Entwicklung, Bau und Bedeutung der Eihüllen des Steinpickers (Agonus cataphractus L.)*

Klaus-Jürgen Götting

Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation Helgoland

ABSTRACT: Development, structure and importance of the egg membranes of the armed bullhead (Agonus cataphractus L.). Females of the teleost Agonus cataphractus L. usually lay their eggs in March between rhizoids of Laminaria. Development until hatching of larvae lasts nearly one year. Each egg is surrounded by a solid cortical layer excreted by the oocyte itself. Before November, the ripening oocytes first form an inner cortical layer consisting of several strata, and later on a somewhat thicker outer one. Radial canals penetrating the entire cortical layer have not been observed. The cortex is composed of columnar structures, which are imbedded in a homogeneous substance and which strongly refract light. The eggs are held together and to the rhizoids by a mucus which hardens in sea water.

EINLEITUNG

Während des ganzen Jahres findet man auf dem Helgoländer Felswatt gelegentlich zwischen den Rhizoiden angespülter Laminarien kleine Klumpen gelblicher bis hell orangefarbener Eier – Eier des Steinpickers Agonus cataphractus L.

Der Steinpicker gehört zu den diskontinuierlich laichenden Fischen. Die Weibchen legen ihre Eier in der Zeit zwischen Januar und April, normalerweise im März, und zwar fast gleichzeitig, so daß der Laichvorgang binnen etwa 14 Tagen beendet ist. Im Durchschnitt werden von einem Tier 1300 Eier von knapp 2 mm Durchmesser abgelegt (Götting 1961). Die Eier brauchen fast ein ganzes Jahr zu ihrer Entwicklung. Die Larve schlüpft Anfang des nächsten Jahres und ist dann bereits 6–8 mm lang und lebhaft gefärbt durch orangegelbes und schwarzes Pigment. Hat sie eine Länge von ca. 20 mm erreicht, so beginnt für sie das Leben am Grund (EHRENBAUM 1904).

METHODIK

Die intraovarialen Entwicklungsstadien der Oozyten wurden den Agonus-Weibchen zu verschiedenen Jahreszeiten entnommen. Weiter sammelten wir frisch im Aquarium abgelegte Eier und Gelege auf dem Helgoländer Felswatt und untersuchten sie teils lebend, teils fixiert. Nach Fixierung in Formol, Alkohol, Carnoy, Smith

^{*} Herrn Prof. W. J. SCHMIDT, Gießen, zum 80. Geburtstag gewidmet.

K.-J. Götting

(DARLINGTON & LA COUR 1962), Bouin oder Bouin-Allen kamen die Eier nach den üblichen Methoden in Paraffin. Die Schnittdicken lagen zwischen 5 und 10 μ . Die älteren Stadien sind durch ihre feste Hülle sehr schwer schneidbar. Zum Teil wurden die Blöcke Schnitt für Schnitt aufgearbeitet und zwischendurch in Wasser aufgeweicht. Die Schneidbarkeit verbesserte sich dadurch etwas. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Delafield, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Azan nach Heidenhain, Häma-



Abb. 1: Eiballen von Agonus zwischen Laminaria-Rhizoiden. Angespül, Mai 1963

laun-Eosin, Kernechtrot (ROMEIS 1948) und Feulgen-Lichtgrün nach SEMMENS & BHADURI (1941).

Die Eier aus den Laichballen sind für die Zwischenmedien kaum durchdringbar. Da es nur auf die Eihüllen ankam, wurden diese in vielen Fällen abpräpariert und allein eingebettet. Die schlecht am Objektträger haftenden Schnitte erhielten einen Cedukol-Überzug nach folgendem Verfahren (in Anlehnung an SIESS & SEYBOLD 1956/58):

- 1. aus abs. Alkohol für 2 Min. in Äther-Methanol (3:8 Teile),
- 2. Cedukol-Lösung (1,5 g "Cedukol" Bayer, 13,7 ml Äther, 36,3 ml Methanol) 2-3 Min.,
- 3. auf Filtrierpapier in senkrechter Stellung abtropfen lassen (20 Sek.),
- 4. Härten der Schicht in 80%/oigem Methylalkohol (2 Min.),
- 5. 70%/oiger, 50%/oiger Alkohol, je 1-2 Min.,
- 6. Aqua destillata.

Nach dem Färben und Entwässern wird die Cedukol-Schicht mit Äther-Alkohol wieder entfernt.

