

» „Nicht Geburt, Hochzeit oder Tod, sondern die Gastrulation ist der wichtigste Augenblick im Leben des Menschen.“ (Wolpert 1983, Entwicklungsbiologe)

## 2

### Lernziele

Ontogenese, Furchung, Gastrulation, Mesoderm, Keimblätter und Coelomverhältnisse verschiedener Tiergruppen

Im Gegensatz zur Stammesentwicklung (= Phylogenese) bezeichnet die Ontogenese nach Ernst Haeckel (1866) die gesamte Entwicklung eines einzelnen Organismus von der befruchteten Keimzelle bis zum Tod. Somit bezeichnet die Ontogenese einen Prozess zur Bildung artgleicher Nachkommen. Zum besseren Verständnis der Entwicklung eines Individuums wird die Untersuchung der Ontogenese in zwei Bereiche geteilt: die deskriptive (= beschreibende) und die kausale (= experimentelle) Embryologie.

Im Allgemeinen werden folgende Phasen der Entwicklung bei den vielzelligen Tieren (Metazoa) unterschieden:

- Embryogenese (Furchung, Gastrulation, Organogenese),
- postembryonale Entwicklung (von der Larve bis zum Adultus),
- Adoleszenz (Adultus mit Geschlechtsreife),
- Seneszenz (Altersphase bis Tod).

Nach Ernst Haeckel kann durch das Verständnis von ontogenetischen Prozessen die evolutionäre Geschichte von Organismen besser verstanden werden und somit auch deren Verwandtschaftsverhältnisse und Phylogenie (■ Tab. 2.1, Rekapitulationsregel). Allerdings zeigte sich schon frühzeitig, dass diese Regel großen Einschränkungen unterliegt. Nicht alle ursprünglichen Merkmalszustände werden in der Ontogenese rekapituliert, z. B. rekapitulieren Vögel in der Ontogenese keine Zähne. In frühen Ontogenesestadien gibt es auch transitorische Neubildungen, z. B. die Embryonalhüllen der Amniota, die keine ursprünglichen Merkmalszustände wiederholen.

■ Tab. 2.1 Vergleich Ontogenese und Phylogenese. (Verändert nach Junker und Scherer 2013)

| Ontogenese   | Beschreibung | Phylogenese   |
|--|--------------|---|
| Erzeugung von artgleichen Nachkommen   | <b>Was?</b>  | Erzeugung von Artenvielfalt                                 |
| Zielgerichtet, kontrolliert und programmiert                                   | <b>Wie?</b>  | Richtungslos und un gelenkt                                 |
| Beobachtbar  |              | Hypothetisch  |
| Genetische und epigenetische Wechselwirkungen zeitlich und räumlich abgestimmt |              | Rekombination, Mutation, Selektion und historische Prozesse |
| Tage bis Monate je nach Art  | <b>Zeit</b>  | Historische Zeiträume                                       |

## 2.1 · Furchung

- Die Embryogenese erfolgt gruppentypisch, statt phylotypisch – sie spiegelt eher die jüngste Evolutionsgeschichte wider als die Stammesgeschichte. Vom Fehlen von Merkmalen in der Embryogenese darf nicht auf das Fehlen dieser Merkmale in der Phylogenie geschlossen werden!

### Rekapitulationsregel (Biogenetische Grundregel)

Die Entwicklung des Einzelwesens (= Ontogenie) ist die kurze Wiederholung (Rekapitulation) seiner Stammesgeschichte (Phylogenie).

Beispiel: Huhn- und Menschenembryo teilen in ihrer frühen Entwicklung ein gemeinsames Merkmal mit Fischen: Sie zeigen Kiemenbögen oder Kiemenschlitze. Diese Beobachtung könnte darauf hinweisen, dass Fische, Hühner und Menschen einen gemeinsamen Vorfahren teilen.

