

# Prinzipien der Entwicklungsbiologie

Verallgemeinerter Lebenszyklus und die Evolution von Entwicklungsmustern



TECHNISCHE  
UNIVERSITÄT  
DARMSTADT

## Schriftliche Ausarbeitung

---

Die vorliegende schriftliche Ausarbeitung entstand im Rahmen der Vorlesung

### Entwicklungsbiologie

Wintersemester 2007/08  
Technische Universität Darmstadt

Verantwortlicher Dozent:  
Prof. Dr. Paul G. Layer  
Entwicklungsbiologie & Neurogenetik  
Biotechnik-Zentrum, TU Darmstadt

---

Verfasst von:

**Andreas Schwarzkopf**  
1201387 | Dipl.-Informatik | 9. Semester

Tag der Abgabe: 1. Februar 2008

---

# Prinzipien der Entwicklungsbiologie – Verallgemeinerter Lebenszyklus und die Evolution von Entwicklungsmustern

## Inhaltsverzeichnis

Vorwort.....	3
Förmliche Erklärung .....	3
Der Lebenszyklus .....	4
Der Kreislauf des Lebens: Die Stadien der animalen Entwicklung.....	4
„0.“ Die Fertilisation .....	5
1. Cleavage - Furchung.....	5
2. Gastrulation.....	5
3. Organogenese.....	5
4. Larval stage / Metamorphose.....	6
5. Adultes Stadium, Gametogenese .....	6
Der Lebenszyklus des Leopardfrosches.....	6
Exkurs „Wann beginnt das Leben“ .....	9
Evolution von Entwicklungsmustern bei Protisten.....	10
Acetabularia .....	10
Geschlechtliche Fortpflanzung bei Protisten.....	11
Differentiation und Morphogenese in <i>Dictyostelium</i> .....	11
Arten der Zelltypspezifizierung .....	12
1. Die autonome Spezifizierung .....	12
2. Die konditionelle Spezifizierung.....	13
3. Die synzytielle Spezifizierung.....	13
Weissmann’s Theorie der Vererbung .....	13
Driesch’s Demonstration der Regulations-Entwicklung .....	14
Konditionelle vs. Autonomer Spezifizierung .....	14
Literaturverzeichnis .....	16
Abbildungsverzeichnis.....	16

---

## Vorwort

Die vorliegende Ausarbeitung stützt sich auf die Inhalte und Unterlagen der zweiten Entwicklungsbiologie – Vorlesung im vom 25. 10. 2007. Aufgabe war eine möglichst vollständige Zusammenfassung der Stundeninhalte einer Vorlesung nach Wahl. Da die Vorlesung eng an das Buch *Developmental Biology* von S. F. Gilbert angelehnt ist, bot es sich an die Vorlesungsinhalte um einige Fakten aus dem jeweiligen Kapitel im Buch zu ergänzen. Die verwendeten Bilder sind entweder öffentlich und unterliegen keinerlei urheberrechtlichen Beschränkungen oder sind aus den angebotenen Vorlesungsfolien mit entsprechender Angabe übernommen worden.

## Förmliche Erklärung

Ich versichere hiermit gegenüber dem veranstaltenden Institut der Technischen Universität Darmstadt, dass die vorliegende schriftliche Ausarbeitung selbstständig und nur unter Zuhilfenahme der im Literatur- und Abbildungsverzeichnis genannten Quellen angefertigt wurde.

Zitate und übernommene Ausführungen innerhalb der Ausarbeitung sind als solche deutlich kenntlich gemacht.

Darmstadt, den \_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_  
Andreas Schwarzkopf

---

## Der Lebenszyklus

Im traditionellen Sinne werden Tiere basierend auf Ihrer adulten Form katalogisiert und deren phylogenetische Einordnung in biosystematischer Hinsicht betrieben. Gilbert [GS04] beschreibt hier am Beispiel eines Hundes, das dieser von der Befruchtung an bis zum Zeitpunkt des Todes natürlich immer ein Hund bleibt, das adulte Stadium nur wie eine Scheibe, ein Ausschnitt, aus dem Lebenszyklus aufzufassen ist. Nach [TB65] „...haben Tiere keinen Lebenszyklus, sondern sie *sind* ein Lebenszyklus“.

Der Lebenszyklus ist keinesfalls losgelöst von belebter oder auch unbelebter Natur zu verstehen, vielmehr findet eine Art ‚Synchronisation der Lebenszyklen‘ verschiedener Gattungen und Arten untereinander und auch zur abiotischen Natur statt. Ein weiteres Beispiel, um diesen Sachverhalt zu verdeutlichen und die Ausführungen von Gilbert zu ergänzen, liefert das allgemein bekannte Phänomen des Massenablaichens von Korallen im Great Barrier Reef:

Hier werden an einem ganz genau festgelegten Zeitpunkt des australischen Frühjahres, vermutlich durch Wassertemperatur, Mondphase, Gezeiten und Tageslänge getriggert, große Mengen Samen und Eizellen ins Wasser abgegeben. Der Tag selbst variiert zwar, aber die eigentliche Synchronisation der Prozesse ist so genau auf einander abgestimmt, dass die Vermehrung in einem wenige Minuten lang anhaltenden Zeitfenster ablaufen kann, und so die Erhaltung der Art sichergestellt ist.

## Der Kreislauf des Lebens: Die Stadien der animalen Entwicklung

In Anlehnung an Kapitel 2 in [GS04] und die Inhalte der Vorlesung, ist zunächst eine der größten Errungenschaften der beschreibenden Embryologie als solche zu würdigen:

Die Erkenntnis eines verallgemeindeten Lebenszyklus, der die gesamte Embryonalentwicklung nach der Fertilisation charakterisiert und der sich in die folgenden Stadien einteilen lässt:

1. Cleavage („Furchung“)
2. Gastrula stage („Gastrulation“)
3. Organogenesis („Organogenese“)

„One of the major triumphs of descriptive embryology was the idea of a generalized life cycle.“ [GI04]

Hier schliesst die eigentliche Embryogenese („Embryonalentwicklung“) ab, es folgt die Fetogenese („Fetalentwicklung“). Diese Stadien können sich unterscheiden, sehen also bei verschiedenen Tieren anders aus.

4. Larval stage / Metamorphose
5. Adultes Stadium, Gametogenese

Diese Stadien laufen zumindest in den ersten 3 Abschnitten relativ gleich ab, wir betrachten diese Phasen nun zunächst etwas verallgemeinert, danach soll der gesamte Prozess am Beispiel des Frosches *Rana pipiens*, dem Leopardfrosch, als Einheit betrachtet und um einige Zusatzinformationen zu den Stadien ergänzt werden.

## „0.“ Die Fertilisation

Das Leben eines neuen Individuums beginnt mit der Fusion des genetischen Materials zweier Gameten („Geschlechts“ oder „Keimzellen“), in der Regel eine Eizelle und ein Spermium. Das Verschmelzungsprodukt, *die Zygote*, ist der Ausgangspunkt der nun sofort einsetzenden Embryonalentwicklung; aus der Zygote entstehen nun durch vielfache Teilung mehrzellige Organismen.