Eihüllen des Steinpickers

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Die Entwicklung der Oozyten ist bereits früher geschildert worden. Sie durchläuft die gleichen Stadien, wie sie auch bei anderen Teleosteern auftreten (ARNDT 1956, Götting 1961). Bleibt aber die Hülle bei planktischen Fischeiern dünn, so ist ihre Dickenzunahme beim Steinpicker wie bei ähnlichen bodenlaichenden Arten bemerkens-



Abb. 2: Querschnitt durch das Ovar kurz nach der Laichzeit. Ovarhüllen abpräpariert (22. 3. 60, Bouin-Allen, Azan)

wert. Die Hülle wird erst auf einem relativ späten Entwicklungsstadium fertig ausgebilder.

Die Oozyte im Stadium I ist weitgehend konzentrisch gebaut. Sie wird nach außen abgegrenzt von der primären Oozytenmembran und eingehüllt von dem zunächst einschichtigen Follikel. Besondere Hüllschichten sind noch nicht differenziert.

Im II. Stadium setzt eine Plasmazonierung ein. Von Interesse ist in diesem Zusammenhang, daß eine periphere Schicht entsteht, die eine gleichmäßig breite Zone am Außenrand der Oozyte bildet. Diese Schicht muß – wie aus der weiteren Entwicklung hervorgeht – als plasmatische Rindenbildungsschicht aufgefaßt werden. Sie bleibt bis zum ältesten Stadium IV vorhanden und wird weder von Rindenvakuolen noch von Dotterschollen durchsetzt, sondern macht einen gleichmäßig feingranulären Eindruck. Eine solche Zone fand sich auch beim Wittling (Götting 1961). Gelegentlich erscheint sie radiärstreifig. Sie entspricht wohl der von EIMER (1872) und HIS (1873) schon beschriebenen "Zonoidschicht". Wahrscheinlich wird die Struktur der Cortex im wesentlichen in dieser äußersten Plasmaschicht präformiert. Am Ende des Stadiums II wird

K.-J. Götting



Abb. 3: Oozyten in verschiedenen Entwicklungsstadien (8. 9. 58, Bouin, Delafield). 1: Oozyte, Stadium I; 2: Oozyte, Stadium II; 3: Oozyte, Stadium III



Abb. 4: Oozyte, Stadium III. Beginn der Rindenbildung. Unter der Rinde ist die plasmatische Rindenbildungszone sichtbar (Bouin, Delafield). 1: Follikel; 2: Rindenschichten; 3: plasmatische Rindenbildungszone; 4: Zellplasma mit Dotterkugeln und Fettvakuolen; 5: Kern mit Nucleoli

die primäre Oozytenmembran dadurch verstärkt, daß auf ihrer Innenseite die ersten, noch sehr dünnen Rindenschichten aufgelagert werden. Das entspricht den Befunden bei der Schmerle, bei der die Rindenbildung ebenfalls im II. Stadium einsetzt (STERBA 1958).

Über die oozytäre Herkunft der Rindenschichten kann heute – entgegen den Auffassungen von CHAUDHRY (1956) und WICKLER (1957) – kein Zweifel mehr bestehen (KORSCHELT & HEIDER 1902, RETZIUS 1912, SPEK 1933, ARNDT 1956, 1960 a, b, STERBA 1957 a, b, 1958, Götting 1961). Infolgedessen sind auch die Bezeichnungen "Zona



Abb. 5: Oozyte, frühes Stadium III (Bouin, Delafield). 1: Follikel; 2: primäre Oozytenmembran; 3: erste Rindenschichten; 4: plasmatische Rindenbildungszone



Abb. 6: Oozyte, Stadium III (Carnoy, Azan). 1: Nucleus; 2: perinucleares Plasma; 3: Zone der Fettvakuolen und Dotterkörner; 4: plasmatische Rindenbildungszone; 5: Cortex interna; 6: primäre Oozytenmembran; 7: Follikel

radiata" bzw. "Corona radiata" (STÖHR 1919, KRAUSE 1921) und "Chorion" (YAMA-MOTO 1956, WICKLER 1957) in diesem Zusammenhang nicht korrekt. Für die Zona radiata ist das bereits früher diskutiert worden (Götting 1961). Das Chorion ist als sekundäre, vom Follikelepithel gebildete Eihülle definiert (ANKEL 1933). Da die Kor-

K.-J. Götting



Abb. 7: Oozyte, Stadium III (Carnoy, Azan). 1: zweischichtiger Follikel; 2: primäre Oozytenmembran; 3: Kortikalschichten; 4: plasmatische Rindenbildungszone; 5: degenerierende Oozyte



