

Pio Fioroni

---

Allgemeine und vergleichende  
**Embryologie**  
der Tiere

---

Ein Lehrbuch

Mit 145 Abbildungstafeln und 89 Tabellen

Springer-Verlag  
Berlin Heidelberg New York  
London Paris Tokyo

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Embryologie als Wissenschaft . . . . .</b>	<b>1</b>	<b>4.2.1.5</b>	<b>Zellfusion . . . . .</b>	<b>30</b>
1.1	Geschichte . . . . .	1	4.2.1.6	Zellmetabolismus . . . . .	30
1.2	Thematik . . . . .	2	4.2.2	Rolle von Zellverbänden . . . . .	30
1.3	Methoden . . . . .	4	4.2.2.1	Adhäsionsstrukturen . . . . .	30
			4.2.2.2	Gewebsaffinitäten und -interaktionen . . . . .	31
			4.2.2.3	Möglichkeiten zur Verlagerung von Zellverbänden . . . . .	32
<b>2</b>	<b>Aspekte der Individualentwicklung . . . . .</b>	<b>6</b>	4.2.3	Rolle von embryonalen Bewegungen i.w.S. . . . .	32
<b>3</b>	<b>Ontogenese-Gliederungen . . . . .</b>	<b>7</b>	4.2.3.1	Blastokinese der Arthropoden . . . . .	32
3.1	Direkte und indirekte Entwicklungen . . . . .	7	4.2.3.2	Erste und zweite Umdrehung der Cephalopoden . . . . .	36
3.2	Holo- und meroblastische Entwicklung . . . . .	7	4.2.3.3	Torsion und andere morphogenetische Bewegungen bei Gastropoden . . . . .	36
3.3	Embryonal- und Postembryonalentwicklung . . . . .	7	4.2.3.4	Andere Körperfrehungen . . . . .	39
3.4	Abhängige und unabhängige Entwicklungen . . . . .	9	4.3	Regenerative Entwicklungsleistungen . . . . .	39
3.5	Phasigkeit . . . . .	9	4.3.1	Allgemeines . . . . .	39
3.6	Determination . . . . .	9	4.3.2	Typisierung . . . . .	40
3.7	Phasen der Individualentwicklung . . . . .	11	4.3.3	Ablauf . . . . .	40
			4.3.4	Abhängigkeiten und Steuerungsmechanismen . . . . .	42
<b>4</b>	<b>Morphogenetische Gestaltungsprinzipien . . . . .</b>	<b>12</b>	4.3.5	Vorkommen . . . . .	42
4.1	Allgemeine Prinzipien . . . . .	12	4.4	Prinzipien bei der Individuen- und Koloniebildung . . . . .	42
4.1.1	Differenzierung . . . . .	12	4.4.1	Individualentwicklung . . . . .	42
4.1.2	Dedifferenzierung und Nekrose . . . . .	14	4.4.2	Entwicklung von Kolonien . . . . .	44
4.1.3	Wachstum . . . . .	15			
4.1.4	Polaritäten und Gradienten . . . . .	18	<b>5</b>	<b>Morphogenetische Steuerungsprinzipien . . . . .</b>	<b>47</b>
4.1.5	Symmetrien . . . . .	19	5.1	Einleitung . . . . .	47
4.1.5.1	Bilateralität und Dorsoventralität . . . . .	19	5.2	Determination . . . . .	47
4.1.5.2	Radiärsymmetrie . . . . .	19	5.3	Kernfaktoren . . . . .	49
4.1.5.3	Übergänge und Abwandlungen . . . . .	19	5.3.1	Chromosomen . . . . .	49
4.1.6	Metamerisierung (Segmentierung) . . . . .	20	5.3.2	Gene . . . . .	50
4.1.6.1	Allgemeines . . . . .	20	5.3.3	Molekulare Basen der Genwirkung . . . . .	52
4.1.6.2	Metamerie bei Articulaten . . . . .	20	5.4	Plasmafaktoren . . . . .	53
4.1.6.3	Metamerie bei Chordaten . . . . .	22	5.4.1	Allgemeines . . . . .	53
4.1.6.4	Phylogenetische Entstehung der Metamerie . . . . .	22	5.4.2	Corticale Faktoren . . . . .	54
4.2	Spezielle Prinzipien . . . . .	22	5.4.3	Extrakaryotische Plasmafaktoren . . . . .	55
4.2.1	Rolle von Einzelzellen . . . . .	22	5.5	Gradientenwirkungen . . . . .	55
4.2.1.1	Zelldifferenzierung . . . . .	22	5.6	Organisator- und Induktionswirkungen . . . . .	58
4.2.1.2	Kern- und Zellteilung . . . . .	24			
4.2.1.3	Zellwachstum . . . . .	29			
4.2.1.4	Wanderungsverhalten und Adhäsion von Zellen	29			

