BUFUS-INFO Nr.6 1990 Universität Salzburg

Embryonalentwicklung der Knochenfische

1. Furchung und Gastrulation

von Annette BRANDSTÄTTER

I. FURCHUNG UND GASTRULATION

Eine einheitliche Beschreibung der Embryonalentwicklung der Knochenfische ist nicht möglich, da zwischen den einzelnen Klassen und auch innerhalb einer Klasse große Unterschiede bestehen. Deswegen will ich nur auf die Embryonalentwicklung der Teleostei eingehen.

Begriffserläuterungen

telolecithal: Dotter einem Pol des Eies genähert, Bildungsplasma zum anderen Pol abgedrängt.
meroblastisch: Furchung beschränkt sich auf Bildungsplasma, Dottermasse bleibt ungefurcht.
discoidal: Furchungsmuster der telolecithalen Eier, Zellteilungen in der Keimscheibe.
äquatorial: Teilungsebene parallel der Hauptachse des Keimes
meridional: ... senkrecht ... (animal - vegetativ).

Morphologie der ovulierten und besamten Oocyte

Teleostiereier sind telolecithal. Die Entwicklung verläuft meroblastisch discoidal.

In der ovulierten Oocyte (Abb.1a) liegt der Dotter im Zentrum des Eies. Das dotterfreie Cytoplasma bildet eine periphere Schicht. Der Dotter ist durchsetzt von einem Netzwerk des Bildungsplasmas, welches peripher in dieses übergeht. Das Kermaterial ist meist nahe der Mikropyle, welche sich immer am animalen Pol befindet, gelegen.

Das Spermium tritt durch die Mikropyle ein. Der Befruchtungsprozess wird durch den Kontakt des Spermiums mit dem peripheren Ooplasma initiiert. Daraufhin fließt das

periphere Cytoplasma zum animalen Pol und formt dort die Keimscheibe (Abb.1b). Das Ei verwandelt sich so von dem centrolecithalen in den telolecithalen Typ. Die Plasmaströmung wird durch ein ausgedehntes Cytoskelett aus Mikrotubuli und Mikrofilamenten im Randplasma und in den zentralen Plasmasträngen verursacht. Nachdem die Polkörperchen abgegeben worden sind, wandern der Ei- und Spermienpronucleus zum Zentrum der Keimscheibe, wo sie fusionieren. Die erste Furchung erfolgt ca. 1/2 bis 1 Stunde nach Spermieneintritt.

Furchungsablauf

Die erste Furche (Abb.2a) unterteilt die Keimscheibe meridional zum 2-Zellstadium. Die zweite Furche (Abb.2c) erfolgt meridional und im rechten Winkel zur ersten Furche. Die dritte Furche (Abb.2d) liegt vertikal und parallel zur ersten Furche. Die vierte Furche ist vertikal und parallel der langen Achse des 8-Zellstadiums. Die fünfte Teilung zum 32-Zellstadium erfolgt vertikal. Bis zu diesem Zeitpunkt ist der Keim einschichtig. Alle Blastomeren weisen zum Dotter hin keine Zellwände auf und stehen untereinander durch Plasmastränge in Verbindung (Abb.2b). Die sechste Furche erfolgt äquatorial und führt zum zweischichtigen Keim, wobei die ersten Zellen mit vollständig umgebender Plasmamembran entstehen. Die folgenden Furchungen sind nicht mehr synchron in den mitotischen Teilungen. Äquatoriale und meridionale Teilungen sind vermischt. Das Blastoderm (Keimscheibe) liegt als kappenartige Masse von sich teilenden Zellen einem sich formenden Blastocoel auf. Die Entwicklung führt über die frühe Blastula (Discoblastula) zur späten oder flachen Blastula.

Strukturell lassen sich am Ende des Furchungsgeschehens im Blastoderm vier Schichten voneinander abgrenzen (Abb.3). Das "enveloping layer" (EL) ist eine superficiale Schicht von Zellen, die einen epithelähnlichen Verband bilden. Darunter liegt eine lose organisierte Gruppe von Blastomeren (deep cells), die sich individuell zwischen EL und Periblast bewegen. Unterhalb dieser Schicht liegt das Blastocoel. Der Periblast ist eine syncytiale Schicht, der den embryonalen