Abb. 8: Schnitt durch die Hüllschichten einer Oozyte, spätes III. Stadium. Die typische Radiärstreifung der zuerst aufgebauten Cortex interna wird deutlich. (16. 11. 62, Bouin-Allen, Azan)



Abb. 9: Schnitt durch die Hülle einer Oozyte, IV. Stadium (5. 3. 63, Carnoy, Delafield). Von der Cortex externa ist nur ein Teil wiedergegeben. 1: Cortex externa; 2: Cortex interna

tikalschichten jedoch von der Oozyte selbst aufgebaut werden, kann man sie nicht als Chorion bezeichnen.

Sobald das Stadium III erreicht ist, verdickt sich die Cortex weiter. Bei Oozyten mit Ausmaßen von etwa 270×200 μ ist die Rinde ca. 2,5 μ stark. Die konzentrische Schichtung ist bereits erkennbar. Unter der Cortex liegt mit 3 μ Breite die erwähnte radiärstreifige Bildungszone, dann folgt nach innen das übrige Zellplasma. Es ist in den äußeren Bezirken fein granuliert, enthält aber zum Kern hin zunehmend Fettvakuolen (8 μ Durchmesser) und Dotterschollen (1,5 μ breit).

Die Stadien I–III (bis ca. 300 μ Durchmesser) sind in den Ovarien der Agonus-Weibchen das ganze Jahr über zu finden. Sie bilden den Reservebestand an Oozyten. Im September setzt die Reifung für die nächste Laichperiode ein. Das Wachstum der Oozyten des Stadiums III wird besonders gefördert. Sie setzen sich schon durch ihre Größe von den Reserve-Eiern deutlich ab, es gibt dann keine kontinuierlichen Größen-



Abb. 10: Distaler Abschnitt der Hüllschichten einer Oozyte, IV. Stadium. Säulenstrukturen in konzentrischen Reihen. Die Verquellung der äußersten Schichten hat eingesetzt (Bouin, Delafield)

Abb. 11: Schnitt durch den distalen Teil der Hüllschichten einer laichreifen Oozyte (Bouin-Allen, Gomori). 1: Membrana limitans; 2: Verquellungszone

übergänge mehr (GÖTTING 1961). Mitte Dezember liegt der Durchmesser der reifenden Oozyten zwischen 0,8 und 1,2 mm, kurz vor dem Ablaichen im März bei 1,7 mm.

In der Oozyte III wird der Aufbau der Rindenschichten vervollständigt. Deutlich sind zwei Phasen zu unterscheiden. Zunächst ist nur eine etwa 50 μ breite, radiär und durchlaufend gestreifte Schicht vorhanden, die ich als Cortex interna bezeichne. Bei stärkerer (lichtmikroskopischer) Vergrößerung zeigt sich eine konzentrische Zonierung, die durch die Radiärstreifung überdeckt wird. In eine homogen erscheinende Grundsubstanz sind stärker lichtbrechende Säulen eingebaut, die in konzentrischer wie auch in radiärer Richtung streng in Reihen angeordnet sind.

Bis zu dieser Entwicklungsphase läßt sich das Schicksal der primären Oozytenmembran verfolgen: sie liegt ganz außen und grenzt an die Follikelzellen. Die Cortex interna wird innerhalb der Oozytenmembran gebildet. Der weitere Verbleib der Primärhülle ist mit Sicherheit nicht festzustellen, da sie sich während der nun einsetzenden Entwicklung nicht mehr deutlich vom sich mehr und mehr abflachenden Follikelepithel abhebt. Bis Ende November findet man diese erste Phase der Rindenbildung. Anfang

K.-J. Götting



innen

Dezember setzt die zweite Phase ein, die Ende Februar abgeschlossen ist. In dieser Zeit wird eine äußere Zone aufgebaut (Cortex externa), die sich dadurch auszeichnet, daß die stark lichtbrechenden Elemente in konzentrischen Reihen dicht aneinanderliegen, während die Abstände in



Abb. 12: Subtangentialer Schnitt durch die Cortex externa. Säulenstrukturen quer getroffen, dadurch den Eindruck einer Porenplatte hervorrufend (Carnoy, Lichtgrün)



