

Bau und Entwicklung der Rippenqualle *Pleurobrachia pileus*

Thomas Fromm

Die etwa 80 Arten der Rippenquallen (Ctenophora) sind rein marin und kommen in unterschiedlichen Wasserschichten vor. Die artenarme, aber sehr formenreiche Gruppe verdankt ihren Namen den typischen – immer acht – Reihen (Rippen) von Wimperplättchen (Membranellen), welche die Tiere wie die Längengrade eines Globus überziehen. Jedes Plättchen besteht aus einer Querreihe kammartig nebeneinander liegender Cilien, die den Tieren die Fortbewegung ermöglichen, indem sie diese wie ein Ruder in eine Richtung schlagen, sie dann wieder zurückziehen und erneut kräftig bewegen.

Die sich autonom bewegenden einzelnen Wimperplättchen sind miteinander über ein diffuses Nervennetz verschaltet, und die Bewegung der Wimperplättchen erfolgt rasch metachron und über den ganzen Körper des Tieres pulsierend, wodurch das Tier mit dem Mund voran schwimmt. Durch schwaches beziehungsweise stärkeres Schlagen der einen oder anderen Plättchenreihe lassen sich auch komplizierte Bewegungen im Raum ausführen. Die Tiere sind durchsichtig bis schwach rosa gefärbt, bestehen zu 99% aus Wasser und hinterlassen beim Betrachter wegen ihrer zerbrechlichen Schönheit oft einen nachhaltigen Eindruck.

Bau von *Pleurobrachia pileus*

Pleurobrachia pileus ist kugelig bis eiförmig gebaut und erhielt deshalb auch den Vulgärnamen Seestachelbeere (Abb. 1). Die Art lebt pelagisch auch in der Nord- und Ostsee, wo sie manchmal in Schwärmen auftritt und so einen dominierenden Teil des gelatinösen Planktons ausmachen kann. *Pleurobrachia pileus* wird bis zu 30 mm lang.

Orientiert man diese Art so, dass die Mundöffnung nach unten zeigt, dann befindet sich am oberen Pol, dem Scheitelpol, die für diese Gruppe charakteristisch gebaute Statocyste, welche die Schwerkraft wahrnimmt und so die Orientierung der Tiere im Raum ermöglicht. In zwei gegenüberliegenden, ektodermalen Taschen befindet sich jeweils ein Tentakel, der dem Beutefang dient und ausgefahren und ent-

spannt oft die hundertfache Länge des Tieres ausmachen kann (Abb. 1 und 2). Die Tentakel sind verzweigt, und spezialisierte Zellen der Oberfläche – so genannte Klebzellen (Colloblasten) – dienen dem Ergreifen der Beute, namentlich kleine Krebschen, Fischbrut, Pfeilwürmer und Trochophora-Larven. Die Colloblasten sind gänzlich anders gebaut als die Nesselzellen der Nesseltiere (Cnidaria) und können höchstens funktionell mit den Glutinantzen der Nesseltiere verglichen werden. Gegenüber den Nesselzellen der Cnidarier stellen sie aber insoweit eine Verbesserung dar, als dass sie nach dem Gebrauch nicht wertlos werden, sondern immer wieder erneut verwendet werden können.

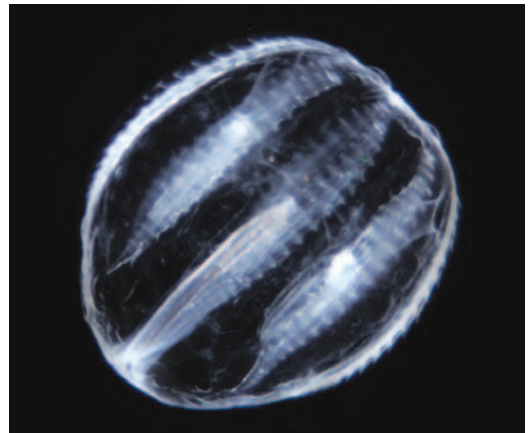


Abb. 1: *Pleurobrachia pileus* mit kontrahierten Tentakeln.