### 1. Cleavage - Furchung

Die Furchung beginnt direkt nach der Befruchtung. Es handelt sich um eine schnell einsetzende, rapide mitotische Zellteilung. Da es sich hier um ein „reines Abschnüren“ der relativ großvolumigen Zygote handelt, kann sich dieser Prozess besonders schnell fortführen; Der Embryo verändert dabei nicht seine Größe. Es ist de facto keine Neubildung von Zellmaterial vorhanden, die G und S Phasen des Zellzyklus spielen hier keine Rolle, weshalb diese Teilungen mit bemerkenswert hohen Taktraten stattfinden:

Ungefähr eine Kernteilung alle 8 Minuten!

Die kleineren Zellen nennen sich Blastomere, sie bilden als Gesamtheit einen kugeligen Zellhaufen, die sogenannte *Morula*, die in ihrem Volumen noch der Zygote gleicht. Nun beginnt sich eine Hohlkugel auszubilden, die sogenannte *Blastula*; der Hohlraum nennt sich „Blastocoel“. Der Übergang der Furchung zur nächsten Phase ist durch einen Rückgang der Teilungsgeschwindigkeit gekennzeichnet. Die Blastula ist sozusagen das Ergebnis der Furchung und Beginn der Gastrulation.

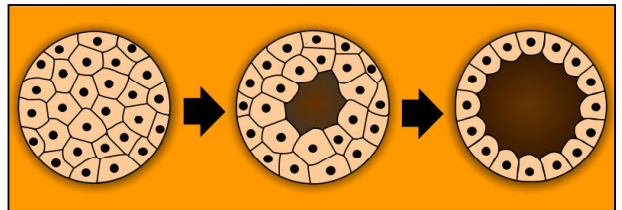


Abb. 1: Schematische Darstellung der Umformung der Morula zur Blastula

### 2. Gastrulation

Die Gastrulation ist geprägt von einer massiven Umverlagerung der Zellen: Es beginnt mit einer „Invagination“, dem Einrollen der äußeren Zellschicht in den Hohlraum, das Blastocoel.

Die Öffnung wird als Urmund („Blastoporus“) bezeichnet. Das vorläufige Ergebnis sind die zwei Keimblätter, das sogenannte *Endoderm* (die Innenschicht) und das *Ektoderm* (die Aussenschicht).

Bei bilateralsymmetrischen Tieren bildet sich ein drittes Keimblatt aus, das *Mesoderm* (Mittelschicht). Der Entwicklungsbiologe Lewis Wolpert prägte folgendes Zitat zur Gastrulation: „*Es ist nicht die Geburt, die Hochzeit oder der Tod, sondern die Gastrulation, welche in Wirklichkeit der Wichtigste Zeitpunkt in deinem Leben ist.*“ (zitiert nach Prof. Dr. Paul G. Layer)

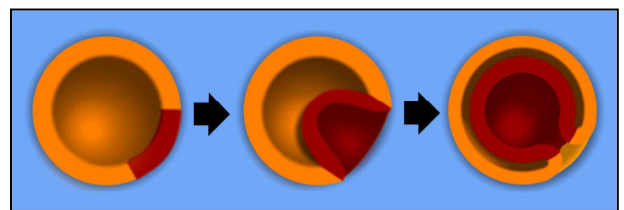


Abb. 2: Schematische Darstellung der Gastrulation

### 3. Organogenese

Sobald alle drei Keimblätter angelegt sind, beginnt eine erneute Umverteilung der Zellen, um Gewebe und Organe zu formen. Dabei legen die Zellen teilweise beträchtliche Strecken

zurück und auch die schlussendliche Ausformung des Gewebes ist nicht immer einzelnen Keimblättern zuzuordnen. Viele Organe bilden ihre Aussenhaut aus einem anderen Keimblatt, als ihr Inneres. Dennoch muss in der Entwicklungsbiologie die Bildung verschiedener Organanlagen immer vor dem Hintergrund des Keimblattes bzw. der Keimblätter aus denen es entsteht betrachtet werden. Die Organogenese umfasst die Anlage und die Ausreifung der Organe und geht je nach Spezies nun einen anderen Weg.

#### 4. Larval stage / Metamorphose

Im Falle des Frosches folgt ein larvales Stadium, das besonders eindeutig den Unterschied zwischen diesem früheren Stadium und dem adulten Individuum abgrenzt. Für viele Spezies ist dieses Stadium sogar das längste, da der adulten Form lediglich die Aufgabe der Reproduktion zukommt. In [GS04] wird hier als eindrucksvolles Beispiel die Familie der Pfauenspinner (Saturniidae, ein Nachtfalter), genannt: Die adulte Form besitzt keine Verdauungsorgane und nur verkümmerte Mundwerkzeuge. Sie zehrt von Fettreserven aus dem Larvenstadium. Die einzige Aufgabe in diesem Stadium ist die Reproduktion, einige Arten fliegen nur einmal aus, um ihre Eier abzulegen, bevor sie sterben.

#### 5. Adultes Stadium, Gametogenese

Gametogenese bezeichnet die Ausdifferenzierung der Gameten, den Keimzellen. Diese unterscheiden sich von den somatischen Zellen, den Körperzellen, da sie für die Fortpflanzung benötigt werden und in die Gonaden, die Keimdrüsen, einwandern. Die Gametogenese ist im Regelfall nicht abgeschlossen, bevor der Organismus die adulte Form erreicht hat. In der maturen Phase werden diese Keimzellen zur Befruchtung benötigt, um einen neuen Embryo zu schaffen. Der Adulte Organismus tritt schlussendlich in die Seneszenz ein und stirbt.

### Der Lebenszyklus des Leopardsfrosches

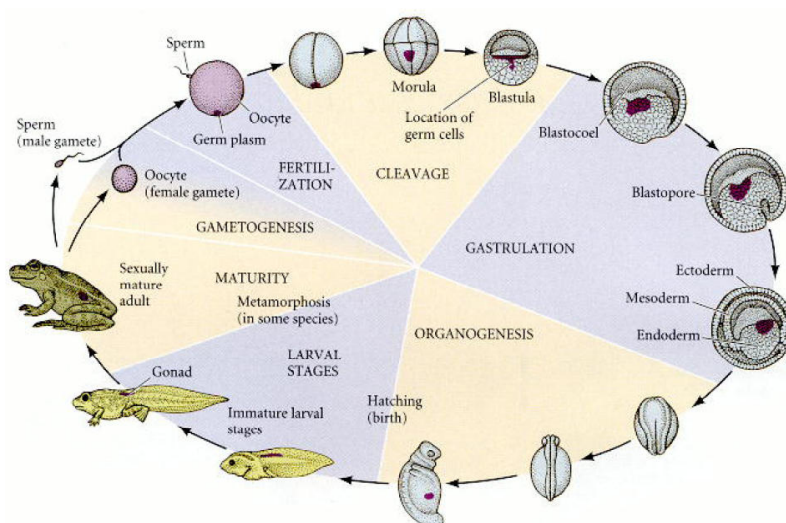


Abb. 3: Lebenszyklus des Frosches *Rana pipiens*, mit der Einteilung in die allgemeinen Entwicklungsstadien aus [GS04]

Abbildung 3 zeigt den zuvor eher allgemein beschriebenen Lebenszyklus repräsentativ am Beispiel des Frosches *Rana pipiens*.

