

Fortpflanzung und Oocyten-Entwicklung bei der Aalmutter (*Zoarces viviparus*) (Pisces, Osteichthyes)*

K. J. GÖTTING

*I. Zoologisches Institut der Justus-Liebig-Universität;
Gießen, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Reproduction and oocyte-development in *Zoarces viviparus* (Pisces, Osteichthyes). The oocytes of *Zoarces viviparus* L., obtained from south-eastern parts of the North Sea (Helgoland, Sylt), undergo four cytological stages. They are ready for fertilization in July–August. In the ovaries of gravid females, embryos appear in September. The number of embryos depends mainly on the female body length. During oogenesis the ripening oocytes and the adjacent cell layers are transferred into the lumen of the ovary. Each of the ripening eggs is fixed to the germ epithelium by a funiculus and an adhering region. A cleft filled with liquor originates in the theca folliculi. The oocyte and its surrounding layers are embedded in this liquor. The layers are the same as in oviparous fishes: cortex radiatus internus and externus, follicle epithelium, basal lamina and theca folliculi. The main difference is the smaller thickness of the cortical layers in *Zoarces* oocytes. Another difference is the higher grade of vascularization in the connective tissue of the follicle. Both features are adaptations characteristic to ovoviviparity. The duration of development and the possible function of the follicle layers are discussed.

EINLEITUNG

Die Aalmutter (*Zoarces viviparus* L.) nimmt hinsichtlich ihrer Fortpflanzungsbiologie unter den Teleostern der deutschen Meeresküsten eine Sonderstellung ein: Sie bringt lebende Junge hervor. Darüber liegt ein erster Bericht bereits aus dem Jahre 1624 vor (SCHOENEVELDE, zitiert nach STUHLMANN, 1887), auf den sich spätere Ichthyologen weitgehend stützen. Weiterführende Beobachtungen stammen von FORCHHAMMER (1819), RATHKE (1833) und MCINTOSH (1885). Die bisher ausführlichste Arbeit hat STUHLMANN (1887) vorgelegt. In neuerer Zeit finden sich Hinweise zu Besonderheiten der Oocyten-Konstruktion bei GÖTTING (1970, 1974).

Im Zusammenhang mit früheren Beobachtungen an Poeciliiden (ERHARDT & GÖTTING, 1970; WEGMANN & GÖTTING, 1971) schien es interessant, die Oogenese von *Z. viviparus* zu untersuchen. Die sich aus dem Vergleich ergebenden Konsequenzen für die Abgrenzung der Begriffe „Oviparie“, „Ovoviviparie“ und „Viviparie“ sollen in einer späteren Arbeit ausführlicher behandelt werden. Hier wird zunächst über die all-

* Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

gemeinen sowie die histologischen und cytologischen Befunde berichtet, welche die Sonderstellung von *Z. viviparus* gegenüber oviparen Teleosteern bis in den feinstrukturellen Bereich hinein bestätigen.

MATERIAL UND METHODE

Die Untersuchungen wurden zu einem großen Teil an frischgefangenen Exemplaren auf Helgoland und Sylt durchgeführt. Ein Teil der Fische aus der Umgebung von Sylt lebte für einige Wochen im Aquarium des I. Zoologischen Instituts in Gießen, bevor die Gonaden extirpiert wurden.

Die lichtmikroskopisch-histologische Verarbeitung erfolgte nach den üblichen Methoden über die Herstellung von Paraffinschnitten (Fixierung: Gemisch nach Bouin, Färbung: Haemalaun-Eosin und Haematoxylin nach Delafield). Für die Herstellung von Semi- und Ultradünnschnitten wurde in Glutaraldehyd (2,5 %) und/oder Osmium-Gemisch nach WOHLFARTH-BOTTERMANN fixiert und über die Acetonreihe (mit Phosphorwolframsäure- und Uranylacetat-Kontrastierung) in Vestopal W eingeschlossen. Die Schnitte wurden an Ultramikrotomen von Leitz, LKB und Reichert angefertigt und in einem Philips EM 300 untersucht. Für die Anfärbung von Semidünnschnitten (ca. 0,5 μm) hat sich eine 0,5prozentige wässrige Lösung von Toluidinblau unter Zusatz von 0,1 % Borax bewährt. Die filtrierte Farblösung wirkte für 1–3 min bei 70° C auf die Schnitte ein.