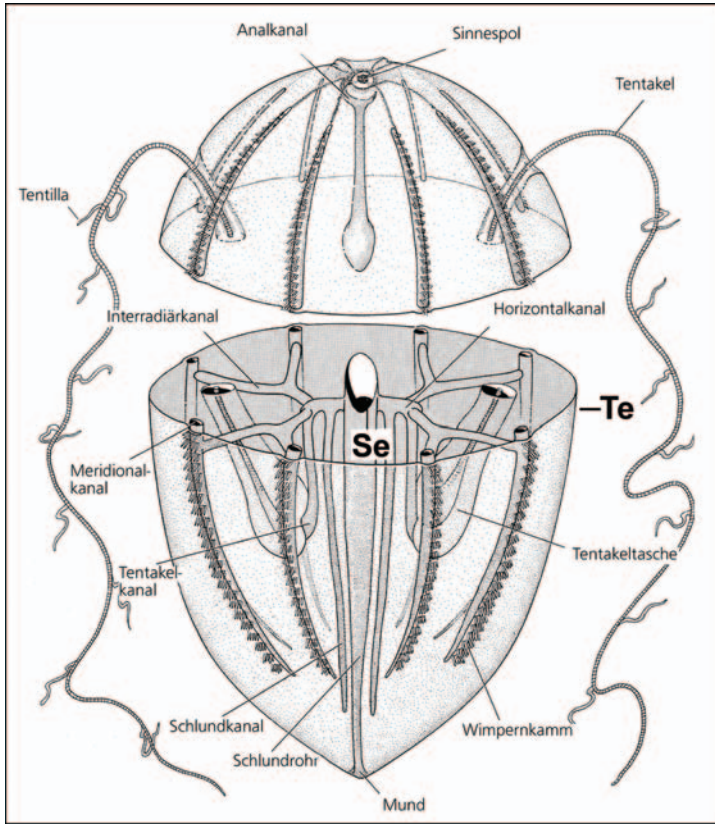


Abb. 2: Schema der Organisation von *Pleurobrachia pileus*. Tier in der Mitte aufgeschnitten. Se Schlundebene, Te Tentakel-ebene (aus Rieger, 2007).

Auffällig sind die acht Längskanäle im Inneren des Tieres, die über den Magen mit dem in der mittleren Längsachse befindlichen, entodermalen Darmkanal in Verbindung stehen und so die Versorgung des Tieres mit Nahrungsstoffen ermöglichen (Gastrovaskularsystem). Der Darmkanal ist in eine mächtig entwickelte Mesogloea (Gallertschicht) eingebettet, die auch Bindegewebszüge, sowie Schichten von Ring- und Längsmuskelzellen enthält. Im Magen wird die zerkleinerte Nahrung durch Cilienströmungen herumgewirbelt bis sie schließlich in den Röhrenwandzellen der Längskanäle intrazellulär verdaut und resorbiert wird. Die Ausscheidung erfolgt dann über Verästelungen des Darmkanals in der Umgebung des Scheitelpols. Die Längskanäle selbst enden an beiden Polen blind. Die Nahrungsaufnahme erfolgt sozusagen durch Ablecken der zu diesem Zweck verkürzten Tentakel mit dem ektodermalen Mund.

Die Körperform lässt sich demnach auf zweierlei Weise in gleiche Hälften zerlegen: Ein Längsschnitt durch die Tentakel-ebene oder

senkrecht dazu weist die Tiere als biradial gebaute Organismen aus (Disymmetrie).

Fortpflanzung und Entwicklung von *Pleurobrachia pileus*

Pleurobrachia pileus ist – wie alle Ctenophoren – zwittrig. Die Geschlechtszellen werden von den entodermalen Gonaden in den acht Meridionalkanälen erzeugt, wobei jeder Kanal voneinander separierte männliche und weibliche Gameten besitzt. Bei *P. pileus* kommt das Phänomen der Dissogonie vor: Die Tiere werden zweimal in ihrem Leben geschlechtsreif, einmal in der Juvenilphase auf dem Cydippe-Stadium (die Tiere sind dann nur 0,5–1,5 mm groß und ihr Entoderm besteht nur aus vier radiär angeordneten Taschen) und ein zweites Mal als Adultus. Die von den adulten Formen gebildeten Eier (Oocyten) sind dann doppelt so groß wie die der juvenilen Tiere. Zwischen den Phasen der Geschlechtsreife werden die Gonaden zurückgebildet. Die Gameten der geschlechtsreifen Tiere werden nach Sonnenaufgang über

den Mund ins Wasser abgegeben, wo es zur Besamung und Befruchtung kommt. Eine vegetative Vermehrung kommt nicht vor, und eine Planularlarve wird nicht gebildet.

Eier

Unmittelbar nachdem ein Spermium die Eimembran durchdrungen hat, wird die Reifeteilung abgeschlossen, infolgedessen es zur Abschnürung der beiden Polkörperchen kommt. Die Lage der Polkörperchen kennzeichnet den animalen Pol. Mit der Verschmelzung von männlichem und weiblichem Kern ist das Ei dann befruchtet.

Stadium I: Zygote (Abb. 4). Die Zygoten von *P. pileus* sind circa 800 µm groß und von einer Gallerthülle umgeben. Sie sind außerdem mesolecithal (mittlerer Dottergehalt) und bestehen aus einer ektoplastischen Außenschicht und einer dotterreichen, von einem protoplastischen Netz durchzogenen Innenmasse, dem Endoplasma. Die beiden Schichten verhalten sich gegenüber Vitalfarbstoffen unterschiedlich, und während der Embryonalentwicklung zeigt sich, dass aus dem Ektoplasma die ektodermalen Organe hervorgehen, während das Endoplasma das entodermale Material der späteren Rippenqualle liefert. Der Kern liegt im Ektoplasma.