Die Abbildung stammt aus [GS04], die Beschreibung des Zyklus orientiert sich ebenfalls stark – auch innerhalb der Vorlesung so geschehen – an den dortigen Ausführungen, da verschiedene zusätzliche Aspekte der fünf Entwicklungsphasen hier deutlich gemacht wurden und so den Blick etwas mehr auf den Prozess als Ganzes richten.

Bei den Fröschen sind Gametogenese und Fertilisation saisonal synchronisierte Ereignisse, da ihr Lebenszyklus, aufgrund der Wetter- und Beuteverhältnisse, eng an die jeweiligen Umweltbedingungen angeglichen ist. Getriggert wird die Fruchtbarkeit durch Tageslicht und Temperatur, Hormone sorgen beim Weibchen für die Produktion von Dotterproteinen, die über die Blutbahn in die Eier transportiert werden.

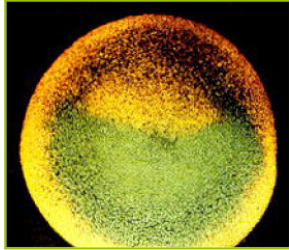


Abb. 4: Eizelle des Frosches *Rana pipiens*

Der Dotter lagert sich nicht homogen, sondern eher am unteren Teil der Eier ab. Dieser untere Teil nennt sich **vegetativer Pol**, der obere wird als **animaler Pol** bezeichnet.

[GS04] liefert dazu folgende Begründung:

„Die Begriffe *animal* und *vegetativ* beziehen sich auf die Zellbewegungen, die in einigen Embryonen (dazu gehören die der Frösche) beobachtet werden können. Die aus dem oberen Teil hervorgehenden Zellen teilen sich schneller und bewegen sich aktiv (sind also ‚animiert‘), während die dotterreichen Zellen des vegetativen Pols eher unbeweglich erscheinen (wie Pflanzen bzw. ‚vegetal‘)“. Abbildung 4, aus dem Skript übernommen, zeigt eindeutig die Asymmetrie, die bereits in der Eizelle vorhanden ist.

Ebenso wie die Dotter bzw. Eiproduktion der Weibchen ist auch die Spermienproduktion des Männchens saisonal begrenzt; die Männchen haben zu Beginn des Winterschlafes bereits die Produktion für die folgende Brutsaison abgeschlossen.

Auf den eigentlichen Laichvorgang soll in diesem Kontext nicht weiter eingegangen, lediglich die Fertilisation soll noch einmal näher betrachtet werden, ihr kommen nämlich folgende Aufgaben zu:

1. Die Eizelle in die Lage zu bringen, ihre zweite mitotische Teilung vorzunehmen. Die Eizelle hat danach einen haploiden pronucleus, das heisst sie besitzt einen halben Chromosomensatz. Die Verschmelzung der Eizellen- und Spermienpronuclei, jeweils haploid, ergeben den diploiden zygotischen Zellnucleus des Embryos.
2. Die Befruchtung bewirkt eine Bewegung des Zytoplasmas, so dass verschiedene Teile davon an neue Positionen wandern.
3. Die Fertilisation an sich – das hebt Herr Prof. Dr. Layer ebenfalls im Rahmen der Vorlesung noch einmal gesondert hervor – aktiviert die Moleküle, welche die Furchungsphase einleiten.

Spermium und Ei sind alleine nicht überlebensfähig und sterben nach kurzer Zeit ab; rein technisch hat die Eizelle bereits alles was sie benötigt, ob man hier von Totipotenz sprechen kann ist sicherlich strittig bzw. ob dieses Attribut hier überhaupt sinnvoll ist sei dahingestellt. Der Punkt ist in jedem Fall, dass die Eizelle von sich aus nicht aktiv wird, das System muss durch den Vorgang der Befruchtung angeregt werden.

In jedem Fall ist die Frage nach „Totipotenz von Eizellen“ aber durchaus relevant in der heutigen Forschung und Bioethik.

„Wäre die Totipotenz von Eizellen nachgewiesen, die ohne Befruchtung eine Entwicklung des gesamten menschlichen Körpers beginnen, wären sie den totipotenten Zellen gem. § 8

ESchG gleichzustellen. Sie sind allerdings von der gegenwärtigen Formulierung des Gesetzes nicht erfasst, da sie nicht „einem Embryo entnommen“ wurden (vgl. § 8 Abs. 1 2. Alt. ESchG).“ [WA03]

„...aber Eizellen sind nicht totipotent. Sie können nur eines, nämlich befruchtet werden!“

Der deutsche Klonexperte Rudolph Jänisch vom MIT Boston, zitiert nach [ZT03]

Während der Furchung bleibt das Volumen der ursprünglichen Zygote erhalten, sie wird lediglich in einige zehntausend Zellen geteilt. Wie bereits im vorherigen Abschnitt erwähnt, teilen sich die Zellen des animalen Poles schneller, die Zellen des vegetativen Pols werden,



Abb. 5.: Von links nach rechts: Verschiedene Zeitpunkte in der Furchungsphase und Beginn der Gastrula (N.B.: Blastocoel gut sichtbar)

gesehen in Richtung der vegetativen Polkappe kontinuierlich größer.

Während der Teilungsprozess noch läuft, beginnt sich bereits, ausgehend

von bzw. im Inneren der animalen Hemisphäre, eine flüssigkeitsgefüllte Aushöhlung zu bilden: Das Blastocoel.

Die Gastrulation beginnt grob 180° entgegengesetzt zur Eintrittsstelle des Spermiums und deutet sich zunächst durch eine leichte Einbuchtung, den Blastoporus oder „Urmund“, an. Er markiert die zukünftige dorsale Seite des Embryos (Hier wird deutlich, wie früh bereits die Ausrichtung festgelegt wird. Im Prinzip ist dies schon durch den Eintrittsort des Spermiums determiniert) und bildet schließlich einen Ring aus, durch den Zellen ins Innere der Blastula migrieren und das Mesoderm bilden können. Die äußeren Zellen, die das Ektoderm bilden, beginnen sich über die Aussenseite zu verteilen, die übrigen, großen, dotterreichen Zellen der vegetalen Hemisphäre bilden schließlich das Endoderm.