5.6.1	Organisatorwirkungen . . . . .	58	7	Progenese . . . . .	92
5.6.2	Induktionswirkungen . . . . .	58		Keimzellreifung . . . . .	92
5.6.2.1	Allgemeines . . . . .	58	7.1	Allgemeines . . . . .	92
5.6.2.2	Induktionsketten und Rückinduktionen . . . . .	60	7.1.1	Keimbahn . . . . .	94
5.6.2.3	Induktionsähnliche Vorgänge bei Evertebraten . . . . .	60	7.1.2	Spermatogenesis . . . . .	97
5.7	Morphogenetische Zentren bei Insekten . . . . .	61	7.1.3	Ablauf . . . . .	97
5.8	Determination der Imaginalscheiben bei Insekten . . . . .	65	7.1.3.1	Hilfseinrichtungen . . . . .	97
5.9	Hormonale Steuerungen . . . . .	65	7.1.3.2	Das Spermium . . . . .	98
5.9.1	Spermatogenese der Säuger . . . . .	65	7.1.4	Typische Spermien . . . . .	98
5.9.2	Oogenese der Säuger . . . . .	65	7.1.4.1	Atypische Spermien . . . . .	100
5.9.3	Metamorphose der Krebse . . . . .	66	7.1.5	Oogenesis . . . . .	100
5.9.4	Metamorphose der Insekten . . . . .	66	7.1.5.1	Ablauf . . . . .	100
5.9.5	Metamorphose der Amphibien . . . . .	68	7.1.5.2	Hilfseinrichtungen . . . . .	102
5.10	Abhängigkeit von Außenfaktoren . . . . .	68	7.1.5.3	Dottersynthese . . . . .	103
5.11	Ursachen von Mißbildungen . . . . .	69	7.1.5.4	Besonderheiten . . . . .	108
5.11.1	Allgemeines . . . . .	69	7.1.5.5	Spezielle Beispiele . . . . .	108
5.11.2	Endogene Faktoren . . . . .	69	7.1.5.6	Bildung und Struktur der Eihüllen . . . . .	109
5.11.3	Exogene Faktoren . . . . .	70	7.1.5.7	Symbiontenübertragung . . . . .	113
			7.1.6	Die reife Eizelle . . . . .	113
			7.1.6.1	Allgemeines . . . . .	113
6	<b>Reproduktionsprinzipien . . . . .</b>	71	7.1.6.2	Polkörper . . . . .	116
			7.1.6.3	Typisierung . . . . .	116
6.1	Unabhängigkeit von Sexualität und Vermehrung . . . . .	71	7.1.6.4	Eizellgröße . . . . .	117
6.2	Bisexuelle Vermehrung . . . . .	71	7.1.6.5	Eizahlen . . . . .	117
6.2.1	Geschlechtsgestalten . . . . .	71	7.2	Besamung und Befruchtung . . . . .	118
6.2.2	Gamogonie . . . . .	72	7.2.1	Besamung . . . . .	118
6.2.3	Parthenogenese . . . . .	72	7.2.1.1	Allgemeines . . . . .	118
6.3	Asexuelle Vermehrung . . . . .	75	7.2.1.2	Hilfseinrichtungen . . . . .	118
6.3.1	Allgemeines . . . . .	75	7.2.1.3	Gamonwirkungen . . . . .	118
6.3.2	Typisierung . . . . .	75	7.2.2	Befruchtung . . . . .	122
6.3.3	Polyembryonie . . . . .	80	7.2.2.1	Allgemeines . . . . .	122
6.4	Generationswechsel . . . . .	80	7.2.2.2	Bedeutung . . . . .	122
6.4.1	Allgemeines . . . . .	80	7.2.2.3	Ablauf beim Seeigel . . . . .	124
6.4.2	Metagenese . . . . .	83	7.2.2.4	Abwandlungen . . . . .	125
6.4.2.1	Protozoa . . . . .	83	7.2.3	Besonderheiten . . . . .	127
6.4.2.2	Cnidaria . . . . .	84	8	<b>Blastogenese . . . . .</b>	130
6.4.2.3	Thaliacea und Pyrosomida . . . . .	85	8.1	Furchung . . . . .	130
6.4.3	Heterogonie . . . . .	85	8.1.1	Generelles zum Ablauf . . . . .	130
6.4.3.1	Trematodes . . . . .	85	8.1.2	Die Blastula . . . . .	131
6.4.3.2	Rotatoria . . . . .	85	8.1.2.1	Bedeutung . . . . .	131
6.4.3.3	Cladocera . . . . .	86	8.1.2.2	Typen . . . . .	131
6.4.3.4	Homoptera, Aphidoidea . . . . .	86	8.1.3	Terminologie . . . . .	135
6.4.4	Biologische Bedeutung . . . . .	87	8.1.4	Typisierung . . . . .	135
6.5	Fertilitätsperioden . . . . .	87	8.1.4.1	Allgemeines . . . . .	135
6.6	Typisierung der Reproduktionsperioden nach dem Zustand der abgelegten Stadien . . . . .	90	8.1.4.2	Spezielles . . . . .	141
6.7	Graviditätsdauer . . . . .	91	8.1.5	Besonderheiten . . . . .	160