Furchung

Die Furchung bei *P. pileus* verläuft extrem schnell: Bei Zimmertemperatur folgen die einzelnen Furchungsteilungen im Abstand von 10 min aufeinander, so dass nach 2,5–3 Stunden bereits die Gastrulation einsetzt (Abb. 3).

Stadium II: Erste Furchungsteilung, 2-Zellstadium (Abb. 5 und 6). Die erste Furchungsteilung verläuft total-äqual und führt zum 2-Zellstadium. Die Furchungsebene verläuft meridional, also durch die beiden Pole.

Stadium III: Zweite Furchungsteilung, 4-Zellstadium (Abb. 7 und 8). Die zweite Furchungsteilung verläuft ebenfalls total-äqual. Wie bei der ersten Teilung verläuft die Furche meridional und schneidet am vegetativen Pol ein. Beide Furchen stehen demnach senkrecht aufeinander. Die erste Furche entspricht der Magen-ebene des Tieres, während die zweite der Tentakel-ebene entspricht.

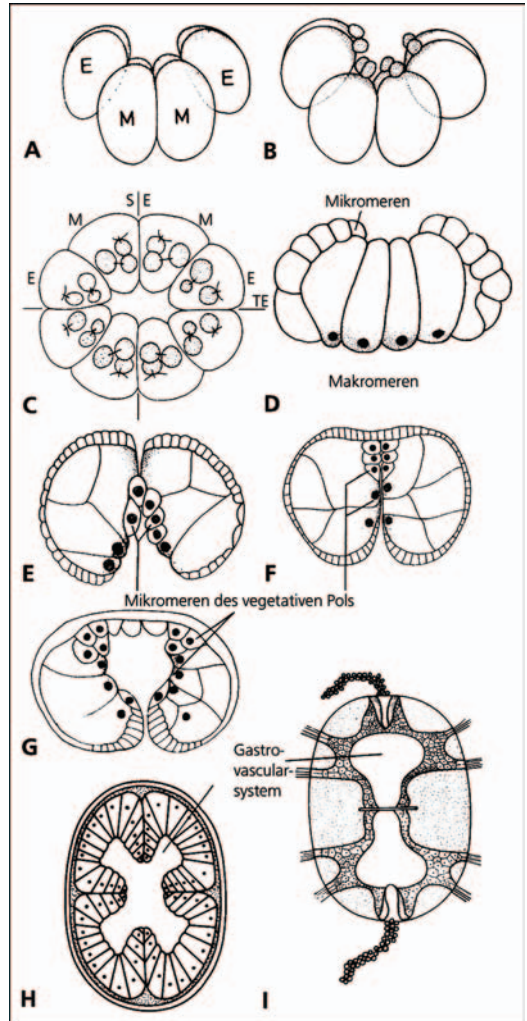


Abb. 3: Disymmetrische Furchung bei den Ctenophoren. **A–C:** Inäquale Furchung; von der Seite (A und B), Blick auf den animalen Pol (C). **D:** Sterroblastula. **E–G:** Gastrulation durch Epibolie; von der Seite. **H und I:** Entstehung des Gastrovaskularsystems. E kleinere Blastomere, M größere Blastomere, SE Schlundebene, TE Tentakel-ebene (aus Siewing, 1969).

Stadium IV: Dritte Furchungsteilung, 8-Zellstadium (Abb. 9). Die dritte Furchungsteilung verläuft im Gegensatz zu den beiden vorangegangenen nicht klar äqual: Bei der Teilung geben je zwei der vier Blastomeren zwei Zellen schräg nach außen ab. Diese adäquale Teilung führt zu vier größeren (M) und vier etwas kleineren Blastomeren (E) (Abb. 3A). Damit ist aus der während der ersten beiden Teilungen entstandenen Radiärsymmetrie eine Bilateralsym-