Abb. 14: Hüllen und Follikel einer degenerierenden Oozyte Rindenschichten lösen sich streifig auf (5. 3. 63, Bouin-Allen, Delafield). 1: Follikel; 2: Kortikalschichten

radialer Richtung größer sind. So entsteht bei schwächerer Vergrößerung der Eindruck einer überwiegend konzentrischen Streifung. Auf subtangential geführten Schnitten sind die Säulenstrukturen der Cortex externa quergeschnitten. Mit der homogenen Zwischensubstanz erzeugen sie den Eindruck einer Siebplatte. ARNDT (1960b) bildet

Abb. 13 (links): Schematische, maßstabgerechte Darstellung des Aufbaus der Eihüllen von Agonus. 1: Membrana limitans;
2: Verquellungszone; 3: Säulenstrukturen; 4: homogene Zwischenschicht; 5: Cortex externa; 6: Cortex interna für Cypriniden eine bei Aufsicht auf das lebende Ei ganz ähnlich aussehende "Poren"-Platte ab, weist aber ausdrücklich darauf hin, daß er nicht entscheiden könne, ob es sich tatsächlich um Poren handelt.

Durch Verquellung werden die Abstände besonders in den äußeren Schichten größer. Ganz außen wird die lichtmikroskopisch erkennbare Struktur völlig aufgelöst, die äußerste Schicht besteht aus einer homogenen Masse. Als Abschluß ist eine Membran vorhanden. Sie entspricht der "membrane limitante" von STAHL & LERAY (1961) und ist wahrscheinlich nichts anderes als die primäre Oozytenmembran. Bei einigen Präparaten hebt sie sich (durch die Fixierung?) wellig von der Cortex ab. Da ihre Herkunft nicht eindeutig nachgewiesen werden kann, soll sie mit dem neutralen Ausdruck "Membrana limitans" benannt werden.

Beim laichreifen Ei ist die Cortex externa dicker als die Cortex interna. Der Follikel bleibt bis zur Laichzeit erhalten. Er reißt erst unmittelbar vor der Eiablage. In den Ausführgängen werden die Eier mit Schleim umhüllt, der im Seewasser erhärtet, die Eier zu Klumpen verklebt und eine tertiäre Eihülle (ANKEL 1933) bildet.

YAMAMOTO (1956) beschreibt für das Ei von Lampetra japonica einen ähnlichen Aufbau der Hülle aus zwei Schichten, die nur am animalen Pol gleich dick sind. Interessanterweise sind auch STERBA & FRANKE (1959) bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen an den Eiern des Buntbarsches Cichlasoma festivum zu dem Ergebnis gekommen, daß in den Stadien III und IV die Kortikalschicht aus zwei Zonen besteht: einer dickeren Innen- und einer dünneren Außenschicht. Wenn es auch nicht möglich ist, elektronenmikroskopische und lichtmikroskopische Strukturen direkt zu vergleichen, so bietet sich vielleicht doch ein Hinweis auf eine Grundkonstruktion, die bei den Eiern aller Teleosteer vorhanden ist und im Einzelfall verschiedene Ausgestaltung erfährt.

Normalerweise findet sich in jedem Ovar eine gewisse Menge degenerierender Oozyten. Werden die Agonus-Weibchen im Aquarium längere Zeit (4-6 Wochen vor der Eiablage) gehalten, dann steigt die Anzahl der Eizellen, die wieder abgebaut werden. Es handelt sich stets um Oozyten im Stadium IV, die also eigentlich abgelaicht werden sollten. Degenerierende Oozyten sind histologisch interessant gerade in bezug auf die Struktur der Eizellhüllen. Der Abbauvorgang setzt vor der oben geschilderten Verquellung ein. Die Säulenstrukturen der Rinde bleiben zunächst in radialen Reihen zusammenhängen, so daß die Cortex faserig aussieht. In dieser Phase unterliegt auch der Follikel bereits den Abbauvorgängen.

Bricht man die Hülle einer normal entwickelten Oozyte gewaltsam auf, so verläuft der Riß entlang der Kanten der Säulenstrukturen, in den Zwischenschichten auf einer Seite vorspringend, auf der anderen entsprechend zurücktretend, so daß die Bruchstelle insgesamt gesägt aussieht.

Das fertige Ei wird durch seine Hüllschichten ausgezeichnet geschützt. In einfacher Versuchsanordnung wurde die Belastbarkeit geprüft: erst unter einem Druck von 3-3,5 kp platzt das einzelne Ei. Diese Druckfestigkeit kommt den Eiern in flacheren, vom Seegang beeinflußten Wassertiefen zugute. Gelege, die auf dem Felswatt bei ausgeprägten Niedrigwasserständen trockenfallen oder die nach Stürmen mit den *Laminaria*-Rhizoiden auf das Trockene geworfen werden, sind noch lebensfähig, solange sie feucht bleiben. Gelegentlich werden die Eierballen von Silbermöwen gefressen. Man findet ab und zu die wieder ausgespieenen, unverdaulichen Klumpen, oft vermischt mit Fischwirbeln und Teilen von Krebsscheren. Die Eier sind dann ausgebleicht und durch Schrumpfung eingedellt.