Schlussendlich liegt am Ende der Gastrula folgende Konfiguration vor: Das Ektoderm, der Vorläufer der Haut und Nerven, bildet die äußere Hülle des Embryos, das Endoderm, Vorläufer der Organe, ist im Inneren; das Mesoderm, Vorläufer der Bindegewebe, Blut, Skelett und Gonaden, liegt dazwischen.

Der Urmund wird für einige Lebewese („die Urmünder“, Protostomier) zum Ursprung des Mundes, für die Deuterostomier („Neumünder“), zu denen alle Wirbeltiere – also auch der Mensch – gehören bildet sich aus dieser Öffnung der After. Der Mund wird im späteren Verlauf der Entwicklung durch einen neuen Durchbruch an der Vorderseite des Embryos geschaffen.

Der Start der Organogenese ist durch die beginnende Ausbildung des Neuralrohres gekennzeichnet: Das Neuralrohr ist der Beginn des Ausbaus des zentralen Nervensystems. Es entsteht dadurch, dass die besonders dorsal gelegenen Zellen des Mesoderms den benachbarten außen liegenden ektodermalen Zellen signalisieren, dass sie nicht zur Epidermis werden; diese beginnen nun sich zu einem Röhrchen auszuformen und werden von nachrückenden ektodermalen Zellen verschlossen, die dann zur Epidermis werden. Das Neuralrohr induziert weitere Veränderungen in den Nachbarzellen und treibt die weitere Organogenese voran.



---

Zum Ende der Organogenese hat der Embryo Mund, After, Haut, Muskeln und Nerven entwickelt und ist bereit zu schlüpfen.

Die vierte Phase, das Larvalstadium und die Metamorphose sind beim Frosch besonders gut ausgeprägt und bekannt. Die Metamorphose wird durch Hormone ausgelöst und bewirkt eine tiefgreifende Veränderung des Organismus, der sich schlussendlich von einem rein aquatischen Larvenstadium in einen auf dem Land lebenden, adulten Frosch verwandelt.

In [GS04] wird hervorgehoben, dass die Metamorphose bei Fröschen und Kröten fast alle Organe betrifft.

Sobald die Metamorphose abgeschlossen ist, beginnt die Bildung der Keimzellen. Die Gametogenese kann lange Zeit in Anspruch nehmen. Auch hier dient der Leopardfrosch wieder als Modelltier, benötigt das Weibchen doch ganze drei Jahre zur Entwicklung der Eizellen. (Das Männchen ist meist bereits kurz nach Abschluss der Metamorphose fortpflanzungsfähig)

Das Kriterium für die Geschlechtsreife, ist die Fähigkeit der Keimzellen die Reifeteilung, die Meiose, durchzuführen. Hierzu gehört:

1. Replikation der Chromosome vor der Zellteilung, so dass jedes Gen vier mal vorliegt
2. Die replizierten Chromosome werden von Zentromeren verbunden und die vier Chromatidenpaare halten zusammen
3. Die erste meiotische Teilung separiert die Paare
4. Die zweite meiotische Teilung splittet die Zentromere
5. Ergebnis sind vier Zellen, jede mit haploiden (= halber Satz Chromosome) Nucleus

Sobald Spermium und Eizelle aufeinandertreffen kann sich daraus, wie bereits zu Beginn beschrieben, wieder die Zygote mit einem diploiden Nucleus bilden.

### **Exkurs „Wann beginnt das Leben“**

In diese Ausarbeitung möchte ich noch kurz einen Aspekt mit aufnehmen, der in der Vorlesung so nicht erwähnt worden ist, mit dem aber [GS04] die vorangegangenen Ausführungen ergänzt: Die Frage nach dem Beginn des Lebens.

Die Definition des Todes ist als ‚der Verlust messbarer Hirnaktivität‘, relativ scharf gefasst. Im Gegensatz dazu ist die Frage nach dem Beginn des Lebens – sicherlich eine brisante Thematik und ein brennender Berührungspunkt der Natur- und Geisteswissenschaften – weniger einfach zu beantworten, da ein einzelnes ausgeprägtes bzw. abgrenzbares Merkmal schwer als ‚der Beginn‘ zu definieren ist. Neben dem Einsetzen messbarer Hirnaktivität, könnte auch die Fertilisation als Beginn des Lebens angesehen werden – hier wird ja das Genom geformt. Es kommt aber auch die Gastrulation in Frage – immerhin wird der Organismus hier ‚individuell‘ bzw. ein Individuum, in dem Sinne, dass nun das Stadium der möglichen Zwillingsbildung abgeschlossen ist. Klassische Ansätze sehen erst die Zeit kurz vor oder zur Zeit der Geburt als Beginn des Lebens an, da nun der Aspekt physischer Unabhängigkeit in den Vordergrund tritt. Ein Großteil der Wissenschaftler bestreitet mittlerweile, dass es sinnvoll ist einen festen Zeitpunkt im Kontinuum der Entwicklung zu wählen.

## Evolution von Entwicklungsmustern bei Protisten

Genexpression und Differenzierung ist keine Erfindung der Vielzeller! In diesem Abschnitt wollen wir verschiedene Aspekte der Entwicklung auch am Beispiel von Protisten untersuchen. Obwohl Protisten (Regnum *Protista*, gehören zu den *Eukaryoten* [LB03]) meist nur aus einer Zelle bestehen, entwickeln sie sich ebenfalls im Rahmen eines Lebenszyklus.

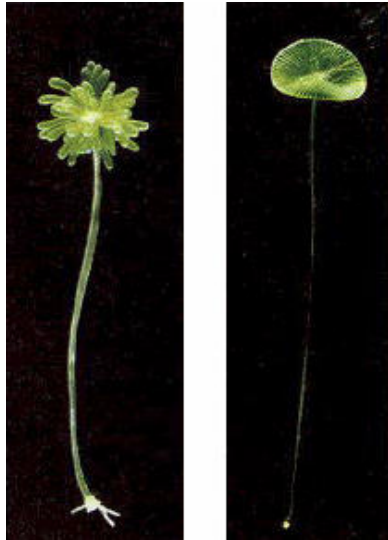


Abb. 6.: Aus Vorlesungsfolien:  
*Acetabularia crenulata* (li) und  
*Acetabularia mediterranea* (re)

### Acetabularia

Gene sind nicht alles – und vorallem sind sie unbelebt. Eine der Kernaussagen Prof. Dr. Layers war, die Bedeutung der Gene nicht zu überschätzen.

„Gene sind tote Chemie, sie brauchen ‚Input‘ von außen um chemische Reaktionen ablaufen zu lassen“

- Prof. Dr. Layer

Wir verstehen sie als primäre Informationsträger, den Genotyp, obwohl uns mittlerweile aus der Epigenetik bekannt ist, dass der Phänotyp „mehr“ enthält als nur die Erbinformation. Es scheint so etwas wie ein Zellgedächtnis zu geben.

