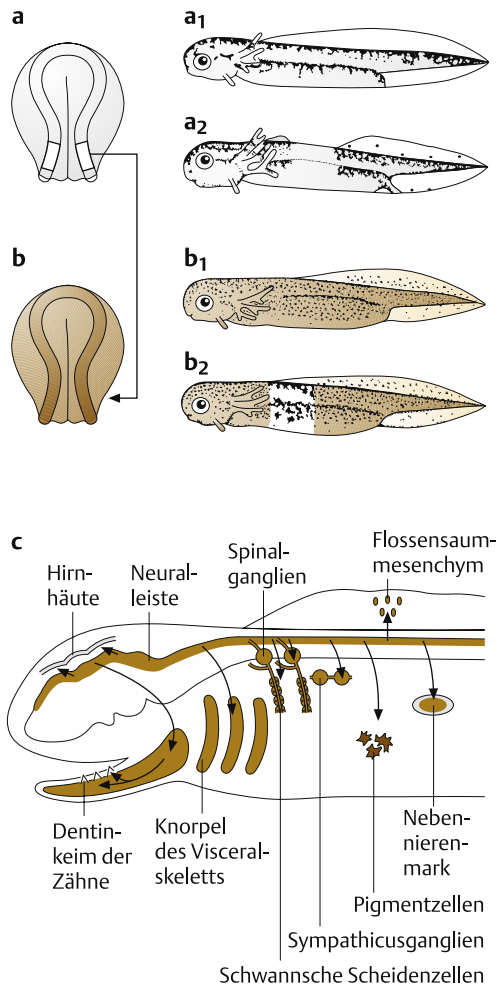


Abb. 3.20 Neuralleistenentwicklung beim Molch. **a** Exstirpation der Neuralleiste im Rumpfbereich. **a₁** *Triturus torosus*, Kontrolltier. **a₂** Fehlen des Flossensaums und der Pigmentzellen nach Exstirpation. **b** Transplantation der Neuralleiste von *T. torosus* auf *T. rivularis*. **b₁** *T. rivularis*, Kontrolltier. **b₂** Transplantationschimäre. **c** Neuralleistenderivate.

Hirnbläschen (Plus 6.4 S. 422). Am Zwischenhirnboden werden seitlich die beiden Augenblasen ausgestülpt (Abb. 7.24 S. 457). Median legt sich der Hinterlappen der Hypophyse an (Abb. 5.3 S. 373). Das Nachhirn setzt sich im Rückenmark fort. Als Reste des embryonalen Lumens des Neuralrohrs bleiben im Gehirn die Ventrikel (Hohlräume) und im Rückenmark ein Zentralkanal erhalten.

An den Rändern der Neuralplatte werden die **Neuralleisten** ausgesondert, die beim Verschluss des Neuralrohrs als einzelne Zellen auswandern (Abb. 3.18i–o).

Das **Entwicklungsschicksal** dieser Neuralleistenzellen wurde durch Transplantationsexperimente bestimmt (Abb. 3.20). Transplantiert man die Neuralleisten aus der Rumpfregeion einer Molchneurula an die entsprechende Stelle einer Neurula von einer anderen Molchart, z. B. von *Triturus torosus* auf *T. rivularis*, entsteht eine **Molch-Chimäre** aus Zellen beider Species. In diesem frühen Stadium werden artfremde Transplantate toleriert. In der chimärischen Larve sind die großen *T. torosus*-Pigmentzellen in der Rumpfregeion deutlich von den kleineren *T. rivularis*-Zellen zu unterscheiden (Abb. 3.20b₂). Die großen Pigmentzellen stammen somit von den Neuralleisten des Spendertieres ab. Außer Pigmentzellen liefert die Neuralleiste die Mesenchymzellen des Flossensaums, die Spinalganglien und die Ganglien des vegetativen Nervensystems (Abb. 6.25 S. 427), die Schwanschen Scheidezellen, die die Nerven umhüllen, die Hirnhäute, das Nebennierenmark, die Knorpel des Visceralskelettes und die Dentinkeime der Zähne (Abb. 3.20c). Bei der Spenderlarve fehlen nach dem Herausschneiden (Exstirpation) der Neuralleisten die Pigmentzellen und das Flossensaummesenchym (Abb. 3.20a₂). Außerdem zeigt die Spenderlarve auf einen lokalen Berührungsreiz keine Reaktion. Diese sensorische Lähmung ist auf das Fehlen der Spinalganglien mit den sensorischen Nervenzellen zurückzuführen.