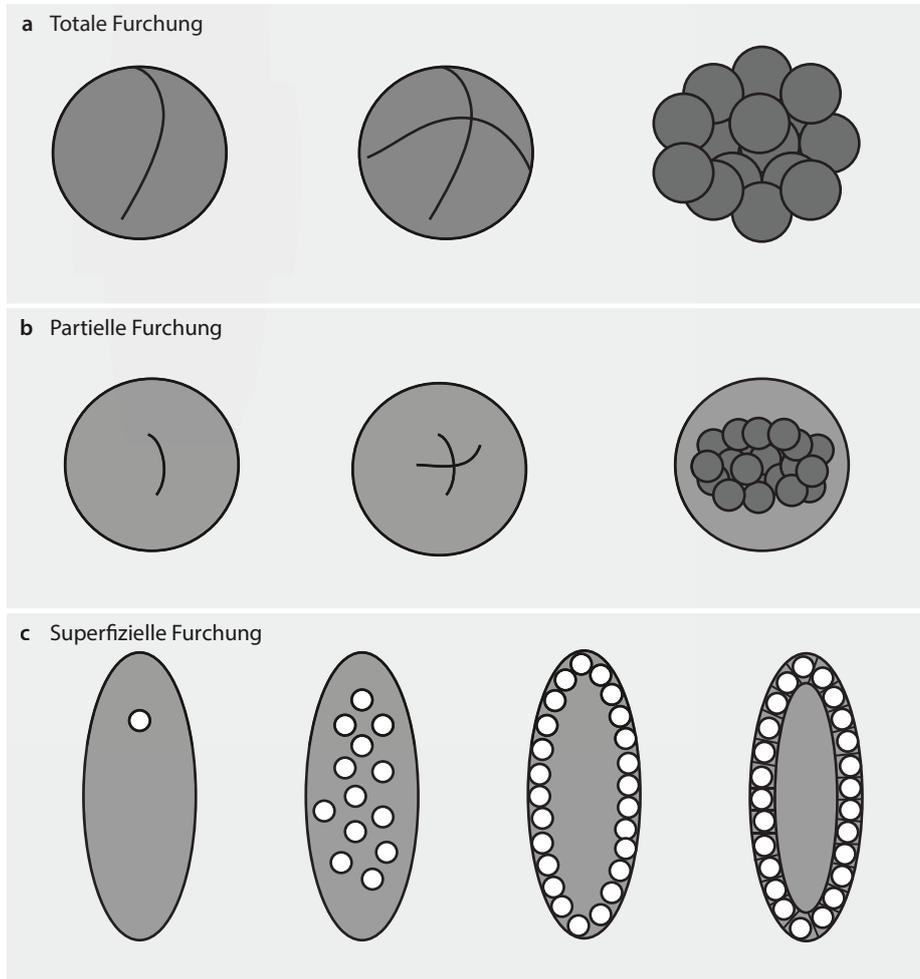
Zusammenfassend sind zeitlich und räumlich exakt aufeinander bezogene Wechselwirkungen von genetischen und zellulären Prozessen entscheidend für den erfolgreichen Verlauf der Ontogenese. Viele Genfamilien, wie z. B. maternale Effektgene, *Gap*-Gene, *Pax*-Gene oder auch die bekannten *Hox*-Gene, sind an der Entwicklung des Embryos beteiligt, die gekennzeichnet ist durch einen ständig wechselnden Phänotyp.

Im Folgenden werden nun Aspekte der Embryogenese und der Evolution von wichtigen Organsystemen in den verschiedenen Tiergruppen besprochen.

## 2.1 Furchung

Furchung bezeichnet die rasche mitotische Zellteilung in Abhängigkeit von Dottergehalt und Dotterverteilung der Zygote. Dabei findet DNA-Replikation ohne Zellwachstum und Genexpression statt. Die Zygote wird also von einer einzelnen Zelle zu einer vielzelligen Morula, einer kleinen, kompakten Zellkugel. Aus der Morula entwickelt sich nach fünf bis sieben Teilungen die Blastula, mit einer zentralen flüssigkeitsgefüllten Höhle, die sogenannte primäre Leibeshöhle (= Blastocoel). Die einzelnen Furchungszellen der Morula und Blastula werden als Blastomere bezeichnet. Diese enthalten unterschiedliche cytoplasmatische Determinanten (maternale mRNAs und Proteine). Das bedeutet, dass die Voraussetzung für die nachfolgenden Entwicklungsprozesse bereits in dieser Phase geschaffen wird (■ Abb. 2.1). Insgesamt kann das Organisationsniveau der Blastula mit dem der ursprünglichen Vielzeller, wie z. B. *Volvox*, verglichen werden.

- Die fertige Blastula eines Waldfrosches (*Rana sylvatica*) besitzt 700.000 Zellen.