8.1.5.1	Karyomerenbildung . . . . .	160	9.2.1	Diblastische Tiere . . . . .	196
8.1.5.2	Furchungshöhlen . . . . .	160	9.2.1.1	Keimblattbildung bei Parazoen und Cnidariern	196
8.1.5.3	Pinocytotische Eiklaraufnahme . . . . .	162	9.2.1.2	Keimblattbildung nach disymmetrischer Furchung bei Acnidariern . . . . .	199
8.1.5.4	Pollappen . . . . .	162	9.2.2	Triblastische Tiere mit Totalfurchung . . . . .	199
8.1.5.5	Dottermacromeren . . . . .	165	9.2.2.1	Keimblattbildung nach Radiärfurchung . . . . .	199
8.1.5.6	Dotterelimination . . . . .	165	9.2.2.2	Keimblattbildung nach bilateralsymmetrischer Furchung . . . . .	212
8.1.5.7	Intravitelline Vitellophagen . . . . .	166	9.2.2.3	Keimblattbildung nach Spiralfurchung . . . . .	214
8.1.5.8	Sich detachierende Blastomeren . . . . .	166	9.2.2.4	Keimblattbildung nach primär totaler Arthropodenfurchung . . . . .	216
8.1.5.9	Kalymmocyten und Testazellen . . . . .	166	9.2.3	Triblastische Tiere mit Partialfurchung . . . . .	217
8.1.5.10	Gemischte Furchungen . . . . .	167	9.2.3.1	Keimblattbildung nach superfizieller Furchung . . . . .	217
8.1.5.11	Übergänge zur Meroblastie . . . . .	167	9.2.3.2	Keimblattbildung nach discoidaler Furchung . . . . .	226
8.1.5.12	Irreguläre Furchung . . . . .	167	9.3	Phylogenetische Aspekte . . . . .	243
8.1.5.13	Inverse Furchung . . . . .	167	9.4	Abhängigkeiten und Steuerungsmechanismen . . . . .	246
8.1.5.14	Komplikationen bei sekundär totaler Furchung der Arthropoden . . . . .	167	<b>10</b>	<b>Organogenese</b> . . . . .	249
8.1.5.15	Pseudofurchung der Phytomonadinen . . . . .	168	10.1	Allgemeines . . . . .	249
8.1.6	Phylogenetische Aspekte . . . . .	168	10.2	Abhängigkeiten und Steuerungsmechanismen . . . . .	251
8.1.6.1	Allgemeines . . . . .	168	10.3	Die Augenentwicklung als exemplarisches Beispiel . . . . .	252
8.1.6.2	Phylogenetische Interpretation der Furchungstypen . . . . .	169	10.3.1	Wirbeltiere . . . . .	252
8.1.7	Abhängigkeiten und Steuerungsmechanismen . . . . .	173	10.3.1.1	Morphogenese . . . . .	252