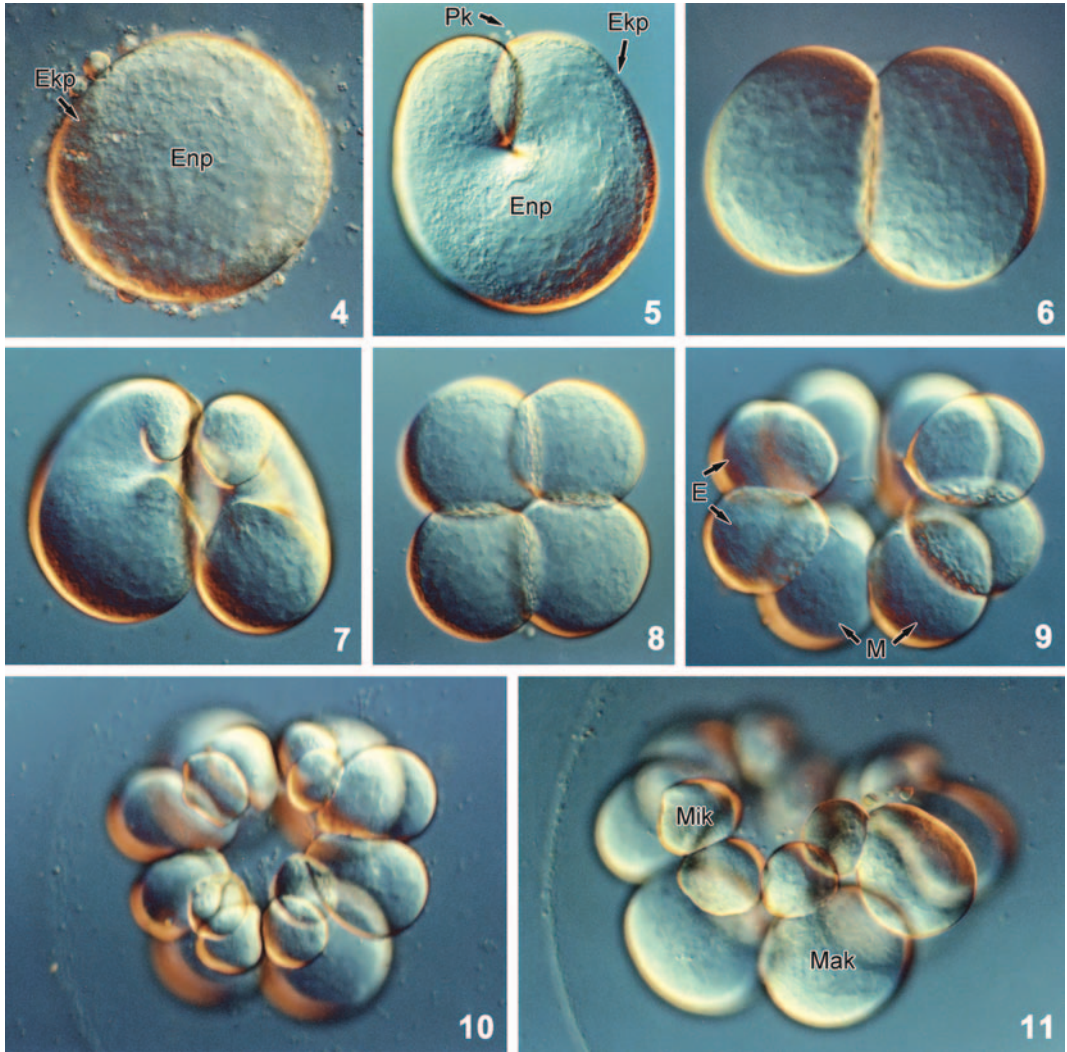


Abb. 4–11: Furchung bei *Pleurobrachia pileus*. – **Abb. 4:** Zygote. – **Abb. 5:** Beginnende erste Furchungsteilung. Polkörperchen (Pk), kennzeichnen den animalen Pol. Die Furche schneidet, vom animalen Pol aus beginnend, total-äqual und meridional verlaufend, die Zygote in zwei Halbzellen. – **Abb. 6:** 2-Zellstadium. – **Abb. 7:** Beginnende zweite Furchungsteilung. – **Abb. 8:** 4-Zellstadium. – **Abb. 9:** 8-Zellstadium aus vier kleineren Blastomeren (E) und vier größeren Blastomeren (M), welche aus den adäqualen Teilungen der vier Blastomeren des 4-Zellstadiums hervorgegangen sind. – **Abb. 10:** 16-Zellstadium (Aufsicht). – **Abb. 11:** 16-Zellstadium (Seitenansicht). Ekp Ektoplasma, Enp Entoplasma, Mik Mikromeren, Mak Makromeren.

metrie entstanden. Wie beim Adultus zeigt sich aber, dass es sich um einen Spezialfall der Bilateralsymmetrie handelt, denn bereits hier kann man durch den Keim zwei zur Polaritätsachse parallel verlaufende, senkrecht aufeinander stehende Symmetrieebenen legen. Diese Disymmetrie kann man entwicklungsgeschichtlich als

ersten Schritt zur Bilateralsymmetrie deuten und ist nur auf die Ctenophoren beschränkt. **Stadium V:** Vierte Furchungsteilung, 16-Zellstadium (Abb. 10). Kurz vor Beginn der vierten Furchungsteilung kommt es nun zu einer Segregation des Plasmas in den acht Blastomeren: Das Ektoplasma sammelt sich in den Blastome-