In Transplantationsexperimenten zwischen Hühner- und Wachtelembryonen konnte die Analyse bis auf die einzelne Zelle verfeinert werden, da die Wachtelzellen in ihren Kernen einen Heterochromatinkörper aufweisen, der es erlaubt, selbst einzelne Wachtelzellen in einem Verband von Hühnerzellen zu identifizieren. Die Analyse dieser Hühner-Wachtel-Chimären hat viel zum Verständnis der Neuralleistenentwicklung beigetragen.

3.9.2 Mesodermale Organe

Während der Gastrulation wandert das **Mesoderm** als zusammenhängender Mantel zwischen Ektoderm und Entoderm ins Innere des Amphibienkeimes. Chordaanlage, Ursegmente (Somiten) und Seitenplatten differenzieren sich während der weiteren Entwicklung.

Die **Chordaanlage** erfährt einen starken Formwandel. Aus dem breit ausgedehnten sichelförmigen Chordabereich an der oberen Ur-mundlippe (Abb. 3.18) sind die Zellen konvergierend auf den Ur-

mund zugeströmt, von wo sie dann als länglicher Strang in der Mediane des Urdarmdaches vorstoßen. Im Verlauf der Organogenese löst sich die Chordaanlage vom seitlich angrenzenden Material der **Ursegmente (Somiten)** (Abb. 3.18 h–o) und bildet einen Stab in der Längsachse des Keimes. Die dorsalen, die Chorda beidseitig begleitenden Mesodermstreifen gliedern sich – von cranial nach caudal fortschreitend – in die Somiten, die sich ihrerseits gegen die weiter ventral liegenden, flachen Seitenplatten absetzen (Abb. 3.18 i–o). Die Somiten differenzieren sich in drei verschiedene Anlagen: Sklerotom, Myotom und Dermatome. Die **Sklerotome** bilden ein Mesenchym, das die Chorda umgibt und die Wirbelsäule bildet. Die **Myotome** (Muskelsegmente) differenzieren sich zur Stamm-Muskulatur. Die einzelnen Muskelvorläuferzellen (**Myoblasten**) fusionieren dabei zu vielkernigen Syncytien, die als Muskelfasern mit ihren Myofibrillen (Abb. 8.4 S. 474) der Kontraktion dienen. Auf der peripheren Seite löst sich das **Dermatom**, das die Zellen für das Unterhautgewebe (**Dermis**) liefert, von den Somiten ab.

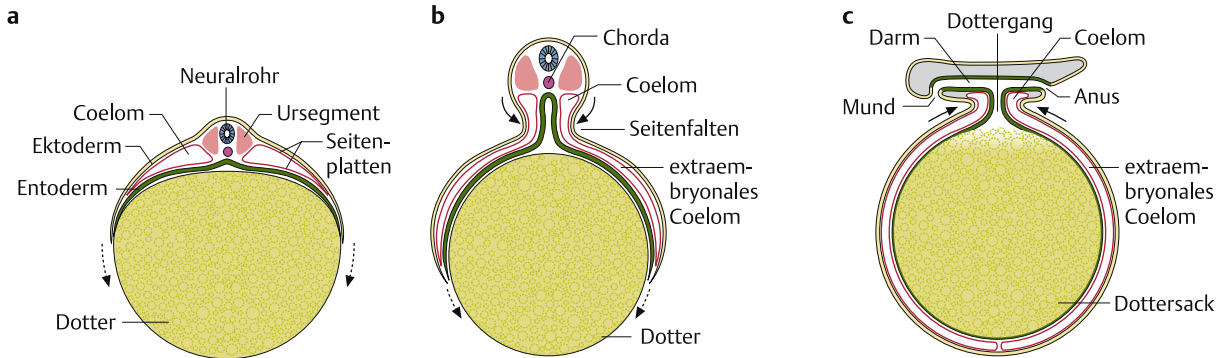
Die Somiten stehen anfänglich noch über einem Ursegmentstiel mit den unsegmentierten Seitenplatten in Verbindung. An diesen Stellen entstehen die segmental angeordneten Nephrone (Nierenkanälchen) der Vorniere (Pronephros, Abb. 3.19, Abb. 12.147). Die Seitenplatten trennen sich in ein inneres (splanchnisches) und ein äußeres (somatisches) Blatt. Das **splanchnische Blatt** bildet dorsal auf der Höhe der Urnieren die paarigen Genitalfalten, die Anlagen des Gonadensomas (Abb. 12.149) sowie das dorsale Mesenterium, an dem das Darmrohr befestigt ist. Im **somatischen Blatt** aggregieren die mesodermalen Zellen der Extremitätenknospen. Bei Amnioten (Reptilien, Vögeln und Säugetieren) ist die Anlage der Rumpfnieren (Opisthonephros), die vom auswachsenden Ureter induziert wird (S. 823), ebenfalls im somatischen Blatt lokalisiert. An der ventralen Fusionsstelle der Seitenplattenränder entsteht die Herzanlage.