Ein einfacher Versuch an der *Acetabularia*, einem einzelligen Protisten, der je nach Art ein anderes ‚Kopfsegment‘ ausformt, zeigt die Bedeutung des Zytoplasmas, das die Translation aktiviert und läuft wie folgt ab:

Die Arten *Acetabularia crenulata* und *Acetabularia mediterranea* unterscheiden sich äußerlich lediglich durch die Form des Hutes (siehe Abb. 7), der Zellkern mit den Genen liegt am unteren Ende der pilzförmigen Zelle.

Wird bei ausgebildeten Zellen der beiden Arten der Zellkern in die jeweils andere Art verpflanzt, beginnt diese die Ausformung des Hutes anzugleichen. Bereits nach kurzer Zeit hat die *Acetabularia crenulata* mit dem eingepflanzten Nucleus der *A. mediterranea* die Hutform eben dieser anderen Art nachgebildet. Ribosome, Komplexe aus Proteinen und Ribonucleinsäure, liegen im Zytoplasma der Zellen vor und sind für die eigentliche Translation, die Synthese von Proteinen entsprechend der Geninformationen, zuständig. Wenn Gene tote Chemie sind, so ist der Vorgang der Biosynthese selbst das, was das Leben ausmacht.

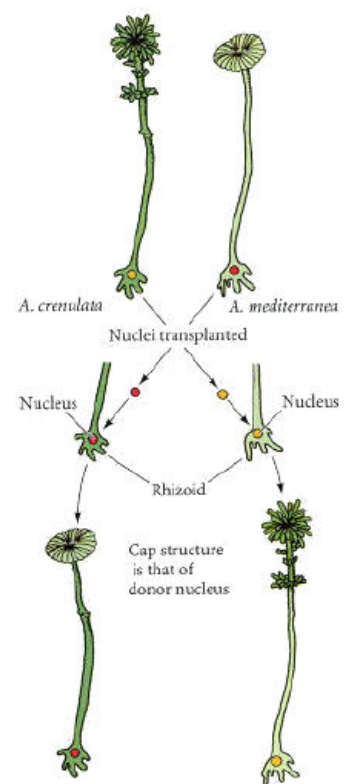
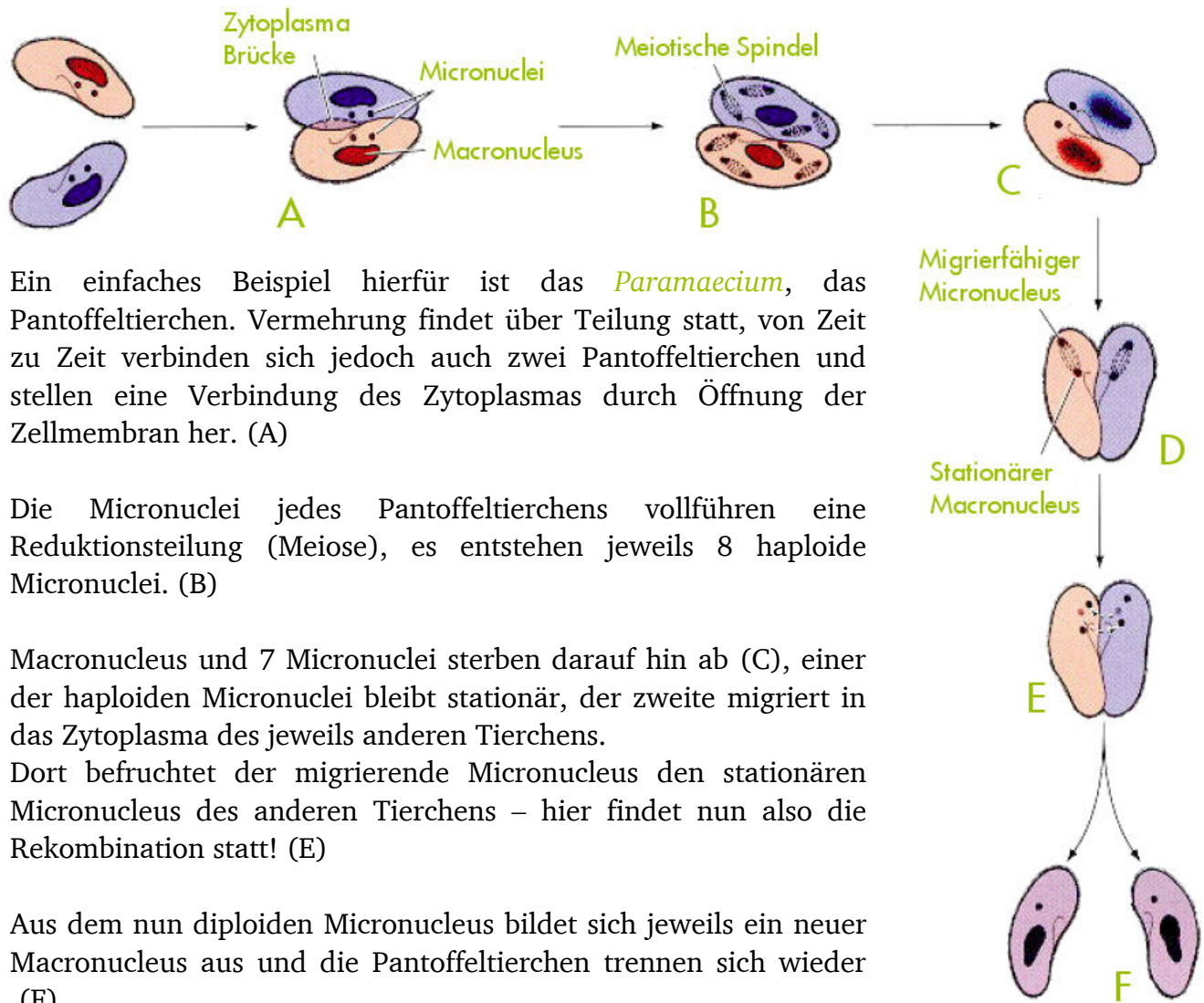


Abb. 7.: Versuchsablauf;  
Nucleus wird verpflanzt,  
*Acetabularia* formt neue  
Hutform aus

## Geschlechtliche Fortpflanzung bei Protisten

Bei einigen Protisten erfolgt der Austausch der Erbinformation bereits über Konjugation (= Sex ohne Reproduktion). Das bedeutet, dass die Erbinformationen von einer Spenderzelle auf eine andere Empfängerzelle direkt übertragen werden.



Ein einfaches Beispiel hierfür ist das *Paramecium*, das Pantoffeltierchen. Vermehrung findet über Teilung statt, von Zeit zu Zeit verbinden sich jedoch auch zwei Pantoffeltierchen und stellen eine Verbindung des Zytoplasmas durch Öffnung der Zellmembran her. (A)

Die Micronuclei jedes Pantoffeltierchens vollführen eine Reduktionsteilung (Meiose), es entstehen jeweils 8 haploide Micronuclei. (B)

Macronucleus und 7 Micronuclei sterben darauf hin ab (C), einer der haploiden Micronuclei bleibt stationär, der zweite migriert in das Zytoplasma des jeweils anderen Tierchens.

