

Zur Dynamik der Entwicklung von *Ectopleura dumortieri* (Athecatae-Anthomedusae) bis zur Proactinula

Laufbild- und Teilbildanalysen von Mikrozeitrafferfilmaufnahmen¹

WILLI KUHL und GERDTRUD KUHL

*Institut für Kinematische Zellforschung der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität,
Frankfurt am Main,
und Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, Helgoland*

ABSTRACT: On the dynamics of development in *Ectopleura dumortieri* (Athecatae-Anthomedusae) to proactinula. Film projection and single-frame analyses of micro-time lapse movies. Employing the technique of micro-time lapse movies (analyses of projection and single frames) the dynamics of the development of *Ectopleura dumortieri* VAN BENEDEN is thoroughly investigated until attainment of the proactinula (starlet stage). Characteristic are sharp cleavage furrows ("schneidende Furchen"); the blastomeres formed are arranged along a single line. The long, stretched embryo bends and stretches in rhythms caused by cell divisions. "Cross divisions" start relatively late; they begin at the front and hind end of the embryo. It follows a re-organization, resulting in an ellipsoid shape; this procedure takes several hours. Following flattening and formation of the tentacle-anlagen, the rather strange starlet stage is reached about 10½ hours after the first division. Special attention is given to the dynamics of the incision of cleavage furrows and to the more or less passive motions in the cytoplasm correlated herewith. The kinetic diagrams produced by the partial-picture analysis of time lapse movies give an exact survey of the whole development; they have the value of "Normentafeln" (norm tables).

EINLEITUNG

Das eigenartige „sternchenförmige“ Gebilde, das in den Sommermonaten mehr oder weniger häufig pelagisch im Nordsee-Plankton auftritt, konnte bis zu den Untersuchungen von AURICH & WERNER (1955) und AURICH (1958) nicht einwandfrei einer bestimmten Art zugeordnet werden. Die Vermutung der Zugehörigkeit zu einem Vertreter der Tubularia-Linie konnten AURICH & WERNER (1955) bestätigen: es gelang die Aufzucht von Eiern der Meduse von *Ectopleura dumortieri* VAN BENEDEN über das „Sternchen-Stadium“, das als Proactinula bezeichnet werden kann, bis zur Actinula und dem sich anheftenden jungen Polyp. Es liegt eine direkte Entwicklung vor vom besamten Ei bis zur Actinula. Im Gegensatz zu den Gattungen *Hybocoden* und *Margelopsis*, bei denen die Entwicklung bis zur Actinula-Larve am Medusen-Manu-

¹ Wir widmen diese Untersuchung Herrn Prof. Dr. FRIEDRICH SEIDEL zum 70. Geburtstag.

brium abläuft, löst sich bei *Ectopleura dumortieri* das besamte Ei vom Manubrium ab; die gesamte Entwicklung läuft pelagisch ab (AURICH & WERNER 1955).

Die vom Anthomedusen-Typus erheblich abweichende Frühentwicklung mit den eigenartigen „schneidenden“ Furchen, die von AURICH & WERNER bis zum 8-Blastomerenstadium kurz dargestellt wird, verdient eine genauere Untersuchung, vor allem im Hinblick auf die Dynamik der Teilungsvorgänge; als notwendige Zeittransformation kommt wegen der Langsamkeit der cytodynamischen Bewegungsabläufe selbstverständlich nur Zeitraffung (im folgenden: Z. R.) in Betracht.

METHODIK

Im August 1964 kamen Medusen von *Ectopleura dumortieri* im Helgoländer Plankton in ausreichender Menge zur Gewinnung der erforderlichen besamten Eier vor, die in der Größe um den Wert $\pm 0,3$ mm variieren. Das in Abbildung 1c (Phase 49) dargestellte 10armige „Sternchen-Stadium“ wurde in lückenloser Z.R.-Aufnahme in einem 4 cm im Durchmesser großen, etwa 6 mm hohen Glasringpräparat, das durch ein großes Deckglas völlig abgeschlossen ist (geschlossenes System, keine Strömungen) nach 10 Stunden und 25 Minuten erreicht. Das *Ectopleura*-Ei ist sehr störungsempfindlich gegenüber noch unbekanntem Faktoren, besonders in den ersten Furchungsstadien. Im Durchschnitt entwickelten sich etwa 40 % der Eier. Angewandte Zeittransformation: Z.R. auf 1/160, 1/320 und 1/480 bei der sehr langsamen Umbildung zur „Sternchen-Form“ (Abb. 1b: Phase 38–40 und Abb. 1c: 41–49). Die Zeitrafferaufnahmen mit der Arriflex-16-Kamera (vgl. KUHLE 1961, 1964) entstanden an der Meeresstation Helgoland.

DIE ENTWICKLUNG DES EIES VON *ECTOPLEURA DUMORTIERI* UNTER BERÜCKSICHTIGUNG DES ZEITRAFFER-LAUFBILDES

Der Ablauf der Furchung des *Ectopleura*-Eies kann trotz aller Abweichungen zum total-äqualem Typus gerechnet werden, denn die ersten sieben Furchen durchdringen den gesamten Keim (Abb. 1a: 1–13). Ungewöhnlich erscheint vor allem die Dynamik des Vordringens der Furchen in das Cytoplasma. Die Bezeichnung „schneidende Furchen“ läßt sich auch für den Eindruck dieses Teilungs-Modus im Z.R.-Laufbild anwenden. Das „Einschneiden“ erfolgt mit kontinuierlicher Geschwindigkeit. Charakteristisch verhält sich der „Grund der Furche“; zu Beginn der Teilung scharf ausgeprägt (Abb. 1a: 4, 5, 6) zeigt er auf dem optischen Schnitt bald eine kreisförmige Ausprägung von etwa 0,016 mm Durchmesser, die bei der ersten Furche noch nicht so deutlich ausgebildet ist wie bei den folgenden Teilungen (Abb. 1a: 7, 8, 9, 11).

Für eine „schneidende“ Furche liegen andere mechanische Bedingungen vor, als bei einer allseitig das Ei durchschnürenden Furche (z. B. Teilung des Eies von *Psammechinus miliaris* oder von *Sagitta setosa*; KUHLE 1941, 1949, 1965). Bei der typischen total-äqualem Furchung (Prototyp: Seeigel-Ei) läßt sich das Vordringen der Furchen