Über den Stoffaustausch zwischen Ei und umgebendem Medium läßt sich vorerst noch nichts mit Gewißheit aussagen. Porenkanälchen sind in der Rinde des untersuchten Objektes nicht vorhanden. Müller (1854), BECHER (1928) und WICKLER (1956, 1957) haben auf Grund ihrer Befunde solche Kanäle beschrieben, neuerdings auch STERBA & Müller (1962) nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen an dem Zahnkarpfen Cynolebias belotti. Im Gegensatz dazu steht die ältere Auffassung von STERBA (1957 a, b), der damals besondere Brechungsverhältnisse für die Radiärstreifung verantwortlich machte. SPEK (1933) hatte bereits von der Stäbchenstruktur der Eirindenschichten gesprochen. Die beiden letztgenannten Auffassungen kommen unseren Befunden am nächsten.

Eine Einschränkung muß gemacht werden: in bestimmten Bereichen der Oozyte wird im letzten Entwicklungsstadium die äußere verquollene Schicht von Kanälchen durchsetzt. Diese Kanälchen dringen in Richtung der ersten Säulenzone nach innen vor,



Abb. 15: In die Verquellungszone einer laichreifen Oozyte vordringende Kanäle (5. 3. 63, Carnoy, Heidenhain). 1: Membrana limitans; 2: Kanäle; 3: Verquellungszone

erreichen sie aber nicht ganz. Möglicherweise können die Nährstoffe vom Follikel gut durch die Cortex diffundieren, und der Transport wird erst durch die kurz vor dem Laichen einsetzende Verquellung behindert, so daß dann ein Durchgang in Form der Kanäle geschaffen wird. Nach den bisherigen Beobachtungen liegen sie in Form einer Siebplatte in der Nähe des vegetativen Pols.

Die Lücken zwischen den Eiern eines Gelegeballens sind willkommener Schlupfwinkel für andere Organismen. Vor allem Harpacticiden, aber auch kleine Polychaeten sind anzutreffen. Die Eier werden schnell von Diatomeen überwachsen. Die ursprünglich orangegelbe Farbe der Eiballen wird schmutzig-bräunlichgrün. Es handelt sich um Diatomeen der Gattung *Surirella*¹. Sie setzen sich auf der Oberfläche fest, dringen aber auch in die oberen Verquellungsschichten der Rinden ein. Um die Diatomeen herum entsteht ein brauner Hof, wahrscheinlich aus Mangan. Dieser Aufwuchs ist normalerweise an allen älteren Gelegen zu finden und beeinträchtigt die Lebensfähigkeit der Eier nicht.

¹ Für die Bestimmung danke ich Herrn Prof. H. FISCHER, Bonn.

Eihüllen des Steinpickers



Abb. 16: Diatomeen der Gattung Surirella an der Oberfläche eines Eies von Agonus (Mai 1963, Alkohol, Phasenkontrast)

ZUSAMMENFASSUNG

- 1. Die Weibchen von Agonus cataphractus L. legen meist im März ihre Eier zwischen den Rhizoiden von Laminaria ab. Die Entwicklung bis zum Schlüpfen der Larve dauert etwa ein Jahr.
- 2. Die einzelnen Eier sind von einer festen Hülle umgeben, die von der Oozyte gebildet wird.
- 3. In den zur nächsten Laichperiode heranreifenden Oozyten wird bis zum November zunächst eine innere, mehrschichtige Rindenzone aufgebaut, anschließend eine dickere äußere.
- 4. Durchlaufende Kanälchen waren nicht nachzuweisen.
- 5. Die Eihülle besteht aus stark lichtbrechenden Säulenstrukturen, die in eine homogene Grundmasse eingelagert sind.
- 6. Die Eier werden durch im Seewasser erhärtenden Schleim untereinander zusammengehalten und zwischen den Rhizoiden befestigt.

ZITIERTE LITERATUR

ANKEL, W. E., 1933. Ei und Eibildung. Handwb. Naturw. 3, 7.