Dort befruchtet der migrierende Micronucleus den stationären Micronucleus des anderen Tierchens – hier findet nun also die Rekombination statt! (E)

Aus dem nun diploiden Micronucleus bildet sich jeweils ein neuer Macronucleus aus und die Pantoffeltierchen trennen sich wieder. (F)

Abb. 8.: Konjugation bei *Paramecium*; aus Vorlesungsfolien

## Differentiation und Morphogenese in *Dictyostelium*

Der Lebenszyklus des *Dictyostelium discoide* ist zunächst von haploiden Sporen geprägt, aus denen die sogenannten Myxamöben entstehen. Diese sind ebenfalls haploid und leben zunächst in losen Kolonien, bis die Nahrungsquelle, zum Beispiel zerfallende Pflanzenteile, versiegt.

Über eine Signalkaskade beginnen nun die Myxamöben sich als Gruppe zu sammeln und bilden innerhalb weniger Stunden Zellfäden aus, die sich schließlich an einem zentralen Punkt aufstapeln und zu einem Schleimpilz formen; sie bilden einen mehrzelligen Organismus aus!

Dabei findet eine Differenzierung in somatische und reproduktive Zellen statt. Die einen Zellen bilden den Stiel des Schleimpilzes aus, die anderen werden zu den eigentlichen Sporen, das heißt, sie tauschen Genmaterial aus und können den Zyklus neu beginnen.

Eine Besonderheit, die in der Vorlesung nicht erwähnt wurde, aber in [GS04] gesondert hervorgehoben wird, sind die Cell-Fate Versuche, die mit Protisten durchgeführt wurden:

Trennt man den anterioren Teil des Schleimpilzes chirurgisch ab, bevor die Sporenbildung begonnen hat, wird der nun neue anterior gelegene Teil zu somatischen Zellen – und umgekehrt. Die Fähigkeit der Zellen ihr Entwicklungsschicksal zu steuern und zu ändern wird *Regulation* genannt. Dieses Phänomen ist auch in den Entwicklungsstufen anderer Embryonen zu finden.

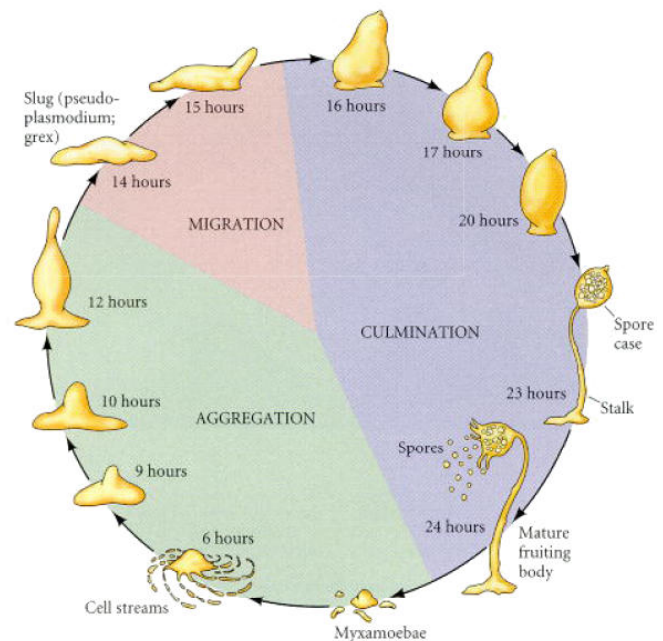


Abb. 9.: Lebenszyklus des *Dictyostelium discoideum* aus [GS04]

## Arten der Zelltypspezifizierung

Die verschiedenen Zellarten des Körpers entstehen alle ursprünglich aus der Zygote, bzw. den *totipotenten* Zellen der ersten Furchungen. Zellen der späteren Furchungsphasen, die noch nicht spezifiziert sind, aber auch nicht mehr für sich genommen den ganzen Embryo ausbilden könnten, nennt man *pluripotent*. Das Schicksal der Zellen wird eingeleitet durch die Zelltypspezifizierung; es geht hier also darum, zu welchem konkreten Zelltyp sich die Blastomere ausbilden. Die Frage lautet also: Wie weiß eine Zelle im frühen Embryo, dass sie Muskel oder Nervenzelle wird? Die Antwort liefert die Zelltypspezifizierung, deren 3 Arten in der Vorlesung angesprochen wurden:

### 1. Die autonome Spezifizierung

Sie ist charakteristisch für die meisten Wirbellosen. Die Spezifizierung erfolgt durch Aneignung bestimmter zytoplasmatischer Moleküle aus dem Ei. Die Lineages sind durch invariante Furchungen in jedem Embryo einer Spezies determiniert. Der Spezifizierung geht eine großräumige Zellmigration im Embryo voraus.

## 2. Die konditionelle Spezifizierung

Diese Art der Spezifizierung ist für wenige Wirbellose und alle Vertebraten charakteristisch, die Interaktion zwischen den Zellen ist das ausschlaggebende Moment. Dabei spielen die relativen Positionen der Zellen zueinander die entscheidende Rolle. Variable Furchungen produzieren hier keine invarianten Zellschicksale mehr, größere Umformungen bzw. Wanderungen erfolgen vor oder bei der Spezifizierung.

## 3. Die synzytielle Spezifizierung

Sie ist charakteristisch für die meisten Insekten und geschieht durch Interaktion zwischen zytoplasmischen Regionen vor der Zellularisierung. Variable Furchung produziert hier keine festen Zellschicksale für bestimmte Zellkerne, nach der Zellularisierung ist meist konditionelle Spezifizierung zu beobachten.

## Weissmann's Theorie der Vererbung

Weissmann ging seinerzeit von ‚Determinanten‘ aus – zu dieser Zeit waren Gene noch nicht bekannt – die, als Faktoren die zukünftige Entwicklung einleiten. Er ging davon aus, dass es Keimzellen (germ cells) gibt, welche alle Determinanten in sich vereinen.

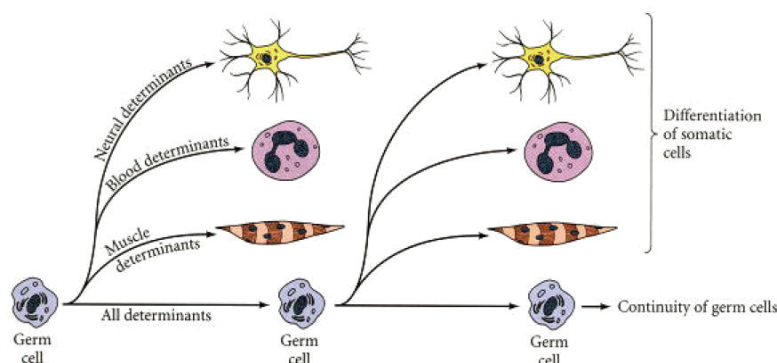


Abb. 10.: Weissmanns Vorstellung Zelltypspezifizierung durch Determinanten (aus Vorlesungsfolien)

Aus diesen Keimzellen können nun wieder neue Keimzellen oder aber somatische Zellen entstehen.