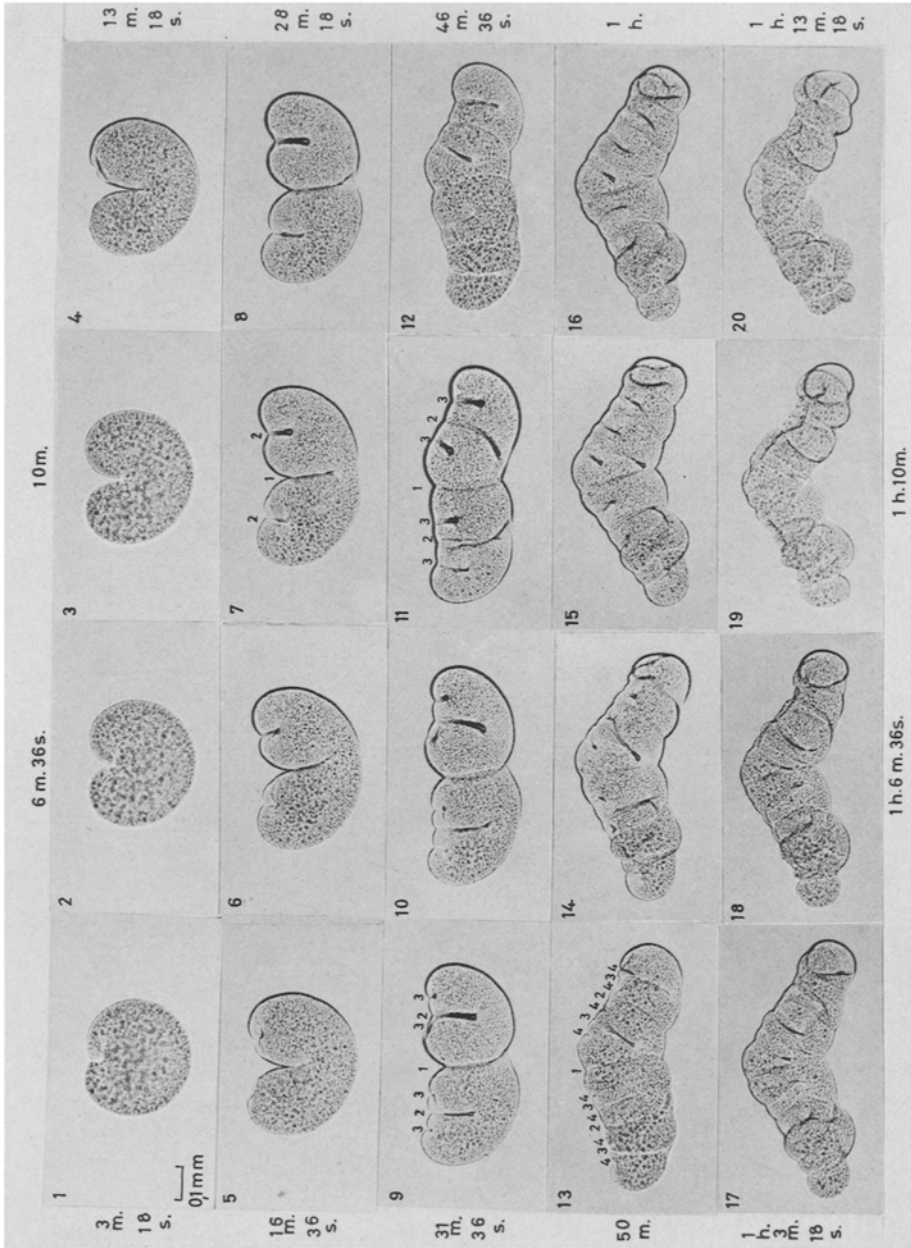


Abb. 1a: Beginn der Furchungen von *Ectopleura dimorpha* (nach Mikrozeitraffungsaufnahmen auf 16-mm-Film). Erklärungen im Text

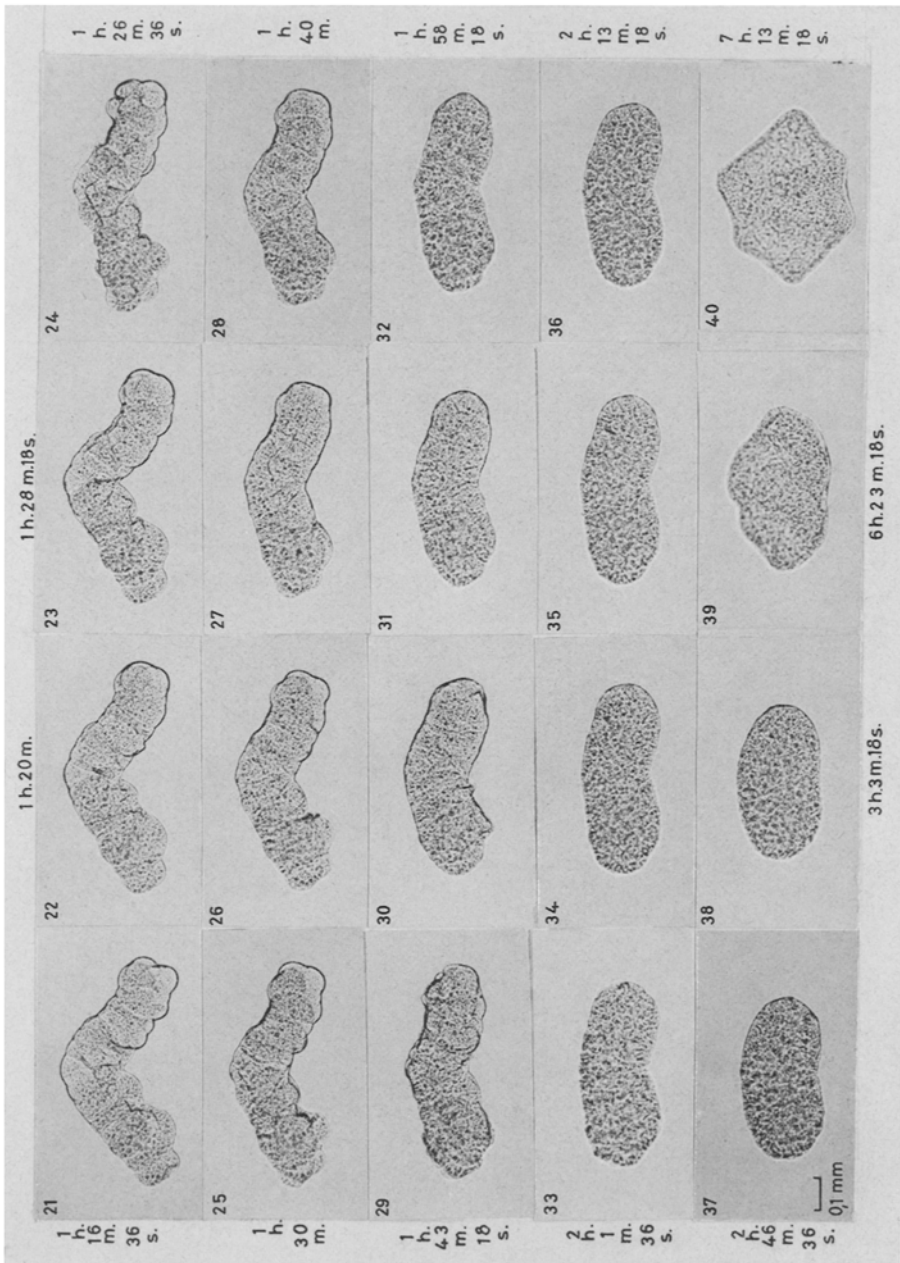


Abb. 1b: Weiterer Ablauf der Keimesentwicklung von *Ectopleura dumortieri*.
Erklärungen im Text

mit einer Irisblende vergleichen, die langsam zugezogen wird, ein Vergleich, der bei *Ectopleura* nicht angewandt werden kann. Bei *Psammechinus* findet eine „Durchschnürung“ des Eiplasma im eigentlichen Wortsinn statt, wie etwa bei einem Durchschnürungsversuch; der „Grund der Furche“ bleibt spitzwinkelig. Die Plasmaverbindung zwischen den Blastomeren wird kontinuierlich schmäler, schließlich zu einem