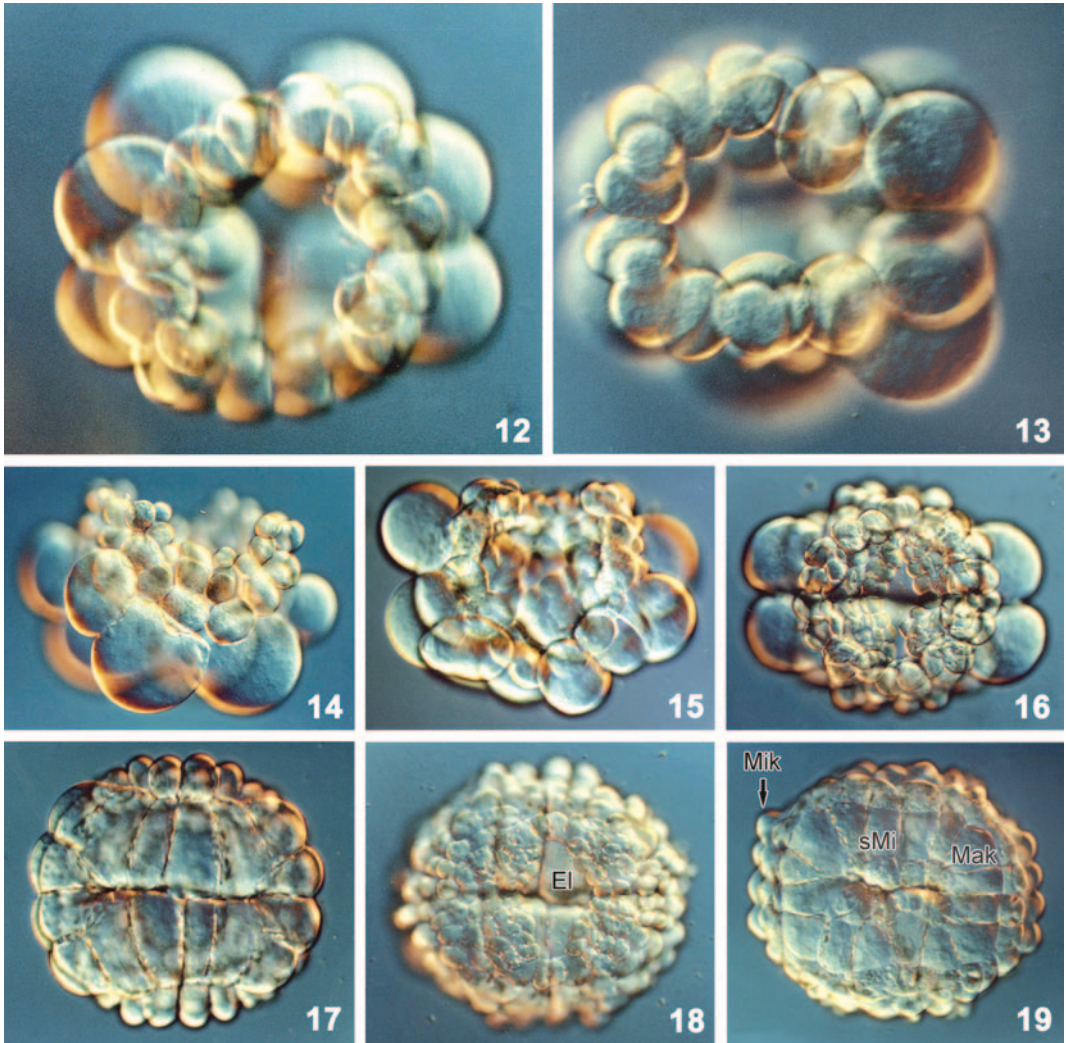


Abb. 12–19: Furchung bei *Pleurobrachia pileus*. – **Abb. 12 und 13:** 32-Zellstadium. – **Abb. 14:** 64-Zellstadium (Seitenansicht). – **Abb. 15:** 64-Zellstadium mit Blick auf den Mikromerenkranz. – **Abb. 16:** Etwa 128-Zellstadium mit Blick auf die animale Mikromerenkappe. – **Abb. 17:** Etwa 128-Zellstadium mit Blick auf die 16 vegetativen Makromeren. – **Abb. 18:** Blick von oben auf das circa 256-Zellstadium mit der Mikromerenkappe. Durch die Ektodermlücke (El) hat man einen Blick in den Hohlraum der Sterroblastula. – **Abb. 19:** Blick auf die 16 vegetativen Makromeren, welche nun die sekundären Mikromeren (sMi) abgeschnürt haben. Mik Mikromeren, Mak Makromeren.

ren an dem zum animalen Pol gewandten Teil an, wodurch jede Blastomere nunmehr eine animale, ektoplastische Kappe erhält. Dies hat zur Folge, dass der folgende Furchungsschritt stark inäqual verläuft und die Teilungsebenen nicht meridional, sondern annähernd äquatorial verlaufen. Jede der acht Blastomeren

teilt sich inäqual weiter, das heißt es entstehen acht Mikromeren und acht Makromeren, wobei die Mikromeren hauptsächlich das Ektoplasma enthalten. Das so entstandene 16-Zellstadium besteht demnach aus einer Schale aus acht Makromeren des vegetativen Pols, in der acht Mikromeren liegen (Abb. 3B).