BEFUNDE

Allgemeines zur Fortpflanzungsbiologie

In der Zeit von 1964 bis 1975, in der das Material für die vorliegende Arbeit zusammengetragen wurde, konnten *Zoarces*-♀♀ bis zu 33 cm Gesamtlänge gefangen werden (durchschnittliche Länge: 23 cm). Die Geschlechter sind äußerlich nicht zu unterscheiden. Nur hochschwangere ♀♀ sind an ihrem aufgetriebenen Leib kenntlich. ♂♂ haben oft mehr Guanophoren an den Körperseiten und ein weniger ausgeprägtes dunkles Zeichnungsmuster. Diese Merkmale sind jedoch nicht eindeutig. Aus dem Reifungszustand von Spermatozoen und Oocyten ist zu schließen, daß die Paarung etwa im August stattfindet. Darauf weisen auch die dann bei beiden Geschlechtern anschwellenden Genitalpapillen hin. Die ♀ Genitalpapille bleibt als deutlicher Kegelstumpf sichtbar. An ihrem schleimig-rötlichen Aussehen läßt sich erkennen, daß bereits Junge abgesetzt worden sind. Das ist von Januar bis März der Fall. Die Oocyten reifen bei freilebenden Tieren bis Ende Juli so weit, daß sie befruchtungsfähig sind. Die (nicht beobachtete) Kopulation und die anschließende Befruchtung der Eizellen müssen im August stattfinden, da im September bereits Embryonen nachweisbar sind, die sich rasch entwickeln (Tabelle 1). Anfang Oktober erreichen sie im Durchschnitt ca. 23 mm Gesamtlänge, Mitte November sind sie etwa 27 mm lang. Am Ende ihres Embryonallebens messen sie bis 58 mm (Tab. 2).

Tabelle 1

Zusammenstellung der zwischen Oktober und März gefangenen ♀♀ von *Zoarces viviparus*. Der Hinweis „Aquarium“ in der rechten Spalte bedeutet, daß die Tiere nach dem Fang mehrere Wochen im Aquarium des Tierhauses (Gießen) bei ca. 16° C gehältert worden sind

Prot.-Nr.	Totallänge (cm)	Fangdatum	lebende Embryonen	tote Embryonen	Embryonen insgesamt	Bemerkungen
107	?	1. 10. 1968	30	—	30	
108	18	14. 11. 1968	22	14	36	
117	17	19. 12. 1968	12	12	24	Aquarium
118	21	3. 2. 1969	—	59	59	Aquarium
—	17	3. 2. 1969	—	26	26	Aquarium
119	18	4. 3. 1969	—	45	45	Aquarium
355	28	18. 3. 1975	—	—	—	
356	25	18. 3. 1975	—	—	—	
357	33	24. 3. 1975	105	—	105	
358	30	24. 3. 1975	59	—	59	
359	30	24. 3. 1975	58	—	58	
359a	25	24. 3. 1975	48	—	48	

Tabelle 2

Mittlere Körperlänge der Embryonen von *Zoarces viviparus*. Erläuterung: \bar{l} mittlere Länge (in mm) von 20 (357–359a) bzw. 30 (107) Embryonen, \bar{L} mittlere Länge geburtsreifer Embryonen aus 4 *Zoarces*-♀♀, s^2 , S^2 zugehörige Streuungen

Prot.-Nr.	Fangzeit	\bar{l}	s^2	\bar{L}	S^2
107	Oktober	23,1	1,26		
357	März	51,8	2,83		
358	März	54,5	1,94	54,4	4,86
359	März	57,9	1,08		
359a	März	53,7	1,59		