■ **Abb. 2.1** Furchungstypen verschiedener Bilateria **a** Totale oder holoblastische Furchung. Die Eizelle wird in der frühen Phase vollständig in Blastomere aufgeteilt. **b** Partielle Furchung oder meroblastische Furchung. Ein Großteil der Eizelle bleibt in der frühen Phase zunächst ungeteilt. Der Embryo bildet die Keimscheibe. **c** Superfizielle Furchung. Multiple Kernteilungen und Wanderung zur Peripherie, anschließend Zellularisierung und Bildung eines Blastoderms (Cytokinese). (Verändert nach verschiedenen Autoren)

### Furchungstypen im Tierreich

- Totale oder holoblastische Furchung (wenig Dotter, vollständige Teilung, Blastomere gleich groß): Radiärfurchung, Spiralfurchung, bilateralsymmetrische und disymmetrische Furchung.
- Partielle oder meroblastische Furchung (viel Dotter, unvollständige Teilung, Blastomere unterschiedlich groß): discodiale und superfizielle Furchung.

## 2.2 · Gastrulation und Mesodermbildung

Der Dottergehalt eines Embryos weist auf den Nährstoffgehalt hin:

- viel Dotter = viele Nährstoffe
- wenig Dotter = wenige Nährstoffe

Das Muster und die Dauer der Furchung hängen vom Dotter des Embryos und nicht vom Nukleus ab. Die Furchung gilt dann als abgeschlossen, wenn das Blastula-Stadium erreicht ist.

## 2.2 Gastrulation und Mesodermbildung

Im Zuge der Gastrulation wird durch massive Zellwanderungen aus der Blastula ein Embryo mit mehreren Gewebsschichten und Körperachsen. Dabei bilden sich die Gastrula und zwei bis drei Keimblätter aus: Ektoderm, Entoderm und ggf. Mesoderm. Der Vorgang beschreibt also die Gesamtheit aller Ereignisse, die zur Keimblattbildung führen, und bereitet somit die Bildung innerer Organe vor (■ Abb. 2.2). Diese Keimblattentwicklung schließt sich direkt an die Furchungsvorgänge an. Bei den morphogenetischen Bewegungen der einzelnen Zellen und Zellverbände werden Orte der späteren Organogenese festgelegt und somit die Grundstruktur des jeweiligen Individuums. Die Gastrulationstypen können je nach Tiergruppe, Dottergehalt der Eier und Furchungstyp variieren und stark verändert vorkommen (■ Tab. 2.2). Solche Mischformen kommen z. B. bei den Amphibien vor (Involution). Die bilateralsymmetrischen Tiere sind durch ein drittes Keimblatt, das Mesoderm, charakterisiert. Das Mesoderm wird im Zuge der Gastrulation gebildet und unterscheidet sich bei einzelnen Tiergruppen (■ Tab. 2.3).

### ➤ Wichtig

Achtung, Verwechslungsgefahr!

Gastrulation, Mesoderm- und Coelombildung erfolgen unmittelbar nacheinander.

Diese Prozesse werden durch eine hierarchische Genkaskade gesteuert und verschmelzen unmittelbar miteinander während der Embryonalentwicklung.