8.2	Ooplasmatische Segregation . . . . .	175	10.3.1.2	Steuerungsfaktoren bei der Augenentwicklung der Amphibien . . . . .	252
8.2.1	Generelles zum Ablauf . . . . .	175	10.3.2	Wirbellose . . . . .	253
8.2.2	Typisierung . . . . .	177	10.4	Spezielles . . . . .	256
8.2.3	Spezielles . . . . .	178	10.4.1	Integument . . . . .	256
<b>9</b>	<b>Gastrulation und Bildung der Körpergrundgestalt</b> . . . . .	179	10.4.1.1	Allgemeines . . . . .	256
9.1	Allgemeines . . . . .	179	10.4.1.2	Besondere Bildungen . . . . .	256
9.1.1	Definition . . . . .	179	10.4.2	Nervensystem . . . . .	257
9.1.2	Generelles zum Ablauf . . . . .	179	10.4.2.1	Wirbeltiere . . . . .	260
9.1.3	Keimblattbegriff . . . . .	181	10.4.2.2	Wirbellose . . . . .	262
9.1.3.1	Historisches und Terminologie . . . . .	181	10.4.3	Sinnesorgane . . . . .	266
9.1.3.2	Spezifität der Keimblätter . . . . .	183	10.4.4	Stütz- und Bewegungsapparat . . . . .	266
9.1.4	Typisierung . . . . .	185	10.4.4.1	Skelettapparat . . . . .	266
9.1.4.1	Zahl der Keimblätter . . . . .	185	10.4.4.2	Muskulatur . . . . .	269
9.1.4.2	Generelle Ablösemechanismen . . . . .	185	10.4.4.3	Extremitäten . . . . .	269
9.1.4.3	Phasigkeit . . . . .	185	10.4.5	Darmsystem und Anhangsorgane . . . . .	271
9.1.4.4	Bildungsleistung . . . . .	185	10.4.5.1	Allgemeines . . . . .	271
9.1.4.5	Zeitpunkt der Keimblattablösung . . . . .	188	10.4.5.2	Wirbeltiere . . . . .	271
9.1.4.6	Verhalten des Urmundes . . . . .	188	10.4.5.3	Wirbellose . . . . .	273
9.1.5	Ablösung der einzelnen Keimblatt-Anteile . . . . .	191	10.4.6	Coelom (sekundäre Leibeshöhle) . . . . .	274
9.1.5.1	Entoderm . . . . .	191	10.4.7	Blutgefäß-System . . . . .	275
9.1.5.2	Mesoderm . . . . .	192	10.4.7.1	Allgemeines . . . . .	275
9.1.5.3	Ectoderm . . . . .	193	10.4.7.2	Wirbeltiere . . . . .	275
9.1.6	Besonderheiten . . . . .	194	10.4.7.3	Wirbellose . . . . .	277
9.1.6.1	Substitution von Keimblatt-Anteilen . . . . .	194			
9.1.6.2	Keimblatt-Umkehr . . . . .	194			
9.2	Spezielles . . . . .	196			

