

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

5.6.1	Organisatorwirkungen	58	7	<b>Progenese</b>	92
5.6.2	Induktionswirkungen	58			
5.6.2.1	Allgemeines	58	7.1	Keimzellreifung	92
5.6.2.2	Induktionsketten und Rückinduktionen	60	7.1.1	Allgemeines	92
5.6.2.3	Induktionsähnliche Vorgänge bei Evertrebraten	60	7.1.2	Keimbahn	94
5.7	Morphogenetische Zentren bei Insekten	61	7.1.3	Spermatogenesis	97
5.8	Determination der Imaginalscheiben bei Insekten	65	7.1.3.1	Ablauf	97
5.9	Hormonale Steuerungen	65	7.1.3.2	Hilfseinrichtungen	97
5.9.1	Spermatogenese der Säuger	65	7.1.4	Das Spermium	98
5.9.2	Oogenese der Säuger	65	7.1.4.1	Typische Spermien	98
5.9.3	Metamorphose der Krebse	66	7.1.4.2	Atypische Spermien	100
5.9.4	Metamorphose der Insekten	66	7.1.5	Oogenesis	100
5.9.5	Metamorphose der Amphibien	68	7.1.5.1	Ablauf	100
5.10	Abhängigkeit von Außenfaktoren	68	7.1.5.2	Hilfseinrichtungen	102
5.11	Ursachen von Mißbildungen	69	7.1.5.3	Dottersynthese	103
5.11.1	Allgemeines	69	7.1.5.4	Besonderheiten	108
5.11.2	Endogene Faktoren	69	7.1.5.5	Spezielle Beispiele	108
5.11.3	Exogene Faktoren	70	7.1.5.6	Bildung und Struktur der Eihüllen	109
			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
6.1	Unabhängigkeit von Sexualität und Vermehrung	71	7.1.6.3	Typisierung	116
6.2	Bisexuelle Vermehrung	71	7.1.6.4	Eizellgröße	117
6.2.1	Geschlechtsgealten	71	7.1.6.5	Eizahlen	117
6.2.2	Gamogonie	72	7.2	Besamung und Befruchtung	118
6.2.3	Parthenogenese	72	7.2.1	Besamung	118
6.3	Asexuelle Vermehrung	75	7.2.1.1	Allgemeines	118
6.3.1	Allgemeines	75	7.2.1.2	Hilfseinrichtungen	118
6.3.2	Typisierung	75	7.2.1.3	Gamonwirkungen	118
6.3.3	Polyembryonie	80	7.2.2	Befruchtung	122
6.4	Generationswechsel	80	7.2.2.1	Allgemeines	122
6.4.1	Allgemeines	80	7.2.2.2	Bedeutung	122
6.4.2	Metagenese	83	7.2.2.3	Ablauf beim Seeigel	124
6.4.2.1	Protozoa	83	7.2.2.4	Abwandlungen	125
6.4.2.2	Cnidaria	84	7.2.3	Besonderheiten	127
6.4.2.3	Thaliacea und Pyrosomida	85	8	<b>Blastogenese</b>	130
6.4.3	Heterogonie	85	8.1	Furchung	130
6.4.3.1	Trematodes	85	8.1.1	Generelles zum Ablauf	130
6.4.3.2	Rotatoria	85	8.1.2	Die Blastula	131
6.4.3.3	Cladocera	86	8.1.2.1	Bedeutung	131
6.4.3.4	Homoptera, Aphidoidea	86	8.1.2.2	Typen	131
6.4.4	Biologische Bedeutung	87	8.1.3	Terminologie	135
6.5	Fertilitätsperioden	87	8.1.4	Typisierung	135
6.6	Typisierung der Reproduktionsperioden nach dem Zustand der abgelegten Stadien	90	8.1.4.1	Allgemeines	135
6.7	Graviditätsdauer	91	8.1.4.2	Spezielles	141
			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			
8.1.5.15	Pseudofurchung der Phytomonadinen	168	<b>10</b>	<b>Organogenese</b>	249
8.1.6	Phylogenetische Aspekte	168	10.1	Allgemeines	249
8.1.6.1	Allgemeines	168	10.2	Abhängigkeiten und Steuerungsmechanismen	251
8.1.6.2	Phylogenetische Interpretation der Furchungstypen	169	10.3	Die Augenentwicklung als exemplarisches Beispiel	252
8.1.7	Abhängigkeiten und Steuerungsmechanismen	173	10.3.1	Wirbeltiere	252
8.2	Ooplasmatische Segregation	175	10.3.1.1	Morphogenese	252
8.2.1	Generelles zum Ablauf	175	10.3.1.2	Steuerungsfaktoren bei der Augenentwicklung der Amphibien	252
8.2.2	Typisierung	177	10.3.2	Wirbellose	253
8.2.3	Spezielles	178	10.4	Spezielles	256
<b>9</b>	<b>Gastrulation und Bildung der Körpergrundgestalt</b>	179	10.4.1	Integument	256
9.1	Allgemeines	179	10.4.1.1	Allgemeines	256
9.1.1	Definition	179	10.4.1.2	Besondere Bildungen	256
9.1.2	Generelles zum Ablauf	179	10.4.2	Nervensystem	257
9.1.3	Keimblattbegriff	181	10.4.2.1	Wirbeltiere	260
9.1.3.1	Historisches und Terminologie	181	10.4.2.2	Wirbellose	262
9.1.3.2	Spezifität der Keimblätter	183	10.4.3	Sinnesorgane	266
9.1.4	Typisierung	185	10.4.4	Stütz- und Bewegungsapparat	266
9.1.4.1	Zahl der Keimblätter	185	10.4.4.1	Skelettapparat	266
9.1.4.2	Generelle Ablösemechanismen	185	10.4.4.2	Muskulatur	269
9.1.4.3	Phasigkeit	185	10.4.4.3	Extremitäten	269
9.1.4.4	Bildungsleistung	185	10.4.5	Darmsystem und Anhangsorgane	271
9.1.4.5	Zeitpunkt der Keimblattablösung	188	10.4.5.1	Allgemeines	271
9.1.4.6	Verhalten des Urmundes	188	10.4.5.2	Wirbeltiere	271
9.1.5	Ablösung der einzelnen Keimblatt-Anteile	191	10.4.5.3	Wirbellose	273
9.1.5.1	Entoderm	191	10.4.6	Coelom (sekundäre Leibeshöhle)	274
9.1.5.2	Mesoderm	192	10.4.7	Blutgefäß-System	275
9.1.5.3	Ectoderm	193	10.4.7.1	Allgemeines	275
9.1.6	Besonderheiten	194	10.4.7.2	Wirbeltiere	275
9.1.6.1	Substitution von Keimblatt-Anteilen	194	10.4.7.3	Wirbellose	277
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	Ascidacea . . . . .	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			