- ARNDT, E. A., 1956. Histologische und histochemische Untersuchungen über die Oogenese und bipolare Differenzierung von Süßwasser-Teleosteern. Protoplasma 47, 1–36.
- 1960a. Über die Rindenvakuolen der Teleosteeroozyten. Z. Zellforsch. 51, 209-224.
- 1960b. Untersuchungen über die Eihüllen von Cypriniden. Z. Zellforsch. 52, 315-327.
- BECHER, H., 1928. Beiträge zur feineren Struktur der Zona radiata des Knochenfischeies und über ein durch die Struktur der Eihülle bedingtes optisches Phänomen. Z. mikr. anat. Forsch. 13, 591-624.
- CHAUDHRY, H. S., 1956. The origin and structure of the zona pellucida in the ovarian eggs of teleosts. Z. Zellforsch. 43, 478-485.
- DARLINGTON, C. D. & LACOUR, L. F., 1962. The handling of chromosomes. 4. Aufl., Allen & Unwin Ltd., London, 263 pp.
- EHRENBAUM, E., 1904. Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. III. Fische mit festsitzenden Eiern. Helgol. Wiss. Meeresunters. 6, 127-200.

- EIMER, T., 1872. Untersuchungen über die Eier der Reptilien. II. Zugleich Beobachtungen am Fisch- und Vogelei. Arch. mikr. Anat. 8.
- GÖTTING, K. J., 1961. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteern. Helgol. Wiss. Meeresunters. 8, 1-41.
- His, W., 1873. Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. F. C. W. Vogel, Leipzig.
- KORSCHELT & HEIDER, 1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. 1. und 2. Aufl., Fischer, Jena, 750 pp.
- KRAUSE, R., 1921. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen. W. de Gruyter & Co., Berlin-Leipzig, 906 pp.
- Müller, J., 1854. Über zahlreiche Porenkanälchen in der Eikapsel der Fische. Müllers Arch. Anat. Physiol. 21, 186 ff.
- RETZIUS, M. G., 1912. Zur Kenntnis der Hüllen und besonders des Follikelepithels an den Eiern der Wirbeltiere. I. Bei den Fischen. Biol. Unters. N. F. 17, 3-29.
- ROMEIS, B., 1948. Mikroskopische Technik. 15. Aufl. R. Oldenbourg, München, 695 pp.
- SIESS, M. & SEYBOLD, G., 1956/58. Das Imprägnierungsverfahren der Autoradiographie von Gewebeschnitten. Z. wiss. Mikrosk. 63, 156–170.
- SEMMENS, C. J. & BHADURI, P. N., 1941. Staining the nucleolus. Stain Tech. 16, 119-120.
- SPEK, J., 1933. Die bipolare Differenzierung des Protoplasmas des Teleosteer-Eies und ihre Entstehung. Protoplasma 18, 497-545.
- STAHL, A. & LERAY, C., 1961. L'ovogenèse chez les poissons téléostéens. I. Origine et signification de la Zona radiata et de ses annexes. Arch. Anat. micr. Morph. exp. 50, 251–268.
- STERBA, G., 1957a. Über die Struktur der Eihüllen bei einigen Knochenfischen. Naturwissenschaften 44, 187.
- 1957b. Zur Differenzierung der Eihüllen bei Knochenfischen. Z. Zellforsch. 46, 717-728.
- 1958. Die Eihüllen des Schmerleneies (Nemachilus barbatula L.). Z. mikr. anat. Forsch. 63, 581–588.
- STERBA, G. & FRANKE, H., 1959. Zur elektronenmikroskopischen Struktur der Corticalmembran der Knochenfischeier. Naturwissenschaften 46, 93.
- STERBA, G. & MÜLLER, H., 1962. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über Bildung und Struktur der Eihüllen bei Knochenfischen. I. Die Hüllen junger Oozyten von Cynolebias belotti Steindachner (Cyprinodontidae). Zool. Jb. Anat. 80, 65-80.
- STÖHR, P., 1919. Lehrbuch der Histologie. 18. Aufl. Fischer, Jena, 516 pp.
- WICKLER, W., 1956. Der Haftapparat einiger Cichliden-Eier. Z. Zellforsch. 45, 304-327.
- 1957. Das Ei von Blennius fluviatilis Asso (= B. vulgaris). Z. Zellforsch. 45, 641-648.
- YAMAMOTO, T. S., 1956. Digestion of egg envelopes and their chemical properties of the lamprey's egg, Lampetra japonica. J. Fac. Sci. Hokkaido (6) 12, 273-281.