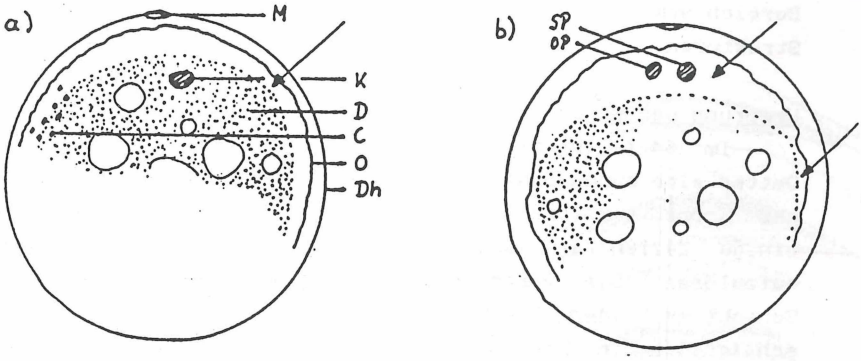

Abb. 1
a) Ovulierte Oocyte . M-Micropyle, K-Eikern, D-Dotter, C-Corticalgranula, O-Oolemma, Dh-Dotterhaut, → Bildungsplasma umgibt den Dotter in gleichmäßig dünner Schicht.
b) Besamte Oocyte . SP-Spermienpronucleus, OP-Eipronucleus, → Bildungsplasma sammelt sich am animalen Pol zur Keimscheibe.

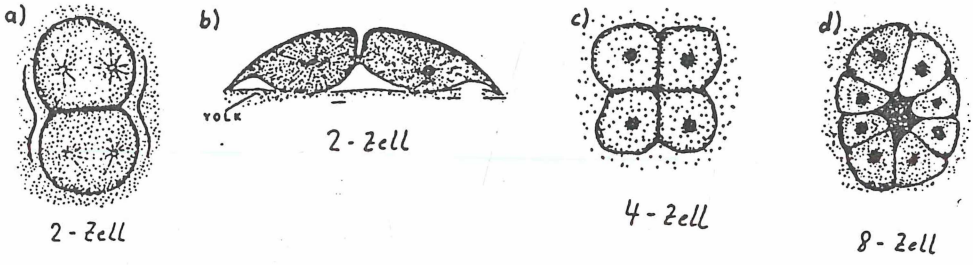

Abb. 2
zu b) 2-Zellstadium, Plasmastränge zwischen den Blastomeren erkennbar. Blastomeren zum Dotter hin offen.

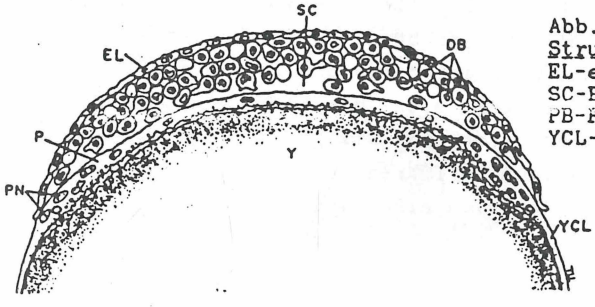

Abb. 3
Struktur des Blastoderms .
EL-enveloping layer, DB-deep cells, SC-Blastocoel, P-Periblast, PB-Periblastnuclei, Y-Dotter, YCL-yolk cytoplasmic layer.

Bereich vom Dotter abgrenzt. Er bildet nur extraembryonale Strukturen.

Ursprung des Periblasten

Im 64-Zellstadium sieht man zwischen Blastocoel und Dotter eine dünne Schicht von Protoplasma, welche die Ränder der Kappe verbindet. Ab der 9. oder 10. Teilung beginnen einige Zellen am Rande des Blastoderms ihre Zellwände aufzulösen. Sie verschmelzen, um gemeinsam eine syncytiale Schicht zu bilden. Die Kerne teilen sich weiter und wandern schließlich in die periblastische Schicht unterhalb des Blastocoels, wo sie den zentralen Periblasten bilden. Unter dem peripheren Periblasten versteht man die syncytiale Schicht entlang der Kanten des wachsenden Blastoderms.

Gastrulation

Das Blastoderm ist anfänglich auf die Spitze des Eies beschränkt. Im Zuge der anschließenden Dotterumwachsung breitet sich das Blastoderm bei gleichzeitig stattfindenden Zellteilungen über die Dotterkugel in Richtung vegetativen Pol aus. Zur Entstehung der drei Keimschichten bestehen zwei grundlegend verschiedene Ansichten. Die Gastrulationstheorie entstand am Anfang des 20. Jahrhunderts. Erst in den letzten 10 Jahren formulierte man eine neue Theorie, die Konvergenztheorie.