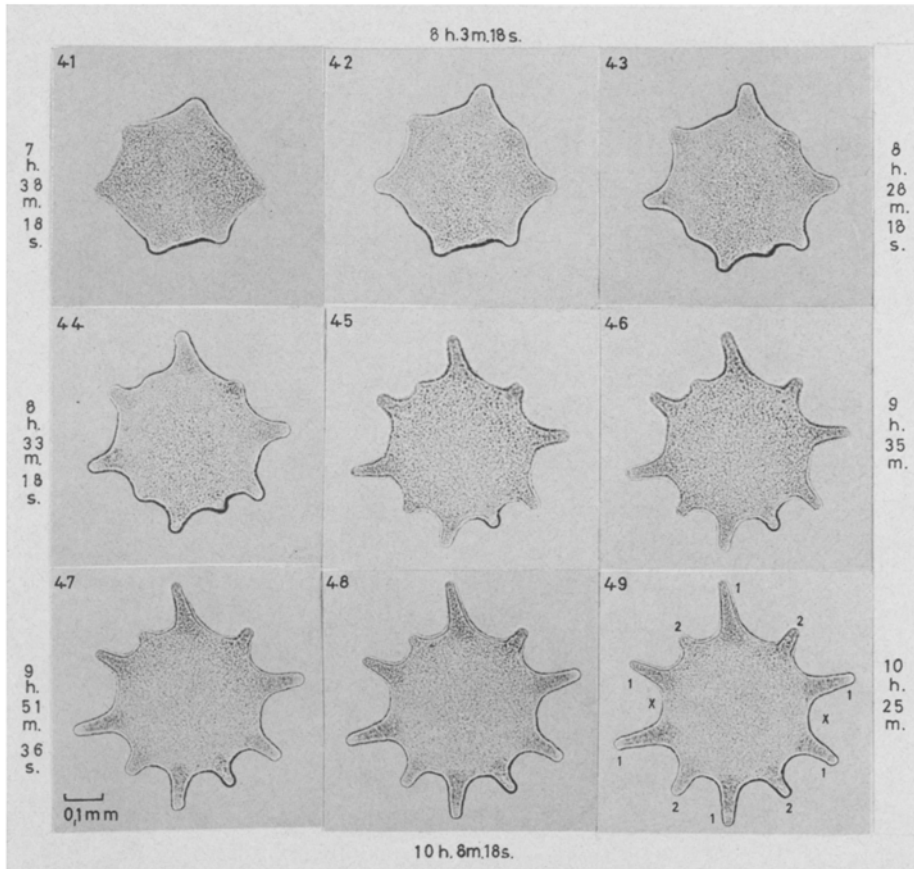


Abb. 1c: Ausbildung der Anlagen der aboralen Tentakel von *Ectopleura dumortieri*.
Erklärungen im Text

„Verbindungsstrang“, in dem unter Z.R. *Plasmaströmungen* von einem Blastomer zum anderen und zurück auftreten (KÜHL 1949), offenbar eine Mengenausgleichsbewegung des Cytoplasma. Wesentlich ist, daß die „schneidende Kante“, der „Grund der Furche“, die Peripherie eines Kreises darstellt, dessen Radius kontinuierlich verkleinert wird.

Bei den „schneidenden Furchen“ hingegen wird das Eiplasma wie mit einem Skalpell durchgeschnitten; die „schneidende Kante“ ist eine Linie, deren Länge zuerst gering ist, dann bis zum Ei-Äquator (größter Ei-Durchmesser) anwächst, um

dann wieder abzunehmen. Die Gestalt der Furche, das Klaffen der Furchenränder und ihre Abrundung (Abkuglungstendenz der lebenden Zelle, wie in Abbildung 1a (Teilbilder 1–4) erkennbar, wird zweifelsohne von der Viskosität des Eiplasma beeinflusst. Auch bei den „schneidenden Furchen“ zeigt das Z.R.-Laufbild deutlich beim Vordringen der Furche langsame Strömungen im Cytoplasma, auf die noch näher eingegangen wird.

Die eigenartige, auf dem Schnitt kreisförmige Gestalt des „Grundes der Furche“ (Abb. 1a: Teilbilder 7–11) ist nicht einfach zu deuten; wahrscheinlich wird sie durch mechanische Faktoren bestimmt. Diese merkwürdige Ausbildung der Furchen scheint häufig bei Hydrozoen vorzukommen, wenn auch nicht immer in der für *Ectopleura* charakteristischen scharfen Ausprägung. Bei *Phialidium hemisphaericum* und *Eucheilota maculata* dringen die Furchen in ähnlicher Weise einseitig ein (Z.R.-Aufnahmen liegen vor). Die Abweichungen vom *Ectopleura*-Typ dürften zum Teil auf Unterschieden in der Viskosität des Eiplasma beruhen.

Bemerkt sei, daß bei der Entwicklung der Ctenophore *Beroë cucumis* (nach unveröffentlichten Z.R.-Aufnahmen) der nahezu gleiche Typ der „schneidenden“ Furchen festgestellt wurde. Bei dieser Rippenqualle weist das Eiplasma eine bemerkenswerte Netzstruktur auf, die beim Vordringen der Furche zur Seite gedrängt werden muß und keine Plasmaströmungen zustande kommen lassen kann. Wäre dies der einzige Fall von „schneidenden Furchen“, so könnte man versucht sein, diese relativ grobe Netzstruktur zur Deutung der merkwürdigen Gestalt des „Grundes der Furche“ heranzuziehen.

Die von der üblichen stark abweichenden Formgestaltung des sich entwickelnden Keimes von *Ectopleura dumortieri* wird in ihrer Dynamik unter Z.R. sehr eindrucksvoll zur Darstellung gebracht; es werden Bewegungsvorgänge ermittelt, die keine noch so intensive direkte Beobachtung des lebendes Eies ahnen läßt. Das Ungewohnte dieser Frühentwicklung beruht auf der Tatsache, daß die vier ersten Blastomere sich weder auf einer quadratischen noch rhombischen Fläche anordnen lassen oder gar einen Tetraeder bilden: sie weisen eine reihenförmige Gruppierung auf (Abb. 1a: Teilbilder 1–12). Trotz dieser „linearen“ Lagerung kommt die bisher immer unter Z.R. bei vielen Untersuchungsobjekten beobachtete Abkuglungstendenz der Blastomere deutlich zum Ausdruck: die „schneidenden Furchen“ weisen einen gekrümmten Verlauf auf (Abb. 1a: Teilbilder 9–11). An den 49 Teilbildern der Abbildung 1a, b und c, dem Z.R.-Film entnommen, lassen sich folgende Einzelheiten ablesen.

Abbildung 1a (Vergrößerungen von Teilbildern einer Mikro-Z.R.-Aufnahme auf 16-mm-Film) zeigt in den Teilbildern 1 bis 3 die „schneidende“ 1. Furche und in den Teilbildern 4 bis 8 die beiden „schneidenden“ 2. Furchen. Die erste Furche hat erst nach 28^m 18^s (8) das Ei völlig geteilt. Beginn der nur geringfügigen aktiven Aneinanderpressung der beiden ersten Blastomere. Die beiden 2. Furchen sind beinahe bis zur Mitte der Blastomere vorgedrungen. Teilbilder 9 bis 13: „Verstreichen“ der gekrümmten ersten Furche. Die beiden gekrümmt verlaufenden 2. Furchen (9, 11, 13) haben die beiden ersten Blastomere völlig geteilt (13). Bereits 31^m 36^s nach Furchungsbeginn sind die vier 3. Furchen angedeutet (9). 19^m 36^s später (13) sind die beiden „äußeren“ nahezu völlig, die beiden „inneren“ zur Hälfte „eingeschnitten“ (durch

kleine Ziffer 3 gekennzeichnet). Es sind jetzt sieben Furchen deutlich zu erkennen (13; 50^m nach 1), die durch kleine Ziffern (3, 2, 3, 1, 3, 2, 3) angegeben sind. Es sind bereits die nächsten Furchen – vier jederseits zwischen den kleinen Ziffern – schwach angedeutet.

Von Teilbild 14 ab setzen an den Enden des nunmehr langgestreckten und sich jetzt allmählich aufwölbenden Keimes die ersten Querteilungen ein, die, etwa ab Teilbild 16, auch auf die mittlere Region der ersten Furche übergreifen. Von einem 8-beziehungsweise 16-Blastomerenstadium kann nicht einwandfrei gesprochen werden, da die 4 dritten und 8 vierten Furchen infolge des Einsetzens der „Querteilungen“ offenbar nicht mehr zu einer erkennbaren völligen Durchschnürung gelangen. Der Verlauf der Furchen, vor allem der mehr oder weniger senkrecht zu den ersten 15 Furchen nunmehr einschneidenden „Querfurchen“, läßt sich, wie aus den Teilbildern 14 bis 20 hervorgeht, nicht mehr genau verfolgen. Dies wird besonders in den Teilbildern 17 bis 20 deutlich. Die Aufwölbung des Keimes nimmt stark zu; Teilbild 20 zeigt den Keim 1^h 13^m 18^s seit Teilbild 1.