Die Beziehungen zwischen der Totallänge des Muttertieres und der Anzahl der Embryonen sind aus dem Diagramm (Abb. 1) ersichtlich. Die geringe Anzahl von 17 Wertepaaren zeigt bereits deutlich die Abhängigkeit der Fruchtbarkeit von der Länge des *Zoarces*-♀. Es gelten hier also ähnliche Beziehungen, wie sie bei zahlreichen oviparen Fischen nachgewiesen sind. Bezeichnet man die Länge des Muttertieres mit x , die Anzahl der Embryonen mit y , so läßt sich aus den gegebenen Werten die folgende Regressionsgleichung ermitteln (zur Berechnungsmethode vgl. LINDER, 1951):

$$y = 60,38 - 8,31 x + 0,38 x^2,$$

die für Werte von $x = 17$ bis $x = 40$ gilt. Ferner ist die Bestimmtheit $B = 0,84$, das heißt $r = 0,92$.

Das bedeutet, daß die Erhöhung der Embryonenzahl sich zu 84 % aus der Zunahme der Körperlänge des Muttertieres erklären läßt. Der verbleibende Rest ist wahrscheinlich bedingt durch den Ernährungszustand sowie durch weitere, im einzelnen nicht bekannte Faktoren.

Der Zeitpunkt der Geburt ist sehr unterschiedlich. Die intraovariellen Embryonen sind Mitte Dezember bereits beweglich, aber noch nicht lebensfähig. Andererseits sind

hochträchtige ♀♀ bei Helgoland noch in der zweiten Märzhälfte anzutreffen. Einige haben dann offensichtlich bereits einen Teil der Jungen abgesetzt. Der Schock beim Einfangen ist Anlaß für die Geburt weiterer Jungfische. Gleichzeitig findet man ♀♀, die alle Jungen geboren haben, und es ist aus dem Zustand des Ovars und der Genitalpapille dieser Tiere zu schließen, daß die Geburt erst kürzlich erfolgt sein muß. Bedenkt man ferner, daß die Embryonen in einem Ovar unterschiedlich weit entwickelt sind, so ist zu folgern, daß sich die Geburt aller Jungen eines ♀ über einige Wochen hinzieht.

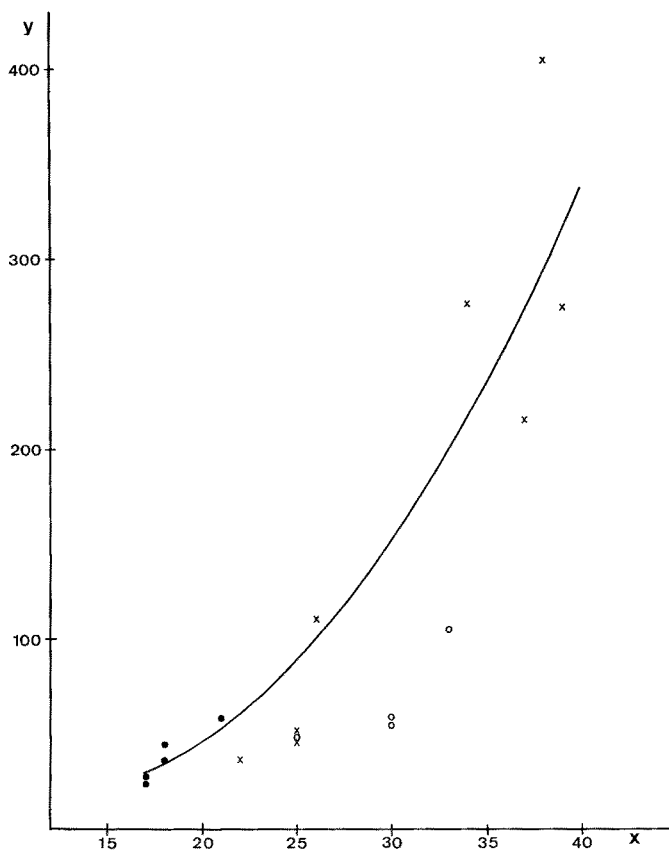


Abb. 1: Beziehungen zwischen der Körperlänge (x; in cm) des Muttertieres und der Anzahl (y) der Embryonen von *Zoarces viviparus*. Kreise: nach eigenen Messungen und Zählungen (weiße Kreise: Angabe unsicher, da wahrscheinlich ein Teil der Jungtiere bereits früher geboren wurde); Kreuze: Angaben nach STUHLMANN

Lichtmikroskopische Befunde

Die Entwicklung der Oocyten von *Zoarces viviparus* stimmt in den Grundzügen mit der bei oviparen Fischen überein. Es gibt daneben eine Reihe von Abweichungen

und charakteristischen Bildungen, die im Zusammenhang mit der Ovoviviparie zu verstehen sind.