Die Gastrulationstheorie

Man unterscheidet zwischen zwei Typen von Bewegungen. Die Epibolie beinhaltet die zentrifugale Zellbewegung zum Keimscheibenrand und Wanderung der Zellen in Richtung vegetativen Pol. Die Embolie ist die Verschiebung der Zellen um und unter den Keimscheibenrand. Abb.4 zeigt die Richtung der Zellbewegung während der Embolie. Die Bewegungen sind am caudalen Keimscheibenrand am stärksten. Sie verursachen eine Ausdünnung im Zentrum des Blastoderms und führen zum Aufbau des Keimschildes, in welchem sich die drei Keimschichten organisieren. Auf diesen Vorgang will ich später genauer eingehen. Zentrifugalbewegungen führen zur Stauung der Zellen am Keimscheibenrand, so daß sich eine Randwulst (Keimring)

Abb 4

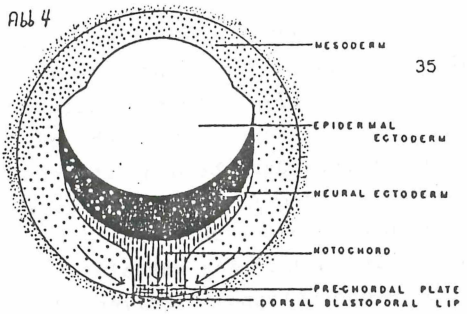

Abb 5

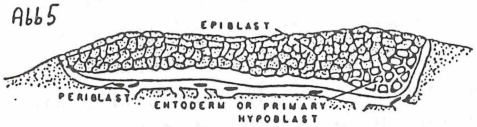

Abb. 4
Prospektive Bedeutung der Keimscheibenareale .
Aufsicht des Blastoderms von presumptiven organformenden Gebieten kurz vor der Epibolie.
Pfeile zeigen die Richtung der Zollbewegung während der Embolie.

Abb. 5
Schematisierter Schnitt durch das Blastoderm kurz vor Beginn der Epibolie.

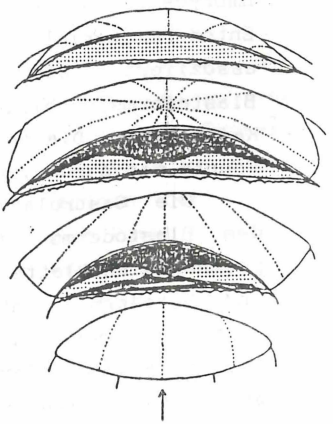

Abb. 8
Stereogramm des Blastoderms.
Pfeil markiert Bilateralsym.
Mesoderm-schwach gepunktet
Prosp. Nervensystem-horizontale Linien
Prosp. Notochord- vertikale L.
Prosp. Entoderm- stark gepunkt.

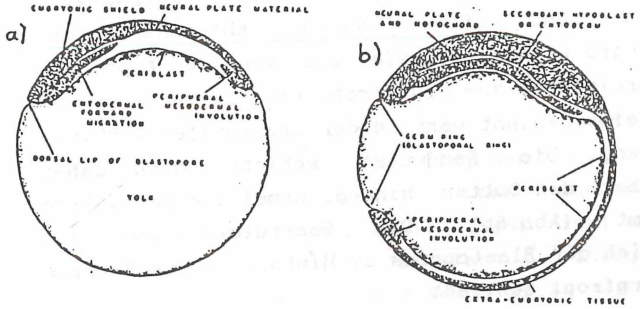

Abb. 6
a) Saggital-Schnitt durch die frühe Gastrula
b) Midsaggitalschnitt durch die späte Gastrula.

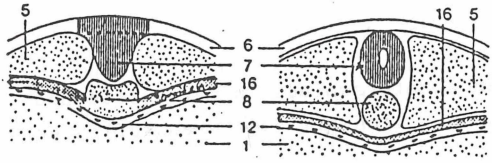

Abb. 7
Querschnitt durch die Dorsalregion nach Ausbildung der Neuralleiste / nach Neurulation. 1-Dotter, 5-Ursegmentmesoderm, 6-Ektoderm, 7-Neuroektoderm, 8-Chordamesoderm, 12-zentraler Periblast, 16-Entoderm.

bildet. Der Keimring ist am prospektiven caudalen Ende des Embryos deutlich verdickt (Abb.5). Das presumptive Entodermmaterial (Hypoblast) ist mit dieser Gegend assoziiert. Der Epiblast, ein weiterer Bereich des Blastoderms, bildet den Vorläufer der beiden anderen Keimblätter. Die prospektive Bedeutung der Keimscheibenareale konnte man durch Vitalmarkierungen benennen (Abb.4).

Die Gastrulation beginnt, indem über das caudale Ende des Blastoderms (dorsale Blastoporuslippe) Zellen der prechordalen Platte, gefolgt von Chordazellen, zwischen Ekto- und Entoderm zentral einwandern. Sie sind beiderseits flankiert von axialem Mesoderm, dieses wiederum von Seitenplattenmesoderm. Assoziiert mit der Wanderung der genannten Zellen errichtet sich unterhalb der Zellen ein entodermaler Boden (sekundärer Hypoblast, Abb.6a), indem primäre Hypoblastzellen aktiv in anterio-lateraler Richtung vorwandern. Das Neuralmaterial folgt den Bewegungen der Chorda- und Mesodermalen Zellen und schiebt sich vom Keimscheibenrand aus median über den Chordazellen zusammen.