In Abbildung 1b (1^h 16^m 36^s nach Beginn der Entwicklung) hat die Aufwölbung des Keimes ihren höchsten Grad erreicht. 10^m später (Teilbild 24) ist bereits eine deutliche Streckung zu beobachten; es liegt gerade eine Teilungsphase vor, die – besonders an den Keimenden – erkennen läßt, daß der Verlauf der Blastomeregrenzen nicht mehr festgestellt werden kann. Die Teilbilder 25 bis 28, die einen Zeitraum von 10^m umfassen, zeigen die weitere Abnahme der Krümmung, verbunden mit einer Verkürzung der „Horizontalachse“ (Abb. 3b : H). In den nächsten 15^m (Teilbilder 29 bis 32) nimmt der Grad der Aufwölbung (Krümmung) weiter ab. 12^m 54^s später (Teilbild 36; 2^h 13^m 18^s seit Entwicklungsbeginn) ist die „Horizontalachse“ noch mehr verkürzt, der Keim erscheint kompakter; 33^m 18^s später (Teilbild 37; 2^h 46^m 36^s seit 1) weist der Keim im optischen Schnitt fast elliptische Gestalt auf. Die Krümmung ist nur noch andeutungsweise vorhanden. Teilbild 38, 16^m 42^s später als 37, läßt das Maximum der Kontraktion in der „Horizontalachse“ erkennen; abgesehen von einem geringen Rest der vorausgegangenen Aufwölbung liegt jetzt eine ellipsoidische Gestalt vor. Anzahl und Grenzen der Blastomere sind nicht mehr wahrzunehmen. Das Z.R.-Laufbild zeigt deutlich, daß noch Teilungen stattfinden, die jedoch nur an minutiösen Bewegungen, die rhythmisch erfolgen, erkennbar sind.

Von diesem Zeitpunkt an (3^h 3^m 18^s nach Entwicklungsbeginn) weist der Keim mehrere Stunden keine wesentlichen Gestaltsveränderungen auf; der Übergang zum „Sternchenstadium“ erfolgt relativ sehr langsam. Das Zeitintervall zwischen Teilbild 38 und 39 beträgt 3^h 20^m. Es zeigen sich die ersten Andeutungen des Vorwachsens der Fortsätze, der Anlagen der aboralen Tentakel der Proactinula. Die „Horizontalachse“ wird nicht weiter verkürzt. 50^m später (Teilbild 40, 7^h 13^m 18^s seit Entwicklungsbeginn) sind deutlich 6 Vorwölbungen, die Aboraltentakel-Anlagen, vorhanden. Der Keim breitet sich nunmehr in der Fläche aus.

Abbildung 1c zeigt 9 Phasen der Ausbildung der Anlagen der aboralen Tentakel des „Sternchenstadium“ im Zeitraum von 2^h 46^m 42^s (Teilbilder 41 bis 49). Die Anzahl der Tentakelanlagen wird von 6 auf 10 erhöht. Das Vorwachsen eines neuen Tentakels wird durch eine Zellanhäufung an der Peripherie angedeutet; sie erscheint dunkel am Rande des sich nunmehr relativ schnell in der Fläche ausbreitenden Keimes.

Häufig werden zunächst 6 Fortsätze angelegt (41); die weiteren entstehen ziemlich genau in der Mitte von zwei bereits vorhandenen Tentakelanlagen. Genauer ist die Variabilität der Anzahl der Aboraltentakel biometrisch noch nicht untersucht. Nach Zählungen von AURICH & WERNER (1955) an fixiertem Material hatten unter 22 Proactinulastadien neun 12 Aboraltentakel; das Minimum von 9 Tentakeln trat einmal,

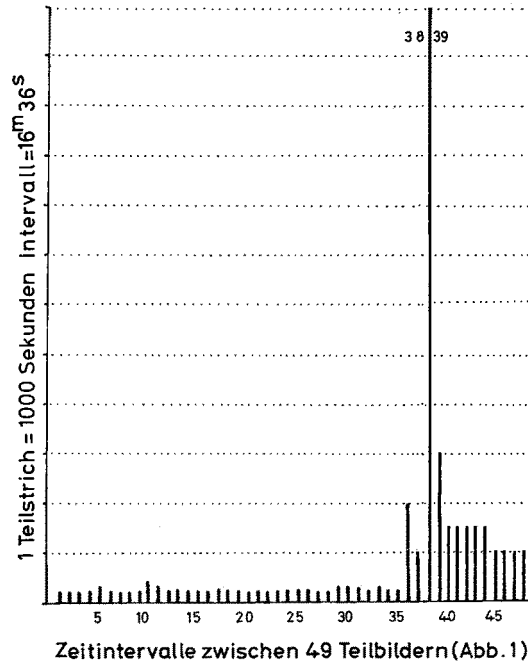


Abb. 2: Schematische Darstellung der Zeitintervalle zwischen den ausgewählten 49 Entwicklungsphasen der Abbildungen 1a, b und c. Ab Teilbild 36 bedingt die langsamere Entwicklung größere Zeitintervalle zwischen den dargestellten Teilbildern. Bei Teilbild 39 beginnt die Umformung des ellipsoidischen Stadium (37, 38) zum „Sternchenstadium“. Größtes Zeitintervall (3 Stunden 19 Minuten 12 Sekunden) zwischen Teilbild 38 und 39. Das Zeiträffer-Laufbild läßt bei der Umbildung zur Proactinula zwar lebhaftere Bewegungen im Keimgewebe erkennen, die Zellen sind jedoch bereits zu klein, um bei Übersichtsaufnahmen Einzelheiten der Verlagerungen und Umordnungen erkennen zu können

das Maximum von 17 Tentakeln ebenfalls einmal auf. Im vorliegenden Fall sind 10 aborale Tentakelanlagen ausgebildet. In Teilbild 49 (10^h 25^m nach Entwicklungsbeginn) sind die zunächst angelegten 6 Tentakel mit 1 bezeichnet, die in den Zwischenräumen entstehenden mit 2. Obwohl in zwei Zwischenräumen (X) keine Tentakelanlagen vorwachsen, werden die Abstände zwischen den Tentakeln allmählich ausgeglichen. In den Teilbildern 41, 42 und 43 erkennt man die erste Andeutung einer aboralen Tentakelanlage in Gestalt einer Anhäufung von Zellen an der Peripherie des Keimes.

Die in den Abbildungen 1a, b und c ausgewählten Phasen der Entwicklung von *Ectopleura dumortieri* weisen bis einschließlich Teilbild 35 ein Zeitintervall von

3,3 Minuten im Durchschnitt auf. Von diesem Zeitpunkt ab verläuft die Entwicklung, das heißt die bemerkenswerte Umbildung zum „Sternchen-Stadium“, erheblich langsamer ab. Abbildung 2 gibt eine graphische Übersicht über die Zeitintervalle zwischen den 49 Teilbildern der Abbildungen 1a, b und c. Man beachte, daß zwischen Teilbild 38 und 39 3 Stunden und 18 Minuten liegen: Phase der ersten Andeutung der Bildung der aboralen Tentakelanlagen.

„STRÖMUNGEN“ IM CYTOPLASMA WÄHREND DER ENTWICKLUNG

Wie bei den meisten Entwicklungsvorgängen scheint bei direkter Beobachtung in der Eizelle und in den Blastomeren völlige Ruhe zu herrschen. Daß diese Ruhe nur eine scheinbare ist, wird durch die Anwendung der Zeittransformation im Sinne einer Raffung leicht bewiesen. Bei *Ectopleura dumortieri* ist die „Granulabewegung“, ebenfalls nur unter Z.R. sichtbar, bei einer Raffung auf $1/160$ im Laufbild deutlich wahrzunehmen. Sie erscheint wesentlich langsamer als zum Beispiel beim Ei von *Psammochinus miliaris*, was für eine höhere Viskosität des Cytoplasma spricht.

Der typische Pressungsvorgang der Blastomere nach jeder Teilung ist im Z.R.-Laufbild nicht deutlich zu beobachten. Bei der ersten Teilung (Abb. 1a, Teilbilder 1 bis 4 und Abb. 3a) verstreicht die Furche (Indikator der Aneinanderpressung) nur sehr langsam; erst bei Teilbild 12 (Abb. 1a), 46 Minuten 36 Sekunden nach Furchungsbeginn, ist die Furche nur noch schwach erkennbar, nahezu ausgeglichen und gekrümmt.