Nur Keimzellen enthalten jedoch wieder alle Determinanten. Die somatischen Zellen übernehmen nur einen Teil dieser Faktoren und können somit nicht wieder andere Zellen oder gar Keimzellen ausbilden.

Die Leistung Weissmanns ist auch aus heutiger Sicht nicht zu verkennen, denn im Prinzip ist sie als Anschauung immer noch gültig. Wir wissen heute zwar mehr über Genexpression, aber wenn man ‚inaktive Gene‘, die eine Muskelzelle zu einer solchen werden lassen, als ‚nicht vorhandene Determinante‘ auffasst, so ist die Modellanschauung im Prinzip immer noch zu gebrauchen.

## Driesch's Demonstration der Regulations-Entwicklung

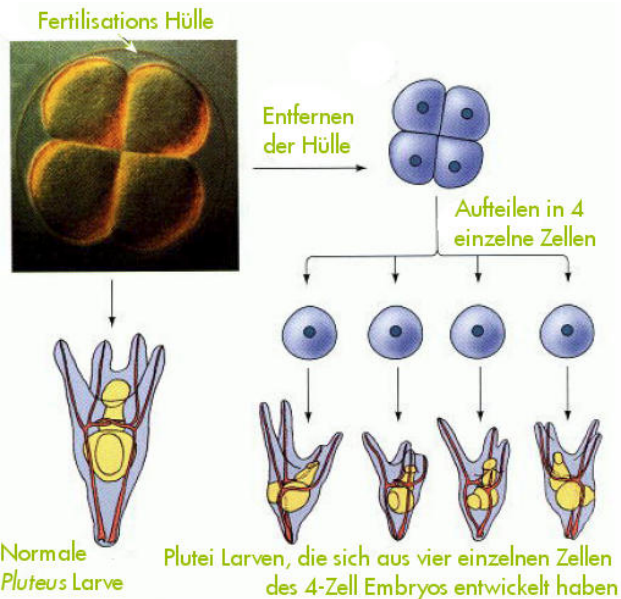


Abb. 11.: Driesch's Versuch (nach Vorlesungsfolien)

Obwohl Hans A. E. Driesch ursprünglich Weissmanns Theorie beweisen wollte, konnte durch ihn die Totipotenz von aus der Zygote entstandenen Zellen gezeigt werden. Er konnte damals die Effekte der konditionalen Zelltypspezifizierung, in folgendem Versuch nicht deuten:

Die Hülle, welche sich um die befruchtete Eizelle der Pluteus Larve bildet, wurde entfernt und die Furchungsphase im vier-Zellstadium unterbrochen.

Die vier Zellen wurden mechanisch separiert und bildeten, natürlich mit einem kleineren Startvolumen, nun eine neue Blastula und schließlich neue Embryonen aus, aus denen vier vollständige Plutei hervorgingen!

## Konditionelle vs. Autonomer Spezifizierung

Hier spannen wir wieder den Bogen zum bereits gefallenem Begriff der „Regulation“: Konditionale Spezifizierung ist Regulation bzw. sie erfolgt über Regulation.

Was aus einer Zelle wird, hängt bei der konditionalen Spezifizierung von ihrer räumlichen Position im Embryo ab, das Schicksal wird durch Interaktionen mit den Nachbarzellen bestimmt.

Im Gegensatz dazu steht die autonome Spezifizierung:

Bei autonomer Spezifizierung kann man im acht-Zellstadium bereits animalen und vegetativen Pol, sowie anterior und posterior unterscheiden und den jeweiligen Zellen ihre zukünftigen Bestimmungen zuordnen (s. Abb. 12).

Separiert man nun hier die vier Blastomeren Paare, bilden sie genau die selben Strukturen aus, die sie auch ausgeformt hätten, wenn sie im Embryo verblieben wären.

Konditionale Spezifizierung *regelt* das Schicksal der Zellen basierend auf deren Position.

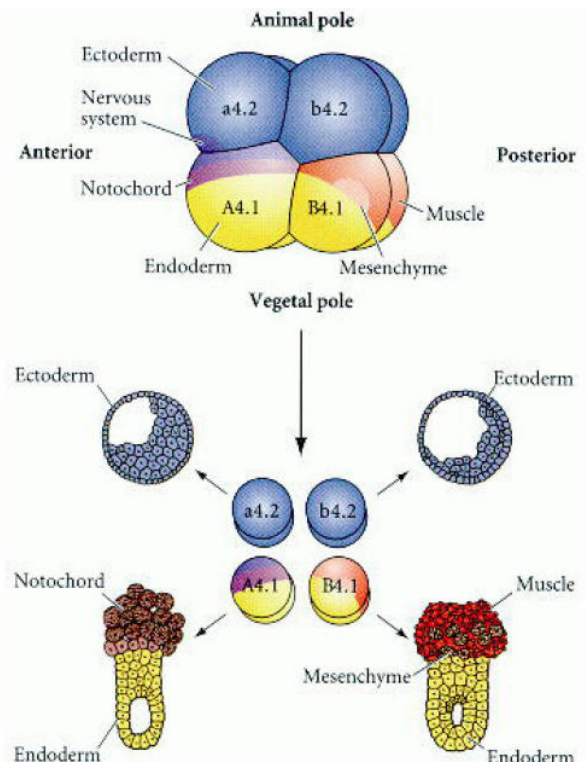


Abb. 12.: Autonome Spezifizierung im Tunicatenembryo (Vorlesungsfolien)

Was eine Zelle wird, ist nicht determiniert und wenn Zellen aus dem Embryo entfernt werden, können die verbleibenden Zellen das ausregulieren und kompensieren das fehlende Stück. (s. Abb 13)

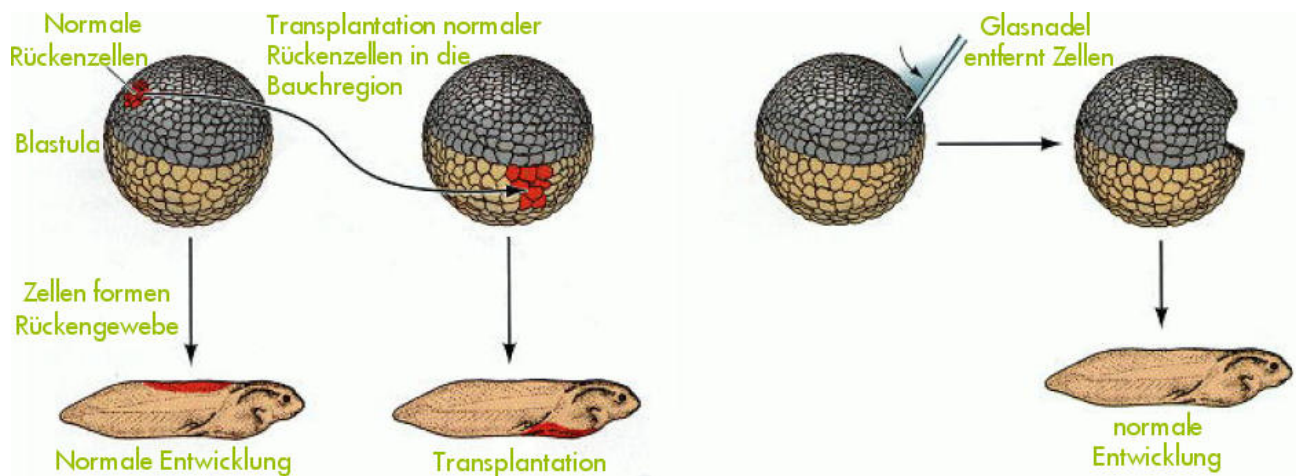


Abb. 13.: Konditionelle Spezifizierung (Vorlesungsfolien)