Stadium VI: Fünfte Furchungsteilung, 32-Zellstadium (Abb. 12 und 13). Der sich noch in den acht Makromeren befindliche Ektoplasma-rest wird nun bei der fünften Furchungsteilung größtenteils abgeschnürt. Dabei entstehen noch einmal acht Mikromeren. Gleichzeitig teilen sich auch die aus dem vorigen Furchungsschritt entstandenen Mikromeren, so dass das 32-Zellstadium aus acht vegetativen Makromeren mit je drei darauf sitzenden animalen Mikromeren besteht (Abb. 3C).

Stadium VII: Sechste Furchungsteilung, 64-Zellstadium (Abb. 15). Zum 64-Zellstadium führen zum einen die fast äqualen Teilungen der acht Makromeren (die 16 Makromeren bilden dann die Entodermanlage) und zum anderen die äqualen Teilungen der Mikromeren, wodurch 48 Mikromeren resultieren.

Stadium VIII: Siebte Furchungsteilung (Abb. 16 und 17). Bei der siebten Furchungsteilung teilen sich die Mikromeren lebhaft weiter und beginnen nun kappenartig die Makromeren zu überdecken und epibolisch zu umwachsen, das heißt die Gastrulation beginnt bereits während der Furchung. Die 16 Makromeren scheinen sich nach meinen Beobachtungen nicht zu teilen (Abb. 3D).

Stadium IX: Achte Furchungsteilung (Abb. 18 und 19). Bei der achten Furchungsteilung teilen sich nun wieder Makro- und Mikromeren synchron. Die Mikromeren teilen sich weiter und vergrößern die innen hohle, kegelförmige, animale Kappe. Diesem Mikromerenkegel fehlt jedoch die Spitze, so dass es bei geeigneter Orientierung des Keims möglich ist, in den Hohlraum hineinzuschauen. An der Basis des Kegels setzt sich ebenfalls die Teilungsaktivität fort, so dass die Umwachsung der Makromeren weiter fortgesetzt wird. Letztere teilen sich ebenfalls, schnüren sich jedoch nun am vegetativen Pol ab. Die so entstandenen „sekundären Mikromeren“ enthalten den letzten Rest Ektoplasma und sind für die weitere Entwicklung des Embryos von großer Bedeutung, denn sie sind – wie die anderen Mikromeren – prospektive Ektodermzellen. Aus den Mikromeren des vegetativen Pols geht später die Muskulatur der Tentakel hervor, während die Muskulatur des übrigen Ctenophorenkörpers aus den Abkömmlingen der animalen Mikromeren hervorgeht, also auch ektodermaler Abkunft ist. Aus diesen Ausführungen geht nun auch hervor, welches Schicksal die Makro- und Mikromeren

während der Embryonalentwicklung besitzen: Die Mikromeren, die fast ausschließlich ektoplasmatiches Material enthalten, liefern das Ektoderm, die Makromeren dagegen das gesamte Entoderm.

Stadium X: Am Ende der Furchung steht eine kissenförmige Blastula mit einem zeitweisen Hohlraum am animalen Pol. Dieser geht jedoch während der Epibolie auch verloren, indem er von den Mikromeren vollständig ausgefüllt wird. Das bedeutet, dass die typische Form der Blastula verlorengegangen ist, denn es fehlt sowohl die Form einer Kugel als auch ein zentraler Hohlraum (Blastocoel). Des Weiteren sind auch die Blastomeren unterschiedlich groß. Deshalb spricht man in diesem Fall von einer Sterroblastula. Da Furchung und Gastrulation ineinander übergehen, entsprechen dem Stadium der Sterroblastula weitestgehend die Stadien IX bis XI.

Bildung der Keimblätter

Stadium XI: Epibolie und Invagination. Durch die Umwachsung (Epibolie) der Makromeren durch die Mikromeren kommt es zu einer Einwärtsverlagerung des prospektiven Entoderms, und am Ende der Epibolie umschließt ein lückenloses Epithel die epibolische Gastrula. Dadurch ist der Keim nun zweischichtig geworden: Er besteht aus einem äußeren Ektoderm (gebildet aus Mikromeren) und einem inneren Entoderm (gebildet aus Makromeren). Die Umwachsung geht jedoch auch so weit, dass Mikromeren auch in den Blastoporus eindringen und so die ektodermale Auskleidung des Schlundrohres bilden. Bevor es jedoch dazu kommt, senken sich die im Stadium IX abgeschnürten 16 vegetativen „sekundären Mikromeren“ ein und verschieben sich – durch den Keim hindurch – zum animalen Pol hin (Abb. 20). Dort werden sie in den Verband der übrigen Entodermzellen eingefügt. Die 16 Mikromeren beziehungsweise ihre Abkömmlinge bilden nun aber nicht den entodermalen Urdarm, sondern sie ordnen sich vielmehr vierstrahlig-radiärsymmetrisch an, nachdem sie am Dach des Urdarms aus dem Verband der prospektiven Urdarmzellen wieder herausgetreten sind. Sie bilden so Bindegewebs- und glatte Faser-muskelzellen in der Mesogloea, namentlich die Muskulatur der Tentakel. Die Verlagerung der 16 „sekundären Mikromeren“ ins Innere