Das erste Anzeichen der 2. Furchen (Teilbild 4, Abb. 1a) zeigt sich 13 Minuten 18 Sekunden nach Beginn der Entwicklung; der Grund der ersten Furche hat gerade die Eimitte erreicht. „Klaffen“ und „Tropfenform“ des Furchungsgrundes sind vom Beginn des Vordringens der Furche an zu beobachten und bleiben bestehen, bis die beiden zweiten Furchen die andere Eiseite erreicht haben (Abb. 1a, Teilbild 11 und Abb. 3c). Während 15 Minuten verlaufen die zweiten Furchen geradlinig (bis Teilbild 9, Abb. 1a), biegen dann mit dem (auf dem Querschnitt) „tropfenförmigen“ Grund nach der Eimitte ein (Abb. 1a, Teilbilder 10, 11, 12 und Abb. 3c). Diese Ablenkung der Einschneide-Richtung wird offenbar durch die Abkugelung und aktive Aneinanderpressung der ersten beiden Blastomere bewirkt. Die zweiten Furchen schneiden ein, bevor das Zweizellenstadium die Interphase erreicht hat.

Für den bei *Ectopleura dumortieri* weniger deutlichen Modus der Aneinanderpressung ist zweifelsohne die eigenartige Anordnung der Furchungszellen in einer Reihe verantwortlich zu machen.

Dieser „Rhythmus“ wird bei *Ectopleura dumortieri* beibehalten, bis die ersten „Querteilungen“ an den Enden der Blastomerenreihe einsetzen (Abb. 1a, Teilbild 16; 1 Stunde nach Beginn der Furchung). Das Einsetzen der folgenden Teilung vor Abschluß der vorausgehenden, das gleichzeitige kontinuierliche Einschneiden mehrerer Furchen in verschiedenen Phasen des Vordringens sowie die Anordnung der Furchungszellen in einer sich im Teilungsgeschehen rhythmisch krümmenden und streckenden Reihe sind die wesentlichen Charakteristika der Frühentwicklung von *Ectopleura dumortieri*; die Dynamik dieser beachtlichen Vorgänge wird nur unter Z.R. erkennbar.

Bereits bei der direkten Beobachtung der scheinbar in Ruhe befindlichen Ent-

wicklungsstadien wurde vermutet, daß bei diesem eigenartigen Furchungsmodus „Strömungen“ im Cytoplasma nachweisbar sein müßten. Z.R.-Aufnahmen bestätigten diese

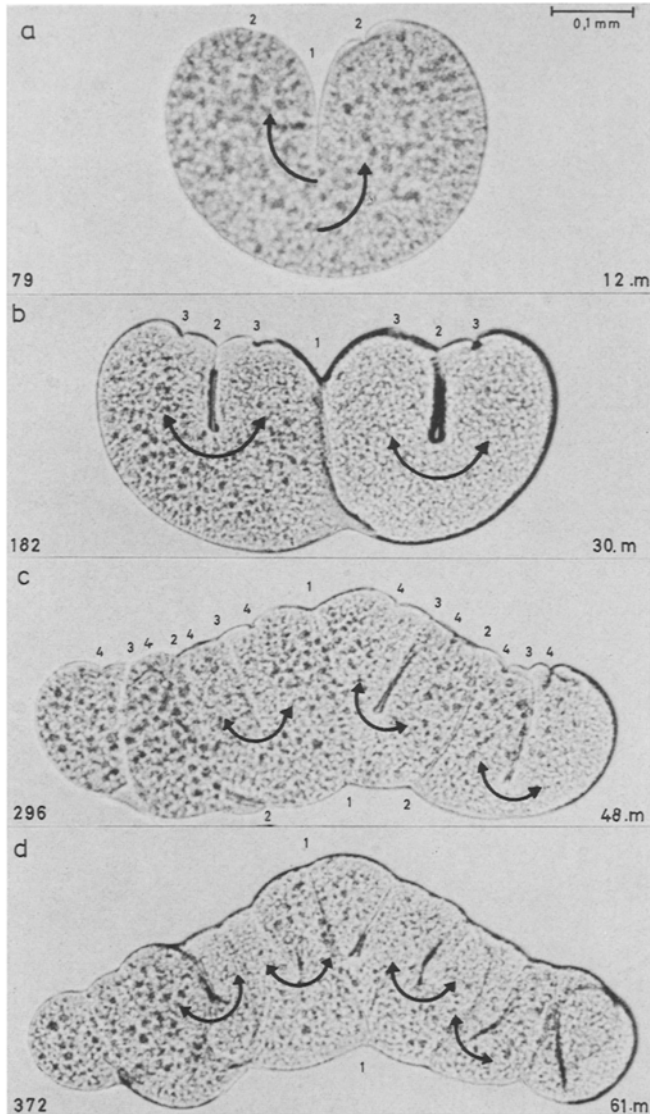


Abb. 3: „Cytoplasmaströmungen“ während der Frühentwicklung des Eies von *Ectopleura dumortieri*, unter Zeitraffung sichtbar gemacht. Pfeile geben die Richtung der Strömungen an. Teilbilder 79: 12 Minuten, 182: 30 Minuten, 296: 48 Minuten, 372: 61 Minuten nach Furchungsbeginn. Zeitdifferenzen zwischen den vier Teilbildern: 18 Minuten, 18 Minuten, 13 Minuten. Die vier Teilbilder stammen aus der gleichen Einstellung (415) wie in Abbildung 1a, b und c. Die später als die dargestellten „Strömungen“ einsetzenden hin- und hergehenden Plasmaverlagerungen sind nicht eingezeichnet

Annahme. Ähnlich intensive Bewegungsvorgänge wurden bisher bei keiner unter Zeittransformation untersuchten Blastomeren-Mitose während der Entwicklung festgestellt.

In Abbildung 3 ist in vier Teilbildern (aus der gleichen Einstellung 415 der Abb. 1a, b und c) die Richtung der charakteristischen „Hauptströmungen“ im Cytoplasma, die offensichtlich durch das Einschneiden der Furchen ausgelöst werden, durch Pfeile gekennzeichnet.

Zur exakten zeitlichen Erfassung wurde wie folgt verfahren: Sobald im Z.R.-Laufbild die jeweilige Bewegung einsetzt, wird das Teilbild-Zählwerk des Vorführgerätes mit Elektronenblitz aufgenommen, und die mit $1/1000$ Sekunde auf dem Filmstreifen einer Kleinbildkamera scharf abgebildete Teilbild-Nummer, die den Bewegungsbeginn anzeigt, registriert (langbrennweitiges Objektiv an der Kleinbildkamera) und der Registrierfilm sofort weitergeschaltet, während der Z.R.-Film mit dem sich entwickelnden Keim weiter abläuft (KUHL 1966). In gleicher Weise werden beliebige Bewegungsphasen festgehalten, sowie gegebenenfalls das Ende der Bewegung. Die auf dem Registrierfilm festgehaltenen Teilbildzahlen lassen die gleichen Teilbilder leicht beim Kopieren auf dem Negativ auffinden und vergrößern (s. Abb. 3).

Für die in Abbildung 3 unter a–d dargestellten Teilbilder geben die Pfeile zeitlich genau die Cytoplasmabewegungen vor der einschneidenden Furche an: Das Cytoplasma scheint vor der Furche auszuweichen. Diese Auffassung würde eine aktive Bewegung annehmen. Einen erheblich höheren Grad von Sicherheit gewährt die Vermutung, daß diese „Cytoplasmatröme“ vorwiegend passiver Natur sind. Das Plasma der Blastomere würde dann also durch den (im Querschnitt) „tropfenförmigen“ Grund der vordringenden Furche in der Pfeilrichtung nach beiden Seiten gedrängt. Es spricht für die relativ hohe Viskosität des Cytoplasma, daß dieses Beiseitedrängen auch noch in einem großen Abstand vom Grunde der Furche im Z.R.-Laufbild zu beobachten ist; aus der Lage der gekrümmten Pfeile geht dies deutlich hervor.