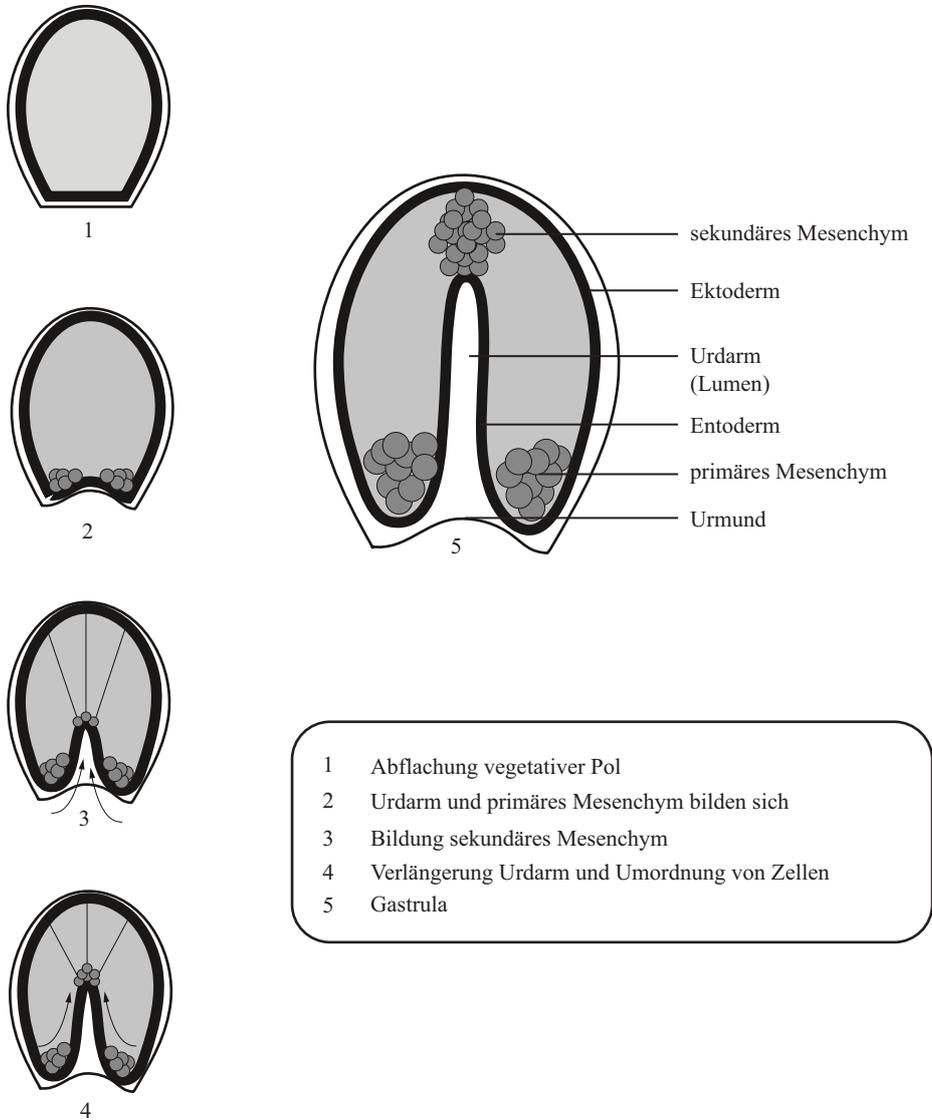
Die Grundprozesse der Gastrulation (■ Tab. 2.2) werden bei vielen Keimen kombiniert.

Auch wenn sich die Gastrulationsprozesse der einzelnen Tiergruppen unterscheiden, verlaufen alle nach allgemeinen Mechanismen:

- Veränderungen der Zellmotilität,
- Veränderungen der Zellformen,
- Veränderungen von Adhäsions- und Anhaftungskraften.

Während die Blastula den ursprünglichen Vielzellern gleicht, entspricht die Gastrula phylogenetisch den Schwämmen und Hohltieren.

2



■ **Abb. 2.2** Vereinfachter Gastrulationsverlauf am Beispiel eines Vertreters der Echinoidea (Seeigel). Der Vorgang geht von einer einschichtigen Blastula aus und führt zur Keimblattbildung durch Invagination (z. B. Echinodermata), Immigration (z. B. Cnidaria) oder Delamination (z. B. Hypoblast, Vogelembryo). (Verändert nach Purves et al. 2011 und Sadava et al. 2019)

## 2.3 · Coelombildung

■ **Tab. 2.2** Formen der Gastrulation im Tierreich

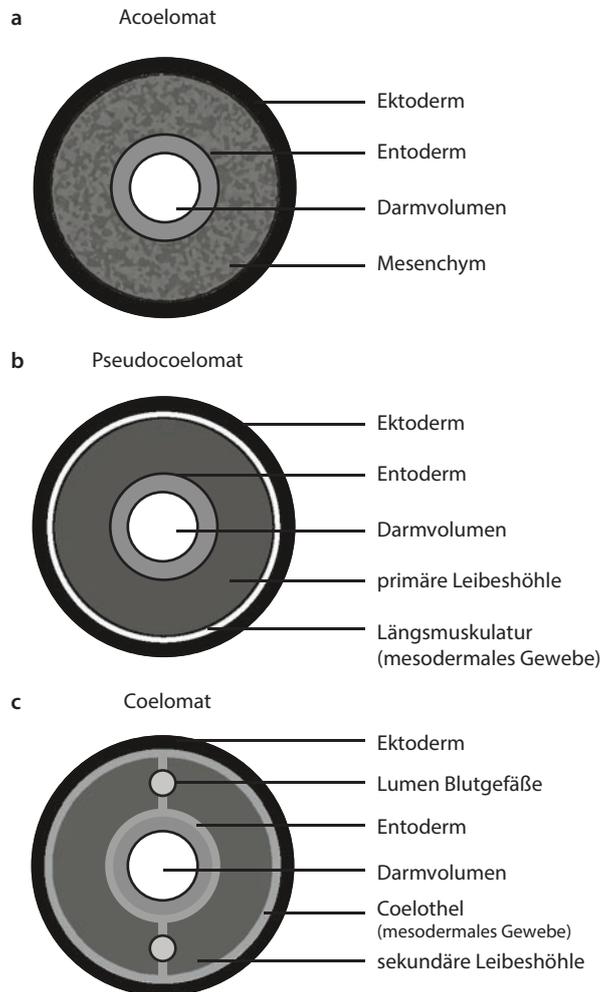
| Form     | Invagination                                 | Immigration (auch Ingression)                       | Epibolie                       | Delamination                   | Involution (Mischform)                                      |
|----------|--|---|--------------------------------|--------------------------------|---|
| Wie      | Einstülpung einer Zellschicht                | Einwanderung von einzelnen Zellen in das Blastocoel | Umwachsung einer inneren Masse | Abblätterung von Zellschichten | Umstülpung, Zellen wandern über Blastoporusrand ein         |
| Beispiel | Cnidaria, einige Vertreter der Echinodermata | Cnidaria, Echinoidea                                | Einige Vertreter der Mollusca  | <i>Gallus gallus</i>           | Einige Vertreter der Amphibien, z. B. <i>Xenopus laevis</i> |

