

Entwicklungsbiologie

1. Bei der Entwicklung vom Ei zum Organismus erhält das Tier schrittweise seine Gestalt: Das Konzept der Epigenese

1.1 Der Embryo liegt nicht präformiert im Ei vor, sondern er entwickelt sich durch Epigenese, eine schrittweise, durch Gene gesteuerte Gestaltbildung.

2. Die Embryonalentwicklung umfasst Zellteilung, Differenzierung, und Morphogenese

2.1 Durch Zellteilung, Differenzierung, und Morphogenese entsteht aus einer einzelligen Zygote ein vielzelliger Organismus.

3. Die Besamung aktiviert das Ei und ermöglicht das Verschmelzen von männlichem und weiblichem Vorkern

3.1 Bei der Besamung wird der diploide Zustand der Eizelle hergestellt und das Ei aktiviert, indem eine Reihe metabolischer Veränderungen in Gang kommen, welche die Embryonalentwicklung auslösen.

3.2 Wenn das Spermium mit der Eioberfläche Kontakt bekommt, erfolgt die Akrosomreaktion; sie setzt proteolytische Enzyme frei, welche die Eihüllen lokal zersetzen.

3.3 Bei der Fusion der Gameten findet eine Depolarisation der Ei-Plasmamembran statt und erzeugt den raschen Block gegen Polyspermie.

3.4 Die Fusion von Spermium und Eizelle löst auch die Cortikalreaktion aus; bei dieser Signaltransduktionskette setzen Cortikalgranula unter Einfluss von Calcium-Ionen ihren Inhalt in den perivitellinen Raum frei.

3.5 Beim Säugerkeim härtet infolge der Cortikareaktion die Zona pellucida aus und beim Seeigelkeim hebt sich eine Befruchtungshülle von der Eizelle ab. Beide funktionieren als langsamer Block gegen Polyspermie.

4. Die Furchung zerteilt die Zygote in viele kleinere Zellen

4.1 Der Befruchtung schliesst sich eine Furchungsphase mit rascher Zellvermehrung ohne Wachstum an und produziert eine grosse Zahl von Zellen, die man als Blastomeren bezeichnet.

4.2 Eine holoblastische Furchung, also die komplette Teilung des Ooplasmas, findet man bei Arten mit dotterarmen oder mässig dotterreichen Keimen. Extrem dotterreiche Keime dagegen furchen sich meroblastisch, wobei das Ooplasma nur teilweise auf die Blastomeren verteilt wird.

4.3 Normalerweise bilden die Furchungsebenen bezogen auf die Position des animalen und vegetativen Pols ein regelmässiges Muster.

4.4 Bei vielen Arten entsteht durch die Furchungsteilungen eine vielzellige Hohlkugel, die Blastula, mit einem flüssigkeitsgefüllten Hohlraum, dem Blastocoel.

4.5 Bei der Insektenentwicklung erzeugt die meroblastische Furchung zunächst ein syncytiales Stadium, das sich anschliessend zur Blastula umwandelt. Bei dieser Blastula umhüllt ein einschichtiges Epithel, das Blastoderm, eine zentrale Dottermasse.

5. Die Gastrulation reorganisiert die Blastula, wodurch der Embryo dreischichtig wird und ein Urdarm entsteht

5.1. In einem Prozess, den man als Gastrulation bezeichnet, verwandelt sich der Embryo von der Blastula zur Gastrula. Die Gastrula besitzt einen Urdarm, das Archenteron, und man unterscheidet drei Keimblätter: Ektoderm, Mesoderm und Entoderm.

6. Neurulation: Das Nervensystem wird angelegt

6.1 Auf die Gastrulation folgt die Organogenese. Zellen, die über die dorsale Urmundlippe wandern, sind dazu bestimmt, sich zur Chorda dorsalis zu entwickeln. Die Chorda dorsalis veranlasst das darüber liegende Ektoderm, sich zu verdicken, parallele Wülste zu bilden und sich so einzufalten, dass sich unter dem epidermalen Ektoderm ein Neuralrohr bildet. Aus dem Neuralrohr entwickelt sich das Nervensystem.