Das Z.R.-Laufbild zeigt ferner, daß die als Indikatoren der Bewegungsvorgänge im Cytoplasma aufzufassenden Hyaloplasma-Einschlüsse (Granula im weiteren Sinne), eine hin- und hergehende Verlagerung aufweisen. Drängt lediglich die klaffende einschneidende Furche das Blastomerenplasma zur Seite beziehungsweise nach beiden Seiten (Abb. 3b), so ist die Bezeichnung „Strömung“ streng genommen nicht zulässig, wenn unter diesem Begriff aktive Bewegungsvorgänge im Cytoplasma verstanden werden. Es muß dann von einem „Verdrängen“ des Plasmas durch die schneidende Furche gesprochen werden. Die relativ große Breite der klaffenden Furche mit ihrem „tropfenförmigen“ Grunde erleichtert beim Vordringen das Zurseitedrängen des Cytoplasma.

Die oben erwähnte zweite „strömungsähnliche“ hin- und hergehende Verlagerung der Granula, die nach Ablauf der „Verdrängungsbewegung“ einsetzt, wenn die Furchen die (im Bild) untere Blastomeren-seite nahezu erreicht haben, die Durchschnürung also fast vollendet ist, stützt die Auffassung, daß es sich hier bei beiden Vorgängen funktionell um „Massenausgleichbewegungen“ während der Teilung handelt, also um mehr oder weniger passive Verschiebungen im Cytoplasma. Bei der zweiten hin- und hergehenden Bewegung ist eine aktive Bewegungskomponente nicht völlig auszuschließen. Übrigens wurde eine ähnliche Bewegung, in entsprechend abgewandelter

Form, bei *Psammechinus miliaris* in zeitlich gleicher Teilungsphase unter Z.R. festgestellt (KUHLE & KUHLE 1949).

KINEMATISCHE DIAGRAMME ZUR FRÜHENTWICKLUNG VON *ECTOPLEURA DUMORTIERI*

Bei der Untersuchung der Dynamik der normalen Entwicklung mit Hilfe der Zeittransformation geben die durch die Teilbild-Analyse gewonnenen „kinematischen Diagramme“ die Möglichkeit, die ermittelten Vorgänge an und in den

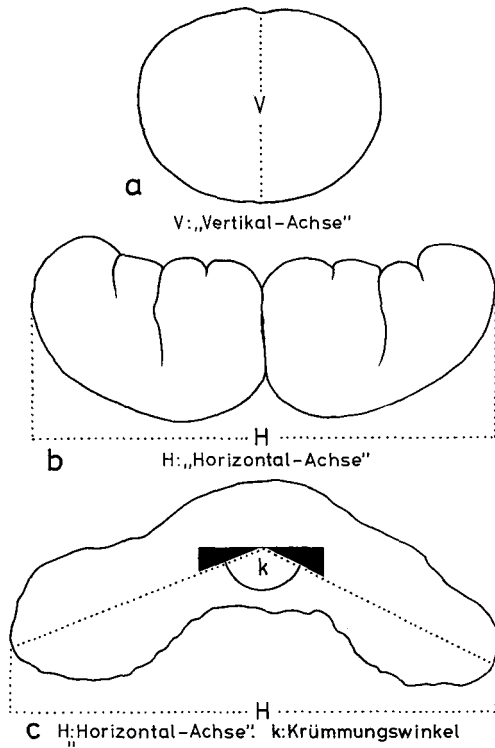


Abb. 4: Schema der während der Entwicklung des Eies von *Ectopleura dumortieri* ausgeführten Messungen (nach den Teilbildern 12–38 der Abbildungen 1a, b, c und den Abbildungen 5, 6a und b). Maximale Einkrümmung bei Teilbild 21: 116°

Blastomeren in der Gesamtheit zu überschauen. Erstmals wurde diese Art der erweiterten Auswertung bei der Entwicklung von *Sagitta setosa* und *Sagitta elegans arctica* (KUHLE & KUHLE 1965) angewandt. Die Untersuchung nimmt durch diese Form der Darstellung den beabsichtigten Charakter einer „Normentafel“ der unbeeinflussten Entwicklung an. Dies ist von allgemeiner Bedeutung für spätere entwicklungsphysiologische Versuche an diesen Objekten: Die kinematischen Diagramme ermög-

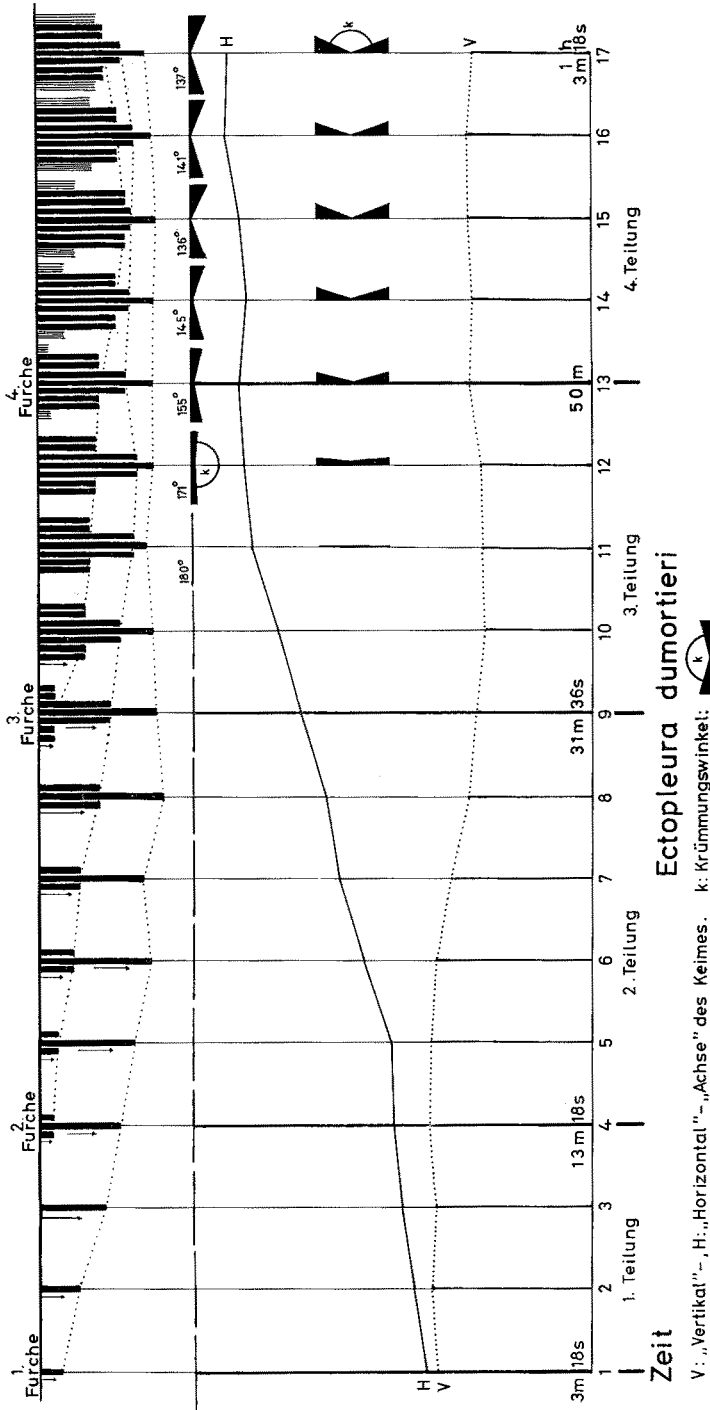


Abb. 5: Kinematisches Diagramm des Einschnittens der vier ersten Furchen (1.–4.). Abszisse: 17 Ordinaten (1–17); jede stellt ein Teilbild dar. Sie zeigen im oberen Abschnitt das langsame Einscheiden der Furchen in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge (stark ausgezogene Linien): 1 erste Furche, 2 zweite, 4 dritte, 8 vierte Furchen. Während die vorhergehenden Furchen den Keim jeweils noch nicht völlig durchschnürt haben, beginnen bereits die nächsten einzuscheiden. Anordnung der Blastomere in einer „Reihe“. Bei Teilbild 13 (50 Minuten nach Entwicklungsbeginn) liegen 15 Furchen vor (die 8 vierten Furchen sind aus räumlichen Gründen dünn ausgezogen). Teilbild 12 läßt die erste Krümmung des bisher gestreckten Keimes erkennen: Krümmungswinkel $K = 171^\circ$. Ab Teilbild 17 (1 Stunde 3 Minuten 18 Sekunden seit Teilbild 1) lassen sich die „Vertikalfurchen“ nicht mehr exakt verfolgen, da jetzt die „Querteilungen“ \pm in der „Horizontalebene“ einsetzen. Krümmungswinkel 137° . Die Kurve H in Abbildung 4b, die die Streckung des Keimes angibt, nimmt bis Teilbild 17 stark zu und erreicht hier ihr Maximum (1 Stunde 3 Minuten 18 Sekunden seit Teilbild 1). Die „Vertikalachse“ V nimmt bis Teilbild 10 ab. Abbildung 6a zeigt den genauen Kurvenverlauf von H und V bis zum Beginn des „Sternchenstadium“