■ **Tab. 2.3** Formen der Mesodermbildung innerhalb der Bilateria

| Form     | Urmesodermzellen  | Enterocoelie  | Abwanderung   |
|----------|---|---|---|
| Wie      | Spiralfurchung → frühe Mesodermanlage, durch Teilung → Urmesodermzellen → Mesodermstreifen → Coelomsäckchen | Zellen falten sich aus dem Urdarm ab und bilden seitliche Taschen, die zwischen Ento- und Ektoderm liegen | Primitivstreifen → Primitivrinne als funktioneller Zustand, Wanderung ektodermaler Zellen → Ursegmente als Coelomanlagen → Stamm- und Seitenplattenmesoderm |
| Beispiel | Annelida, Mollusca  | Echinodermata, ursprüngliche Chordata   | Abgeleitete Craniota  |

## 2.3 Coelombildung

Das Coelom stellt eine flüssigkeitsgefüllte, mit Mesoderm ausgekleidete sekundäre Leibeshöhle dar, die teilweise mit Ausscheidungsorganen in Verbindung steht. Der letzte gemeinsame Vorfahre der Bilateria besaß ein Coelom. Dieses wurde allerdings innerhalb der Bilateria mehrfach abgewandelt. Bestimmte Tiergruppen sind demnach durch eine spezifische Form des Coeloms charakterisiert, teilweise ist es aber auch vollständig verloren gegangen, wie z. B. bei den Plathelminthes (Plattwürmern). Dadurch können die Bilateria aufgrund der Ausbildung ihrer „Körperhöhlen“ vereinfacht in acelomate, pseudocoelomate und coelomate Organisationstypen eingeteilt werden (■ Abb. 2.3 und ■ Tab. 2.4); dabei handelt es sich um keine phylogenetische Klassifikation!



■ **Abb. 2.3** Coelomverhältnisse ausgewählter Bilateria. **a** Acoelomat (bei Plathelminthes); das Mesenchym ist mit Spalten durchzogen. **b** Pseudocoelomat (bei Nematoda); die primäre Leibeshöhle ist mit Mesothel ausgekleidet. **c** Coelomat (bei Annelida und Deuterostomia); mit vollständig entwickelter sekundärer Leibeshöhle, die Leibeshöhle und Organe sind umhüllt von Coelothel. (Verändert nach Wehner und Gehring 2013)

Die Bildung eines Coeloms bringt viele Vorteile, beispielsweise beim Wachstum der Tiere. Tiergruppen mit ausgebildetem Coelom werden meist größer und konnten einen hohen Grad an Entwicklung von viszeralen Strukturen, wie Herz, Leber und Gonaden, evolvieren. Alle Craniota sind z. B. echte Coelomtiere. Hier sondern sich von der ursprünglich einheitlichen sekundären Leibeshöhle die Perikardhöhle, die Pleura- und die Peritonealhöhle ab. In diese Höhlen wölben sich dann die Organe.