7. Die Embryonen der Amnioten entwickeln sich im beschalteten Ei oder im Uterus in einer flüssigkeitsgefüllten Blase

- 7.1 Die meroblastische Furchung in den von einer festen Schale umhüllten dotterreichen Keimen von Vögeln und Reptilien beschränkt sich auf eine kleine cytoplasmareiche Scheibe am animalen Pol. Diese Kalotte von Zellen wird Keimscheibe genannt, und zu Beginn der Gastrulation bildet sich hier die Primitivrinne. Die drei Keimblätter beteiligen sich nicht nur am Aufbau des Embryos, sondern bilden auch vier extraembryonale Hüllen: Dottersack, Amnion, Chorion und Allantois.
- 7.2 Die Keime placentaler Säuger sind klein, lagern wenig Reservestoffe ein und teilen sich holoblastisch ohne erkennbare Polarität. In den Vorgängen bei der Gastrulation und der Organogenese ähneln sie aber Keimen von Vögeln und Reptilien. Nach der Befruchtung und Frühentwicklung im Eileiter nistet sich die Blastocyste in die Wand des Uterus ein. Der Trophoblast leitet die Bildung des fötalen Anteils der Placenta ein, und der Embryo selbst entwickelt sich innerhalb der Blastocyste aus nur einer Zellschicht, dem Epiblasten. Bei der intrauterinen Entwicklung spielen die extraembryonale Hüllen eine Rolle, die sie auch beim Vogel und Reptilien-Ei erfüllen.

8. Das Entwicklungsschicksal einer Zelle wird determiniert durch Faktoren im Cytoplasma, ihre räumliche Lage im Embryo und ihre Wechselwirkung mit anderen Zellen

- 8.1 Die Embryonalentwicklung beruht auf bestimmten Mustern der Genexpression. Diese Muster haben ihren Ursprung in der heterogenen Verteilung des Ooplasmats, in der Umverteilung des Zellmaterials während der Morphogenese und in Interaktionen zwischen benachbarten Zellen.
- 8.2 Mit Ausnahme der Säuger wird die Polarität bei den meisten Tierarten in der unbefruchteten Eizelle oder während der frühen Furchungen festgelegt. Die Körpergrundgestalt richtet sich nach diesen Polaritätsachsen.
- 8.3 Experimentell ermittelte Anlagenpläne von Keimen mit einer polaren Organisation belegen die Herkunft spezifischer Strukturen des späteren Embryos aus Keimesregionen einer Zygote oder einer Blastula.
- 8.4 Ein zeitgerechtes Absterben von Zellen (Apoptose) ist ein wichtiger Aspekt der Entwicklung.

- 8.5 Jede Embryonalentwicklung ist mit einer schrittweisen Einengung der Totipotenz verknüpft, das heißt der Fähigkeit einer Zelle, noch alle Strukturen eines Organismus bilden zu können. Wenn das Entwicklungsschicksal einer Zelle im Experiment irreversibel bleibt, ist eine Determination erfolgt.
- 8.6 Morphogenetische Zellbewegungen - alle Veränderungen der Zellform und der Zellordnung während der Furchung, Gastrulation oder Organogenese - beeinflussen die Determination, indem Zellen in ein unterschiedliches chemisches und physikalisches Umfeld gelangen. Glycoproteine der extrazellulären Matrix leiten die Zellen zu ihren Zielgebieten.
- 8.7 Wie durch Transplantationsexperimente gezeigt werden konnte, beeinflussen bestimmte Zellgruppen die Entwicklung benachbarter Zellen durch Induktion.
- 8.8 Kerntransplantationen und andere Experimente belegen die Äquivalenz der Kerne in den meisten spezialisierten Zellen. Differenzierung beruht also auf einer selektiven und differenziellen Expression von Genen in einem sonst einheitlichen Genom.
- 8.9 Zellen gelangen in eine bestimmte dreidimensionale Position, und im Zuge der Musterbildung beteiligen sie sich am Bau von Organen und anderen Körperteilen, indem sie Positionsinformationen (Signale, die positionsabhängig variieren) erkennen und umsetzen.

9. Die Musterbildung bei Drosophila wird durch eine hierarchische Kaskade von Genaktivierungen gesteuert

- 9.1 Durch die aufeinanderfolgende Aktivierung von Musterbildungsgenen, die schon vor der Befruchtung beginnt, werden immer feinere Details des Embryos festgelegt.
- 9.2 Homeotische Gene kontrollieren, welche Strukturen sich in bestimmten Körperregionen differenzieren.

10. Beim Vergleich der Entwicklungsgene so unterschiedlicher Tiere wie Fliegen und Säugern zeigen sich überraschenderweise Homologien

- 10.1 Die Homöobox, eine Sequenz von Nucleotiden in der DNA, findet man in Entwicklungsgenen vieler Tiere; sie ist ein Indiz für die frühe Entstehung solcher Gene in der Evolution.

Sexueller Entwicklungszyklus

1. Die Nachkommen erhalten ihre Gene von den Eltern, indem sie deren Chromosomen erben

- 1.1 Genetik ist die Wissenschaft von der Vererbung. Sie untersucht Konstanz und Variabilität von Merkmalen in der Generationenfolge.
- 1.2 Das genetische Material besteht aus DNA, angeordnet in Genen. Jedes Gen liegt an einem definierten Ort (Locus) auf einem bestimmten Chromosom.