Während der ersten Phasen der Gastrulation erscheint das invaginierte Material als einzige dicke Schicht. Erst später separieren sich die Gebiete voneinander (Abb.7). Das ZNS wird kompakt angelegt und bildet durch Dehiszens einen Neuralkanal. Es wird also nicht, wie z.B. von den Amphibien bekannt, die Neuralplatte zum Neuralrohr eingefalten.

Die Keimscheibe gewinnt während der Embryonalentwicklung laufend an Umfang. Die Randwulst schiebt sich daher fortschreitend über den Dotter hinweg, wobei die Keimanlage an Länge zunimmt (Abb.6b). Das Gastrulationsende ist erreicht, wenn sich der Blastoporus am Hinterende des Embryos über einem Dotterpfropf schließt.

Die Neurulation findet, wie schon kurz erwähnt, wAhrend der Gastrulation statt. Nach Gastrulationsende ist das ZNS bereits vorhanden und in Gehirnabschnitte gegliedert, ebenso sind zahlreiche Somiten zu erkennen.

Die Konvergenztheorie

Es bestehen grundlegende Unterschiede in der Auffassung zur Keimblätterentstehung, die ich im weiteren auflisten

möchte.

1. Die Zellen des "enveloping layers" formen nur extraembryonale Strukturen.

2. Es gibt zwei Arten der Bewegung der "deep cells": die epibolische Ausbreitung und die Konvergenz zur presumptiven posterioren Mittellinie des Embryos. Bei diesem Prozess konvergieren einige Zellen des Keimringes zu einem bestimmten Punkt auf dem Ring und bilden dort eine Zellaggregation (Embryonalschild) - siehe auch Punkt 6. Diese verlängert sich im weiteren Verlauf und bildet die Achse des frühen Embryos.

3. Innerhalb des Schildes organisieren sich die drei Keimblätter. Es gibt keinen Hinweis auf Invagination.

4. Die prospektive Bedeutung der Keimscheibenareale wurde mittels eines Stereogramms neu definiert (Abb.8) Die mesodermale Schicht zieht kontinuierlich durch das Blastoderm, während die Zellen der anderen Keimschichten auf die posteriore Hälfte des Blastoderms beschränkt sind.

5. Der Hypoblast ist Vorläufer des Entoderms, Notochord und Mesoderms des Embryonalschildes. Der Epiblast trägt nur teilweise zur Embryobildung bei.

6. Der Hypoblast entsteht durch Ablösen von Zellen von der unteren Seite des Blastoderms, die zum Rande des Blastoderms wandern und sich dort sammeln.

Abschließend möchte ich noch auf die Ursachen der Epibolischen Bewegungen eingehen. Das besamte Ei ist im vegetativen Bereich von einer dünnen cytoplasmatischen Schicht (yolk cytoplasmic layer, YCL) umgeben, welche kontinuierlich in den Periblasten übergeht (Abb.3). Die auftretende Bewegung des Periblasten resultiert aus dem Fluß der Organellen und Kerne in das YCL. Das Blastoderm wird nicht, wie früher angenommen, passiv heruntergezogen. Der Mechanismus liegt innerhalb der Zellen des Blastoderms. In der frühen Entwicklung läßt sich ein Wechsel in der Oberflächenaktivität der Zellen beobachten. Einige Zellen bilden sogenannte "blebs" (stumpfe Vorstülpungen aus hyalinem Cytoplasma) aus. Die Anzahl dieser Zellen vermehrt sich progressiv. Im weiteren Verlauf bilden diese Zellen

Lamellipodien und Lobopodien aus. Beide Arten von Vorstülpungen scheinen als Bewegungsorgan zu dienen, indem die Zellen die innere Oberfläche des EL sowie den Periblasten als Substrat benutzen.

Literatur

Browder,L.W. (1980): Developmental Biology. Saunders College Philadelphia. Chapter 12, pp. 452-499.

Nelson,O.E. (1953): Comparative Embryology of the Vertebrates. McGraw Hill Bookcompany, Inc.. New York, Toronto, London. Part II (pp.177-210), Part III (pp.279-516).

Schwartz,V. (1973): Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Georg Thieme Verlag Stuttgart. Kapitel 23.

Thomas,R.G., Waterman,R.E. (1978): Gastrulation in the teleost,Brachydanio rerio. Scan. Electr. Microsc. 2:531-540.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bufus-Info - Mitteilungsblatt der Biologischen Unterwasserforschungsgruppe der Universität Salzburg

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: 6

Autor(en)/Author(s): Brandstätter Annette

Artikel/Article: Embryonalentwicklung der Knochenfische. 1. Furchung und Gastrulation 31-38