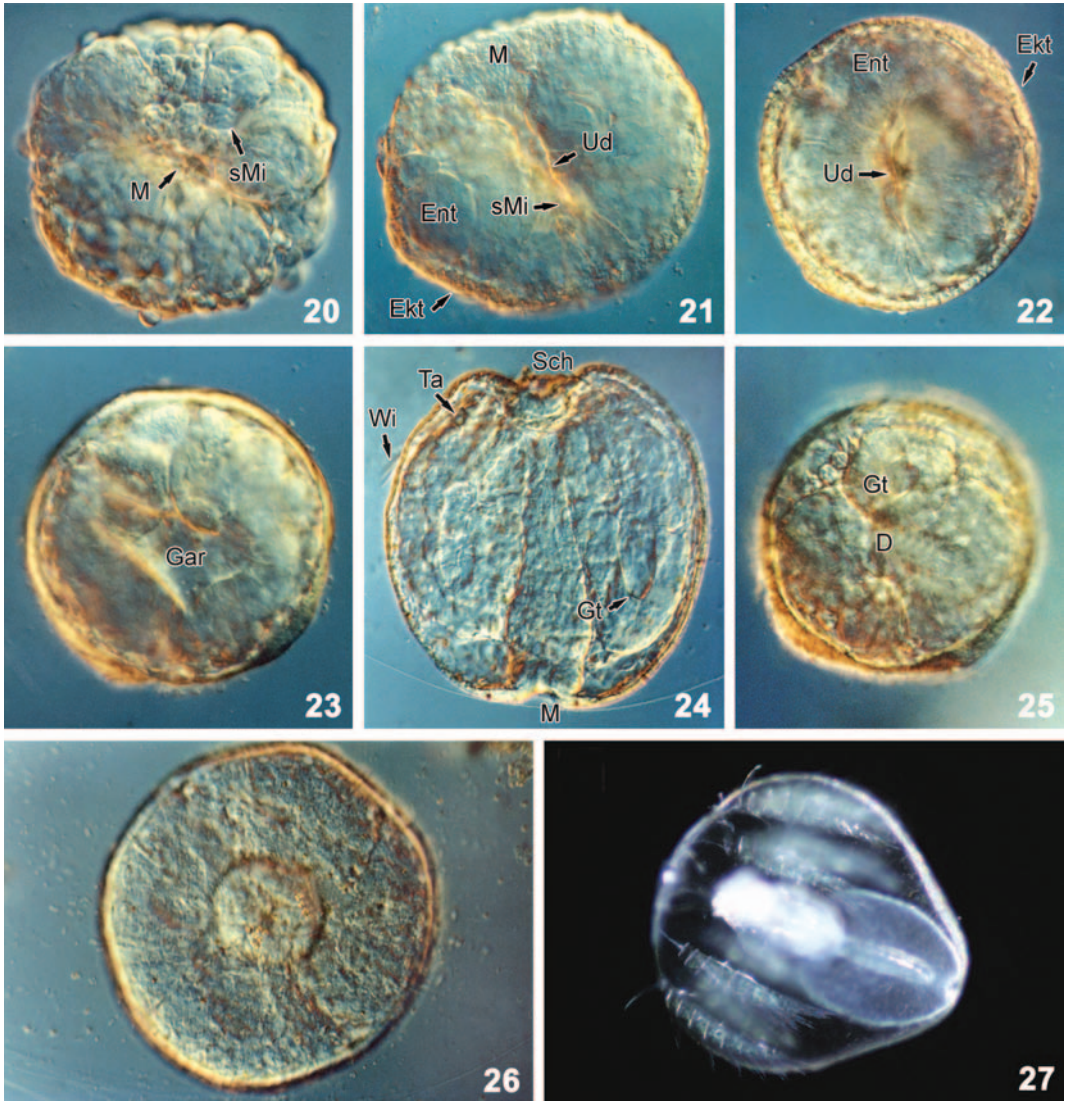


Abb. 20–27: Keimblattentwicklung und Organogenese bei *Pleurobrachia pileus*. – **Abb. 20:** Der Blick auf den vegetativen Pol des Embryos zeigt die beginnende Einsenkung der 16 vegetativen Mikromeren. – **Abb. 21:** Fortgeschrittene Einsenkung der sekundären Mikromeren und Bildung des Urdarms. Keim im optischen Längsschnitt. – **Abb. 22:** Gleiches Stadium wie in Abb. 21, jedoch Keim im optischen Querschnitt. – **Abb. 23:** Gastralraum-Bildung, Keim im optischen Querschnitt. – **Abb. 24:** Stadium mit vier Gastraltaschen im optischen Längsschnitt. – **Abb. 25:** Stadium mit vier Gastraltaschen im optischen Querschnitt. – **Abb. 26:** Älteres Stadium im optischen Querschnitt (leicht gequetscht) mit mehreren Gastrovaskulargefäßen sowie – in der Mitte über dem Darm liegend – die Statolithen des Scheitelorgans. – **Abb. 27:** Cydippe-Stadium. D Darm, Ekt Ektoderm, Ent Entoderm, Gar Gastralraum, Gt Gastraltasche, M Mund, sMi sekundäre Mikromeren, Ta Tentakelanlage, Ud Urdarm, Sch Scheitelorgan, St Statolithen, Wi Wimpern.