Zuletzt stellen wir nun die Frage nach dem Funktionsprinzip der konditionalen Zell-spezifizierung und beschreiben den zugrunde liegenden Mechanismus:

Die Signalisierung der räumlichen Position erfolgt über Gradienten von Botenstoffen. Als Beispiel und zu Veranschaulichung dient uns der Activin-Gradient, der verschiedene Genexpression in den animalen Polkappen des *Xenopus* bewirkt:

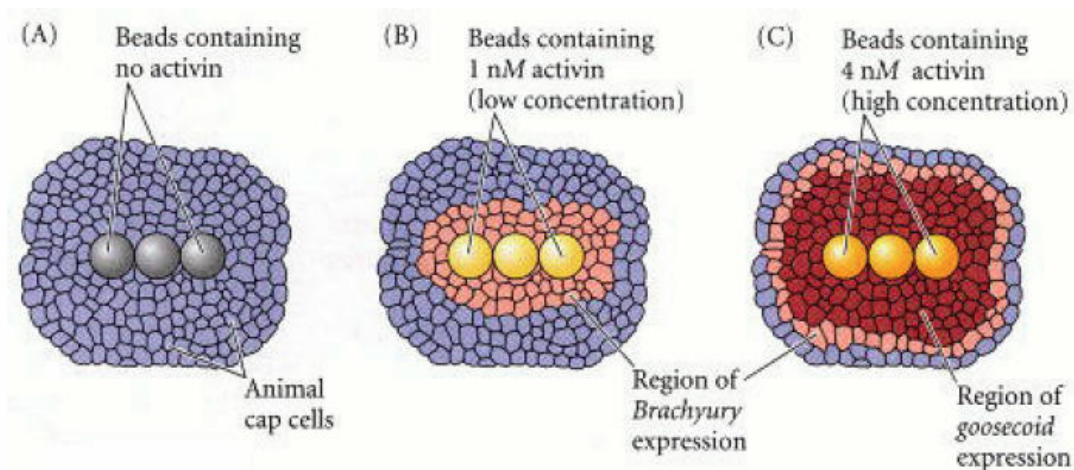


Abb. 14.: Induzierter veränderter Activin Gradient verändert Genexpression (Vorlesungsfolien)

Die Steuerung der Genexpression über den Weg der Gradientenbildung erklärt letztlich auch, weshalb Reparaturprozesse in der Blastula stattfinden können, also fehlende Zellen ersetzt werden: Der Gradient ist wie eine relative Größe zu verstehen; fehlt ein Teil des Gewebes, können die Zellen adaptieren und ein neues Verhältnis einpendeln. Das Gradientenfeld stabilisiert sich wieder und die Entwicklung nimmt ihren normalen Lauf.

---

## Literaturverzeichnis

- [BT65] J. T. Bonner, 1965, Zitat gefunden in [GS04]  
[GS04] Gilbert, S. F.: 1994. *Developmental Biology*, 4th edition, Sinauer Associates., Sunderland, Massachusetts U.S.A, ISBN: 0-87893-249-6  
[LB03] Lexikon der Biologie in fünfzehn Bänden  
2003, Heidelberg, Spektrum Akademischer Verlag, ISBN 3-8274-0336-7  
[WA03] Dr. phil. Adrienne Weigl, *Parthenogenese ist kein Freibrief*, LEBENSFORUM 3/2003,  
[http://www.alfa-ev.de/fileadmin/user\\_upload/Lebensforum/2003/lf\\_0303-3-beckmann-interview-stammzellen.pdf](http://www.alfa-ev.de/fileadmin/user_upload/Lebensforum/2003/lf_0303-3-beckmann-interview-stammzellen.pdf) Stand: 30. Januar 2008; 14:51  
[ZT03] Ulrich Bahnsen, *Eierstock aus der Retorte*, 2003, Die Zeit,  
<http://zeus.zeit.de/text/2003/20/Stammzellen> Stand: 30. Januar 2008; 14:57

## Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1: Schematische Darstellung der Umformung der Morula zur Blastula  
<http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/c6/Blastulation.png>  
<http://de.wikipedia.org/wiki/Bild:Blastulation.png>; Stand: 30. Januar 2008, 12:10 Uhr  
(Bildrechte: Public domain, Weltweit frei verwendbar)
- Abb. 2: Schematische Darstellung der Gastrulation  
<http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/31/Gastrulation.png>  
<http://de.wikipedia.org/wiki/Bild:Gastrulation.png>; Stand: 30. Januar 2008, 12:12 Uhr  
(Bildrechte: Public domain, Weltweit frei verwendbar)
- Abb. 3: Lebenszyklus des Frosches *Rana pipiens*, mit der Einteilung in die allgemeinen Entwicklungsstadien aus [GS04]
- Abb. 4: Eizelle des Frosches *Rana pipiens* nach Vorlesungsfolien
- Abb. 5: Von links nach rechts: Verschiedene Zeitpunkte in der Furchungsphase und Beginn der Gastrula (N.B.: Blastocoel gut sichtbar) aus Vorlesungsfolien
- Abb. 6.: Aus Vorlesungsfolien: *Actetabularia crenulata* (li) und *Actetabularia mediterranea* (re)
- Abb. 7.: Versuchsablauf; Nucleus wird verpflanzt, *Acetabularia* formt neue Hutform aus
- Abb. 8.: Konjugation bei *Paramecium*; aus Vorlesungsfolien
- Abb. 9.: Lebenszyklus des *Dictyostelium discoideum* aus [GS04]
- Abb. 10.: Weissmanns Vorstellung Zelltypspezifizierung durch Determinanten (aus Vorlesungsfolien)
- Abb. 11.: Driesch's Versuch (nach Vorlesungsfolien)
- Abb. 12.: Autonome Spezifizierung im Tunicatenembryo (Vorlesungsfolien)
- Abb. 13.: Konditionelle Spezifizierung (Vorlesungsfolien)
- Abb. 14.: Induzierter veränderter Activin Gradient verändert Genexpression (Vorlesungsfolien)