3.9.3 Entodermale Organe

Das **Entoderm** entwickelt sich zum Verdauungstrakt. Auswüchse des Darms differenzieren sich im vorderen Abschnitt zu **Schilddrüse** und **Lunge** (Lungenepithel), im mittleren Bereich zu **Leber** und **Pankreas** (Bauchspeicheldrüse).

Die ursprünglichen Verbindungen zum Darm werden zum Gallen- und Pankreasgang. In der Mundregion nimmt das vorstoßende Entoderm des Kopfdarmes direkten Kontakt mit der ektodermalen Mundbucht (Stomodaeum) auf. Aus dem ektodermalen Stomodaeum entsteht als Ausstülpung die sog. **Rathkesche Tasche**, die später den Vorderlappen der Hypophyse bildet (S. 373). Ekto- und Entoderm stoßen an der gemeinsamen Pharyngealmembran zusammen, die sich später auflöst, so dass die Passage von der Mundhöhle zum Schlunddarm (**Pharynx**) eröffnet ist. Ähnlich brechen bei Fischen und Amphibienlarven auch die Kiemenspalten durch: Vom Entoderm des Vorderdarmes wachsen segmental hintereinander die Schlundtaschen aus, die das Mesoderm verdrängen und gegen das

Fische



Sauropsiden

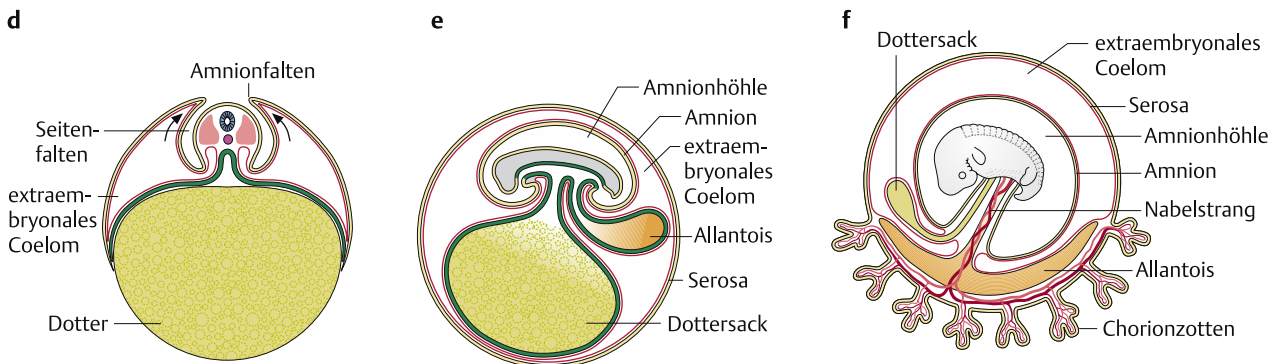


Abb. 3.21 Embryonale Anhangsorgane der Wirbeltiere. a, b Querschnitte und c Längsschnitt durch einen Fischembryo. Bildung des Dottersacks (in a, b $\cdots\rightarrow$) und Auffaltung des Embryokörpers vom Dottersack (\rightarrow). d Querschnitt und e Längsschnitt durch einen Sauropsidenembryo, Amnionbildung bei Reptilien und Vögeln. f Schema eines Säugerembryos.

Ektoderm vorstoßen, das seinerseits entsprechende Einbuchtungen bildet. Bei Amnioten, die primäre Landbewohner sind, kommt es nur ausnahmsweise als Missbildung zum Durchbruch von Kiemenpalten. Bei der Umbildung des Urmundes zur Kloake oder zum After sind ebenfalls Entoderm und Hautektoderm beteiligt.

3.9.4 Embryonale Anhangsorgane

Bei Tieren verschiedener Stämme werden während der Entwicklung embryonale Anhangsorgane gebildet, die der Ernährung, dem Gasaustausch, der Exkretion oder dem Schutz des Keimes dienen und sich beim Übergang zum freien Leben rückbilden.

Unter den Wirbeltieren bildet sich bei Fischen, Reptilien und Vögeln, die aus dotterreichen Eiern durch discoidale Furchung entstehen, ein **Dottersack**, der mit dem Darm in Verbindung steht und der Ernährung des Embryos dient (Abb. 3.21). Bei den sekundär dotterarmen Säugerembryonen ist der Dottersack als phylogenetisches Relikt erhalten geblieben. Lediglich bei den Amphibien, deren dotterarme Eier holoblastisch furchen, wird der gesamte Dottervorrat direkt in die Furchungszellen eingelagert und durch intrazelluläre Enzyme verdaut. Bei Fischen, Reptilien und Vögeln wird zunächst