lichen eine genaue Festlegung des passenden Zeitpunktes eines geplanten Eingriffes in den natürlichen Entwicklungsablauf, da aus ihnen ja die der direkten Beobachtung verschlossenen Phasen intrazellulärer Bewegungsabläufe abgelesen und die geeigneten Zeiten ausgewählt werden können. Als Beispiel diene die Entwicklung des Chaetognathen-Eies mit seinem so verschiedenen dynamischen Verhalten während der Teilungs- und Interphase (KUHLE & KUHLE 1965).

Die am *Ectopleura*-Keim teilbild-analytisch gemessenen Strecken und Winkel zeigt das Schema in Abbildung 4.

Das kinematische Diagramm in Abbildung 5 gibt einen Überblick über das cytodynamische Geschehen während der ersten vier Teilungen, die sich über einen Zeitraum von 1 Stunde 3 Minuten 18 Sekunden erstrecken. Weiter ist diese Art der Darstellung nicht vorzutreiben. In der oberen Reihe ist die Aufeinanderfolge der schneidenden Furchen, darunter die allmähliche Krümmung des Keimes entsprechend den wirklich

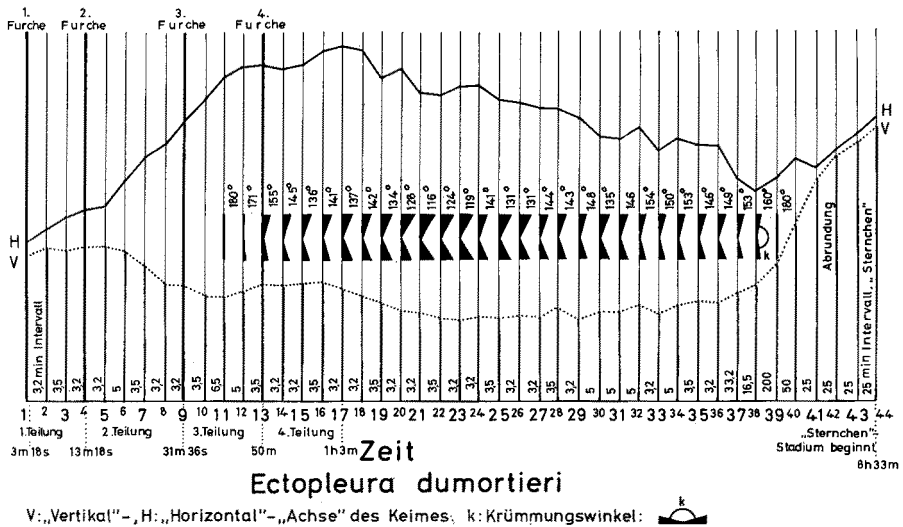


Abb. 6a: Kinematisches Diagramm der Gestaltänderung des Keimes von *Ectopleura dumortieri* vom Beginn der Entwicklung an (Ordinate 1) bis zur Umgestaltung zum „Sternchenstadium“ (Proactinula) nach 8 Stunden 33 Minuten (Ordinate 44). In der Mitte der Ordinaten ist ab Teilbild 12 bis 38 die langsam ansteigende Krümmung des Keimes (Maximum bei Ordinate 21; Krümmungswinkel 116°) und die wieder einsetzende Streckung (Ordinate 39) graphisch dargestellt. Die „Horizontalachse“ H (Abb. 4b) erreicht ihre größte Länge bei Ordinate 17. Die „Vertikalachse“ weist geringere Schwankungen auf. Ab Ordinate 39 tritt Abrundung des Keimes ein: Die Werte von H und V fallen fast zusammen (Ordinate 44)

vorliegenden Werten eingetragen. Zur Vermeidung von Wiederholungen möge die Erklärung der Abbildung 5 eingesehen werden. Aus den Kurven H und V läßt sich die Gestaltänderung des Keimes ablesen. Es sind 17 Phasen (Ordinaten) dargestellt. Es liegen also vor: 1 erste, 2 zweite, 4 dritte und 8 vierte Furchen (dünne Linien).

Das kinematische Diagramm in den Abbildungen 6a und b umfaßt das dynamische Geschehen für den Zeitraum von 8 Stunden 33 Minuten (Ordinaten 1–44 der Abbil-

dungen 1a, b, c). In a kommt die für *Ectopleura dumortieri* charakteristische Gestaltänderung durch den Verlauf der Kurven H und V (vgl. Abb. 3a, b und c) zum Ausdruck. Das zwischen H und V gelegene Flächenareal ist der graphische Ausdruck für die mit der reihenförmigen Anordnung der Blastomere verbundene weit-