## 2.3 · Coelombildung

■ **Tab. 2.4** Coelomverhältnisse verschiedener Gruppen der Bilateria

|  | Schizocoel | Pseudocoel | Coelom         | Mixocoel |
|--|------------|------------|----------------|----------|
| <b>Deuterostomia</b>   |            |            |                |          |
| Craniota   |            |            | X              |          |
| Echinodermata  |            |            | X <sup>a</sup> |          |
| <b>Protostomia: Lophotrochozoa</b>   |            |            |                |          |
| Plathelminthes   | X          |            |                |          |
| „Rotatoria“  |            | X          |                |          |
| Annelida   |            |            | X              |          |
| Mollusca   |            |            | X <sup>b</sup> |          |
| Brachiopoda  |            |            | X              |          |
| <b>Protostomia: Ecdysozoa</b>  |            |            |                |          |
| Nematoda   |            | X          |                |          |
| Tardigrada   |            |            |                | X        |
| Arthropoda   |            |            |                | X        |
| <sup>a</sup> abgewandelt in drei Teile (Axo-, Hydro- und Somatocoel)<br><sup>b</sup> auf Perikard (Herzbeutel) und Gonadenhöhle beschränkt |            |            |                |          |

❓ **Teil 1: Multiple-Choice-Fragen**

1. Wie ist Ontogenese definiert?
  - a. Gesamtentwicklung eines Organismus
  - b. Embryonalentwicklung
  - c. Zellteilung
2. Welche drei Furchungstypen sind im Tierreich vertreten?
  - a. Holoblastisch, meroblastisch und superfiziell
  - b. Gastrulation und Epibolie
  - c. Immigration und Invagination
3. Bei welcher Tiergruppe hat sich das Coelom vollständig reduziert?
  - a. Annelida
  - b. Echinodermata
  - c. Plathelminthes
4. Auf was weist der Dottergehalt eines Embryos hin?
  - a. Nährstoffgehalt
  - b. Entwicklungszustand
  - c. Mesodermbildung

5. Durch welchen Vorgang in der Embryonalentwicklung entstehen die Keimblätter?
  - a. Furchung
  - b. Gastrulation
  - c. Coelombildung

**?** **Teil 2: Offene Fragen**

1. Vergleichen Sie Ontogenese und Phylogenese.
2. Erläutern Sie den Unterschied zwischen den Furchungstypen im Tierreich. Nennen Sie je ein Beispiel.
3. Erläutern Sie einen Gastrulationsverlauf eines Vertreters der Bilateria. Nach welchen Mechanismen verläuft eine Gastrulation?
4. Wie unterscheiden sich die Coelomverhältnisse der einzelnen Tiergruppen? Nennen Sie Beispiele.

## 2.3 · Coelombildung

## Notizen



## Literatur

---

### 2

- Buselmaier W, Haussig J (2009) *Biologie für Mediziner*. Springer, Heidelberg
- Campbell NA, Reece JB, Urry LA et al (2015) *Campbell Biologie*. Pearson, Boston
- Fioroni P (2013) *Allgemeine und vergleichende Embryologie der Tiere*. Springer, Heidelberg
- Funayama N, Sato Y, Matsumoto K et al (1999) Coelom formation: binary decision of the lateral plate mesoderm is controlled by the ectoderm. *Development* 126:4129–4138
- Haeckel E (1866) *Generelle Morphologie. I: Allgemeine Anatomie der Organismen. II: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. De Gruyter, Berlin
- Junker R, Scherer S (2013) *Evolution: Ein kritisches Lehrbuch*. Weyel, Gießen
- Müller WA, Hassel M (2003) *Entwicklungsbiologie und Reproduktionsbiologie von Mensch und Tieren: Ein einführendes Lehrbuch*. Springer, Heidelberg
- Nielsen C (2012) Ecdysozoa. In: Nielsen C (Hrsg) *Animal evolution: interrelationships of the living phyla*, 3. Aufl. Oxford University Press, Oxford, S 249
- Paululat A, Purschke G (2011) *Wörterbuch der Zoologie: Tiernamen, allgemeinbiologische, anatomische, physiologische, ökologische Termini*. Springer, Heidelberg
- Piper R (2013) *Animal Earth: the amazing diversity of living creatures*. Thames & Hudson, London
- Purves WK, Sadava D, Orians GH, Heller HC (2011) *Purves Biologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Sadava D, Hillis DM, Heller HC, Hacker SD (2019) *Purves Biologie*. Springer Spektrum, Heidelberg
- Wehner R, Gehring WJ (2013) *Zoologie*. Thieme, Stuttgart
- Wolpert L (1983) Quoted in JMW Slack (1983), From egg to embryo: determination events in early development. Cambridge University Press, Cambridge, S 1