10.4.8	Exkretions- und Osmoregulationsorgane . . . . .	281	13.1.2.4	Weitere entodermale Sonderbildungen . . . . .	346
10.4.8.1	Allgemeines . . . . .	281	13.1.2.5	Mesodermale Anpassungen . . . . .	348
10.4.8.2	Wirbeltiere . . . . .	281	13.1.2.6	Ectodermale Anpassungen . . . . .	348
10.4.9	Geschlechtsorgane . . . . .	284	13.2	Ectolecithale Eier . . . . .	351
10.4.9.1	Allgemeines . . . . .	284	13.3	Nährzellen und Nähreier . . . . .	351
10.4.9.2	Wirbeltiere . . . . .	284	13.4	Deutolecith (Eiklar, „Eiweiß“) . . . . .	354
10.4.9.3	Wirbellose . . . . .	284	13.5	Durch das ♀ vermittelte Sekrete . . . . .	358
11	<b>Altern (Seneszenz) und Tod</b> . . . . .	286	13.6	Placentation . . . . .	358
12	<b>Umwege der Entwicklung</b> . . . . .	289	13.6.1	Wirbellose . . . . .	358
12.1	Larven (Larvalstadien) . . . . .	289	13.6.1.1	Bryozoa . . . . .	358
12.1.1	Allgemeines . . . . .	289	13.6.1.2	Insecta . . . . .	360
12.1.2	Typisierung . . . . .	289	13.6.1.3	Scorpiones . . . . .	362
12.2	Embryonen mit transitorischen Anhangsorganen . . . . .	295	13.6.1.4	Onychophora . . . . .	362
12.3	Besondere Entwicklungsstadien . . . . .	295	13.6.1.5	Tunicata . . . . .	362
12.4	Larvalorgane (transitorische Organe) . . . . .	296	13.6.2	Wirbeltiere . . . . .	362
12.4.1	Allgemeines . . . . .	296	13.6.2.1	Teleostei . . . . .	362
12.4.2	Typisierung . . . . .	297	13.6.2.2	Chondrichthyes . . . . .	363
12.4.3	Die Larvalschale als exemplarisches Beispiel .	304	13.6.2.3	Amphibia . . . . .	363
12.5	Metamorphose . . . . .	304	13.6.2.4	Embryonalhüllen und Anhangsorgane der Amnioten . . . . .	363
12.5.1	Allgemeines . . . . .	304	14	<b>Entwicklungstypen</b> . . . . .	371
12.5.2	Typisierung . . . . .	305	14.1	Wirbellose . . . . .	371
12.5.3	Abhängigkeiten und Steuerungsmechanismen .	310	14.2	Wirbeltiere . . . . .	373
12.5.4	Spezielles . . . . .	311	14.3	Abhängigkeiten und Steuerungsmechanismen .	374
12.5.4.1	Phoronida . . . . .	311	15	<b>Ontogenie - Phylogenie</b> . . . . .	381
12.5.4.2	Bryozoa . . . . .	312	15.1	Allgemeines . . . . .	381
12.5.4.3	Echinodermata . . . . .	314	15.2	Kaenogenese . . . . .	383
12.5.4.4	Nemertini . . . . .	315	15.3	Rekapitulation . . . . .	386
12.5.4.5	Polychaeta . . . . .	320	15.4	Ontogenie und Homologie bzw. Analogie .	392
12.5.4.6	Arthropoda . . . . .	322	16	<b>Weiterführende Literatur</b> . . . . .	402
12.5.4.7	Mollusca . . . . .	330	16.1	Alphabetisches Literaturverzeichnis . . . . .	402
12.5.4.8	Asciidiacea . . . . .	332	16.2	Aufgliederung nach Sachgebieten . . . . .	412
12.5.4.9	Amphibia . . . . .	332	17	<b>Quellenverzeichnis der Abbildungen</b> . . . . .	416
13	<b>Embryonale Ernährung</b> . . . . .	339	Sachverzeichnis . . . . .	421	
13.1	Protolecith . . . . .	339	Verzeichnis der mehrfach in den Abbildungen auftretenden Abkürzungen als Faltblatt am hinteren Einbanddeckel		
13.1.1	Anpassungen in der Frühentwicklung . . . . .	339			
13.1.2	Keimblattspezifische Anpassungen . . . . .	340			
13.1.2.1	Entodermale Anpassungen . . . . .	344			
13.1.2.2	Vitellophagen . . . . .	344			
13.1.2.3	Dotterzellen und Dotterentoderm . . . . .	345			