des Keims kann man auch nur bedingt als Inva-
 gination deuten, denn die „sekundären Mikro-
 meren“ bilden keine entodermalen Organe,

sondern behalten durch ihren hohen Ektoplas-
 magehalt ihren ektodermalen Charakter bei
 (Abb. 3E–G).

Organogenese

Mit der Entwicklung des Gastralraumes ist die Gastrulation abgeschlossen, und die Organogenese beginnt: Am animalen Pol entsteht das Scheitelorgan. Die Makromeren haben sich inzwischen weiter geteilt und sich epithelartig zur Bildung des Gastralraumes angeordnet (Abb. 21–23). Über ein Stadium mit vier Gastralaschen beginnen sie dann das komplizierte, aus acht Rippengefäßen und zwei Tentakelgefäßen bestehende Gastrovaskularsystem der Rippenquallen aufzubauen. Durch die Bildung von anfangs nur vier Gastralaschen entstehen Quadranten, in denen sich in radiärer Anordnung eine Doppelreihe von Wimperplatten bildet (Abb. 25 und 26). Die Tentakel treten dann in symmetrischer Anordnung als Ektodermverdickungen auf. Die zwischen Ektoderm und Entoderm liegende Gallertschicht – die Mesogloea – geht im Verlauf der Embryonalentwicklung ebenfalls aus dem Ektoderm hervor.

Der so entstandene Keim wird als Cydippe-Stadium bezeichnet (Abb. 27). Er sieht bereits aus wie eine winzige Seestachelbeere. Nachdem er aktiv die Gallerthülle durchbrochen hat, lebt er planktisch, wo er sich zum Adultus weiterentwickelt (Abb. 3H–I).

Schlussbetrachtung

Die Entwicklung der Rippenqualle *Pleurobrachia pileus* ist ein hochdeterminativer Prozess, wobei es aber nicht so ist, dass bereits das ungefurchte Ei ein Mosaik verschiedener Potenzen darstellt. Entfernt man nämlich beispielsweise aus dem Ei große Teile des animalen Bereichs, so kommt es trotzdem zu einer Normalentwicklung. Erst während des Furchungsgeschehens kommt es zu Differenzierungen, wobei der disymmetrische Furchungstypus vor allem auf eine unterschiedliche Strukturierung des Plasmas im Ei zurückzuführen ist.

Trennt man die Blastomeren des 2-, 4- und 8-Zellstadiums voneinander, so kommt es zu Teil-

entwicklungen. Beispielsweise entwickelt sich eine Achtel-Blastomere zu einer Teillarve mit nur einer Rippe und ohne Gastralraum. Der übrige Keimabschnitt wird zu einer Larve mit sieben Wimperrippen. Des Weiteren ist es so, dass jeder Mikromere auf dem 16-Zellstadium noch die Potenz zur Entwicklung einer Rippe zukommt. Auch eine Teilung der Gastrula in zwei oder vier Teile führt zu Teilentwicklungen, also zu Larven mit vier beziehungsweise zwei Rippen. Dagegen führt eine künstlich herbeigeführte Verlagerung von Blastomeren zu stark deformierten Keimen, wobei die abnorme Lage der Blastomeren mit der abnormen Lage der aus ihnen entstandenen Larventeile korrespondiert. Die Entwicklung und Position des Scheitelorgans wird durch die Lage zu den Rippen bestimmt.

Die systematische Stellung der Ctenophoren ist weiterhin unklar, wobei vor allem die unterschiedliche Nähe dieser Tiergruppe zu den Cnidariern (zusammengefasst als Coelenterata) beziehungsweise zu den Bilateriern (zusammengefasst als Acrosomata) kontrovers diskutiert wird. Neueste molekularbiologische Befunde legen sogar die Annahme nahe, die Ctenophoren – trotz ihres komplizierten Baus – als primitivste Metazoen überhaupt anzusehen.

Literaturhinweise

- Jarms, G.: Ctenophora, Rippenquallen. In: Westheide, W., Rieger, R. (Hrsg.): Spezielle Zoologie, Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere, 2. Auflage. Elsevier Verlag, München 2007.
- Kaestner, A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1968.
- Pflugfelder, O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere. Gustav Fischer Verlag, Jena 1962.
- Siewing, R.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Verlag Paul Parey, Berlin 1969.

Verfasser: Dipl. Biol. Thomas Fromm,
Carstennstraße 29a, 12205 Berlin,
E-Mail: Micrasterias@web.de