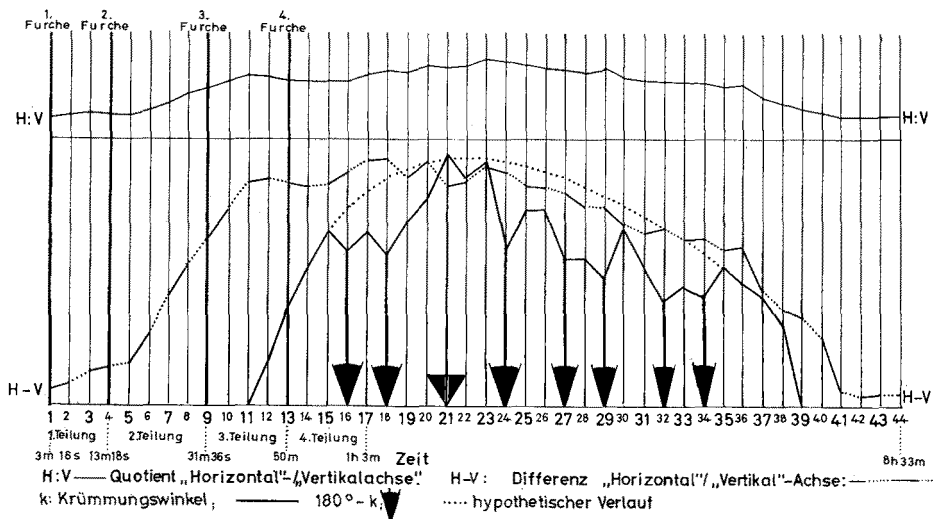


Abb. 6b: Ergänzung zum kinematischen Diagramm von Abbildung 6a. Die Kurve für die Differenz der Werte von H und V zeigt die starke Streckung des Keimes infolge der Nebeneinander-Anordnung der Blastomere und das verspätete Einsetzen der „Querteilungen“ erst nach der 4. Teilung, fast eine Stunde nach Entwicklungsbeginn. Bei Teilbild 40 fällt H-V stark ab; langsame Kontraktion und Abrundung des Keimes ergeben die Vorbedingungen zur Ausbildung des „Sternchen-Stadium“ (Proactinula). Im kinematischen Diagramm der Abbildung 6a werden die erheblichen Gestaltänderungen des *Ectopleura*-Keimes durch die Fläche zwischen den Kurven H und V dargestellt. Die Kurve für den Quotienten H:V weist ein Maximum bei Teilbild 23 auf, bei der zweitstärksten Krümmungsphase des Keimes ($k = 119^\circ$). Die Krümmungsphase liegt zwischen Teilbild 11 und 39 mit einem Maximum bei 21 ($k = 116^\circ$). Die Zu- und Abnahme der Einkrümmung des Keimes wird durch die Kurve $180^\circ - k$ graphisch dargestellt. Sie beginnt gegen Ende der 3. Teilung (Abb. 5, 6a, b: 12), steigt gleichförmig an bis Teilbild 15 (etwa zeitliche Mitte der 4. Teilung) und nimmt bis Teilbild 35 einen stark unregelmäßigen Verlauf. Bis zum Ausgleich der Krümmung (39, erste Andeutung der beginnenden Umgestaltung zum „Sternchenstadium“) zeigt die Kurve einen gleichförmigen Abfall. Die Kurvenpunkte bei 15 und 35 sind durch eine punktierte Linie verbunden; sie zeigt den wahrscheinlichen „theoretischen“ Verlauf von $180^\circ - k$ an, wenn die starken Schwankungen der Krümmung zwischen Teilbild 15 und 35 unberücksichtigt bleiben, die auf die in diesem Zeitabschnitt von 5 Stunden und 42 Minuten stattfindenden „Querteilungen“ – vorwiegend an den Enden des gestreckten Keimes – zurückzuführen sind

gehende Umformung, die schließlich zum „Sternchenstadium“ führt. Auf den Ordinaten 12 bis 38 zeigt der Winkel k den Wechsel und Grad der Krümmung des langgestreckten Keimes an. H und V fallen in Ordinate 44 wieder nahezu zusammen, und zwar bei höheren Werten als zu Beginn (Ordinate 1), was bedeutet, daß der Keim sich zur Ausbildung des „Sternchen-Stadium“ flächenhaft auszubreiten beginnt.

Im Ergänzungsdiagramm der Abbildung 6b kommt durch die Differenzkurve H-V die Blastomeren-Anordnung in einer Reihe (Streckung des Keimes) deutlich zum

Ausdruck. Die Zu- und Abnahme der Krümmung des Keimes zwischen Teilbild 15 und 35 gibt in etwa einen Eindruck von den relativ spät einsetzenden „Querteilungen“. Die „Querteilungen“ lassen sich in der Teilbild-Analyse nur auf diesem Umwege einigermaßen erfassen: Das Absinken der Kurve bei 16, 18, 24, 27, 29, 32 und 34 mit Eintragung der Werte für $180^\circ - k$ (schwarz ausgezeichnete Winkel auf der Abszissenachse) zeigt die nahezu rhythmisch verlaufende Änderung des Krümmungsgrades des Keimes in Korrelation mit den Querteilungen, die selbstverständlich keineswegs in ihrer Gesamtheit auf diese Weise erfaßt werden können. Weitere Daten sind aus der Legende zu den Abbildungen 6a und b zu entnehmen.

Es ist geplant, derartige kinematische „Normen“-Diagramme für eine Reihe weiterer normaler Entwicklungsabläufe mit Hilfe des Z.R.-Filmes aufzustellen, was für die Entwicklungsphysiologie zweifellos von Nutzen sein wird.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Mit Hilfe der Laufbild- und Teilbildanalyse von Mikrozeitrafferaufnahmen wird die Dynamik der Entwicklung von *Ectopleura dumortieri* VAN BENEDEN untersucht.
2. Medusen von *Ectopleura* wurden im Sommer 1964 an der Biologischen Anstalt Helgoland über längere Zeit lebend gehalten und zu ausreichender Eiablage gebracht. Die Entwicklung konnte in lückenloser Serie von der ersten Teilung bis zum „Sternchen-Stadium“ unter Zeitraffung aufgenommen werden. Es entwickelten sich 40 % der abgelegten Eier normal.
3. Trotz einseitig vordringender „schneidender Furchen“ ist der Furchungstypus als total-äqual zu bezeichnen.
4. Vor der völligen Durchschnürung eines Blastomer schneiden bereits die Furchen der nächsten und übernächsten Teilung ein.
5. Der „Grund“ der schneidenden Furche erscheint auf dem optischen Querschnitt „tropfenförmig“; die Furchenränder „klaffen“ auf dem Querschnitt durch die Furche (Abstand zwischen den Trennungsflächen). Die schneidende Kante weist zuerst nur geringe Länge auf, nimmt beim Vordringen bis zum Zelläquator zu und dann wieder ab entsprechend der Gestalt der sich teilenden Furchungszelle.
6. Nach den vier ersten Teilungen sind die Blastomere in einer Reihe angeordnet.
7. Die Tendenz zur aktiven Aneinanderpressung der Blastomere in der Interphase ist in abgewandelter Form noch vorhanden; sie wird zum Teil durch den zur Medianlinie gekrümmten Verlauf der Furchen gekennzeichnet.
8. Bereits das 8-Zellen-Stadium wölbt sich in der Mitte auf (50 Minuten nach Entwicklungsbeginn). In Korrelation zu dem rhythmischen Teilungsablauf folgen Krümmungen und Streckungen des Keimes gesetzmäßig aufeinander.
9. Die 8 vierten Furchen schnüren den langgestreckten Keim nicht mehr durch, da unterdessen die ersten „Querteilungen“ an den Enden eingesetzt haben.
10. Auf die höchste Aufwölbung des Keimes (1 Stunde 16 Minuten seit Entwicklungsbeginn) folgt eine sehr langsame Verkürzung. Drei Stunden nach der 1. Teilung ist die Gestalt eines Ellipsoid angenommen.
11. Erst nach weiteren 3 Stunden und 20 Minuten (7 Stunden 13 Minuten seit der

- ersten Teilung) beginnt die Ausbreitung des Keimes in der Fläche. Die ersten Anlagen der Aboralentakel (meist 6) werden erkennbar.
12. Unter Zeitraffung werden zwei verschiedene „strömungsähnliche“ Bewegungsabläufe im Cytoplasma während des Einschneidens der Furchen sichtbar: (a) Eine „Verdrängungsbewegung“ infolge des Vordringens der schneidenden Furchen (passive Bewegung). (b) Eine hin- und hergehende „Massenausgleichbewegung“, die als aktiv-passive Bewegung aufzufassen ist.
 13. Aus der Teilbild-Analyse von Zeitraffer-Aufnahmen gewonnene kinematische Diagramme (Normentafeln) geben einen exakten Überblick über das gesamte dynamische Geschehen während der *Ectopleura*-Entwicklung.

ZITIERTE LITERATUR

- AURICH, H. & WERNER, B., 1955. Über die Entwicklung des Polypen von *Ectopleura dumortieri* VAN BENEDEN und die Verbreitung der planktischen Stadien in der südlichen Nordsee (Athecatae-Anthomedusae). T. 1. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **5** (2), 234–250.
- 1958. Verbreitung der Medusen und Actinulae von *Ectopleura dumortieri* (VAN BENEDEN) und *Hybocodon prolifer* L. AGASSIZ in der südlichen Nordsee. (Über die Entwicklung des Polypen . . . T. 2.) *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **6** (2), 207–228.
- KUHL, W., 1952. Vom Forschungsfilm zur Veröffentlichung. *Mikroskopie* **7** (9/10), 296–344.
- & KUHL, G., 1965. Die Dynamik der Frühentwicklung von *Sagitta setosa*. Lauf- und Teilbild-Analysen von Zeitrafferfilmaufnahmen. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **12** (3), 260 bis 301.
- 1966a. Eine mikrokinematographische Vielzweckeinrichtung für 16-mm-Schmalfilm. *Z. wiss. Mikrosk.* **67** (4), 206–224.
- 1966b. Eine einfache Einrichtung zur Identifizierung einzelner Teilbilder während des Filmablaufes. *Res. Film* **5** (6), 649–651.
- KUHL, G., 1967. Regenerations- und Heilungsversuche an der Proactinula von *Ectopleura dumortieri* (Athecatae-Anthomedusae) unter Anwendung der Zeittransformation. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **16**, 75–91.