2. Gleiches bringt mehr oder weniger Gleiches hervor: Der Unterschied zwischen asexueller und sexueller Fortpflanzung

- 2.1 Bei der asexuellen (ungeschlechtlichen) Fortpflanzung erzeugt ein Elternteil ausschliesslich durch Mitosen eine genetisch identische Nachkommenschaft.
- 2.2 Bei der sexuellen (geschlechtlichen) Fortpflanzung werden Gene von zwei verschiedengeschlechtlichen Eltern rekombiniert, wobei eine genetisch abweichende Nachkommenschaft entsteht.

3. Befruchtung und Meiose wechseln im sexuellen Entwicklungszyklus ab

- 3.1 Bei allen sich sexuell fortpflanzenden Organismen wechseln diploide ($2n$) und haploide (n) Stadien bei der Befruchtung und der Meiose ab.
- 3.2 Die normalen Somazellen des Menschen enthalten 46 Chromosomen, die Hälfte stammt vom Vater, die andere Hälfte von der Mutter.
- 3.3 Jedes der 22 Autosomen des mütterlichen Satzes hat sein entsprechendes homologes Chromosom im väterlichen Satz. Das dreizehnte Chromosomenpaar, die Geschlechtschromosomen, bestimmen das Geschlecht als weiblich (XX) oder männlich (XY).
- 3.4 Die einfachen, haploiden (n) Chromosomensätze des Eies und des Spermiums vereinigen sich bei der Befruchtung, und es entsteht eine diploide ($2n$) einzellige Zygote. Die Zygote entwickelt sich durch Mitosen zu einem vielzelligen Individuum.

3.5 Bei geschlechtsreifen Individuen produzieren die Gonaden, also Ovarien und Hoden, durch den Vorgang der Meiose haploide Gameten, wobei der diploide zum haploiden Chromosomensatz reduziert wird.

3.6 Die verschiedenen sexuellen Entwicklungszyklen sind durch Unterschiede im Zeitpunkt der Meiose und Befruchtung charakterisiert. Vielzellige Organismen können diploid (wie die meisten Tiere) oder haploid sein (zum Beispiel viele Pilze), oder es kommt zum Generationswechsel von haploiden und diploiden Stadien (wie bei vielen Pflanzen).

4. In der Meiose wird der diploide Chromosomensatz zum haploiden reduziert

- 4.1 Die Meiose setzt sich aus zwei Zellteilungen zusammen, Meiose I und Meiose II. Es entstehen vier Tochterzellen, von denen jede den halben Chromosomensatz der Ursprungszelle enthält. Die Meiose reduziert also den diploiden Chromosomensatz zum haploiden.
- 4.2 Die Meiose unterscheidet sich von der Mitose durch eine Reihe typischer Ereignisse während der Meiose I.
- 4.3 In der Prophase I der Meiose bilden die replizierten homologen Chromosomen, von denen jedes aus zwei Schwesterchromatiden besteht, einen synaptonemalen Komplex. Diese Assoziation erlaubt den Austausch genetischen Materials durch Crossing-over zwischen homologen Segmenten von Nicht-Schwesterchromatiden. Die Crossing-over-Ereignisse werden im Mikroskop als Chiasmata sichtbar.
- 4.4 Die gepaarten Chromosomen ordnen sich in der Metaphaseplatte zu Tetraden an. In der Anaphase I wird jedes homologe Chromosomenpaar getrennt (nicht die beiden Schwesterchromatiden) und zu den beiden Zellpolen hin verteilt. Dies halbiert die Chromosomenzahl in den Tochterzellen.
- 4.5 In der Meiose II werden die Schwesterchromatiden getrennt, und es entstehen vier haploide Tochterzellen - die Gameten.

5. Durch den sexuellen Entwicklungszyklus kommt die genetische Variabilität der Nachkommen zustande

- 5.1 Die sexuellen Prozesse, die zur genetischen Variabilität einer Population beitragen, sind die freie Kombination von Chromosomen bei der Meiose I, das Crossing-over zwischen

homologen Chromosomen während der Meiose I und die Zufälligkeit der Befruchtung eines Eies durch ein Spermium.

6. Evolutionäre Anpassung beruht auf der genetischen Variabilität einer Population

- 6.1 Die genetische Variabilität unter den Mitgliedern einer Population ist das Rohmaterial für die Evolution durch natürliche Selektion. Sexuelle Rekombination und Mutation sind die beiden Prozesse, die genetische Variabilität erzeugen.