Die Oogonien und die jungen Oocyten liegen zunächst eingebettet in das Keimepithel und das zugeordnete Bindegewebe. Bei nulliparen ♀♀ ist das intraovariale Gewebe ohne größere Hohlräume. Solche flüssigkeitserfüllten Hohlräume, oft mit Gewebsresten, finden sich bei ♀♀, die bereits geboren haben, und sie ragen weit in das Ovarlumen hinein. Sie werden vom Keimepithel umzogen. Infolgedessen liegen in der Wand der Hohlräume oft Oogonien und jüngste Oocyten-Stadien, die der Wand ein perlschnurartiges Aussehen geben.

Die Oogenese läßt sich – wie bei anderen marinen Teleostern – in vier Stadien einteilen. Im folgenden werden nur die Besonderheiten in der Entwicklung der *Zoarces*-Oocyten beschrieben. Im Stadium II ist die Volumenzunahme so fortgeschritten, daß die Oocyte das intraovariale Epithel in das Lumen des Ovars vorwölbt. Dieser Vorgang der Oocyten-Protrusion setzt sich während der weiteren Reifung fort: Die reifende Oocyte wird immer weiter in das Ovarlumen hineinverlagert. Sie bleibt dabei umgeben vom Follikelgewebe und vom Epithel. Im Follikelgewebe entsteht im Stadium III ein flüssigkeitserfüllter Hohlraum, in dem die Oocyte liegt. Sie bleibt mit dem Epithel an einer „Haftzone“ verbunden, die subapical liegt. Die Oocyte mit dem umschließenden Gewebe und dem Hohlraum wird im Verlaufe des weiteren Wachstums so in das Ovarlumen verlagert, daß sie nur durch einen stielartigen Gewebsstrang (im folgenden „Funiculus“ genannt) mit der Innenwand des Ovars verbunden bleibt.

Eine Besonderheit des *Zoarces*-Ovars ist die ungewöhnlich starke Vascularisation. Zahlreiche Gefäße durchziehen die Keimfalten und umgeben die Oocyten. Ihre kapillaren Ausläufer treten bis an die Basalmembran heran, die das Follikelepithel von der bindegewebigen Theca folliculi trennt. Die Kapillaren erreichen dort minimale Weiten, die etwas größer sind als der Durchmesser der Blutkörperchen. Mit der Bildung der oocytentragenden Protuberanzen wachsen die Gefäße und halten weiter engen Kontakt zur Eizelle. Die Kapillaren verlaufen sowohl in der bindegewebigen Theca, die die Oocyte unmittelbar umgibt, als auch in der von dieser durch den oben erwähnten Hohlraum deutlich abgesetzten Außenwand der Protuberanz. Der Funiculus wird von mehreren Gefäßen durchzogen, die ihm ein nabelstrangähnliches Aussehen geben.

Das Oozytoplasma zeigt bereits im Stadium II eine deutliche Schichtung. Dabei ist das juxtanucleäre Cytoplasma ausgeprägter basophil als das periphere. An der Grenze beider Schichten treten die ersten Vakuolen auf, deren Anzahl sich durch das Stadium III hindurch erhöht, bis schließlich die Oocyte – abgesehen von einem peripheren Saum homogenen Plasmas – dicht mit Vakuolen angefüllt ist. Zu Beginn des Stadiums IV dringen die Vakuolen bis zur Oocytenmembran vor. Es lassen sich dann drei Zonen unterscheiden: um den Kern herum zunächst eine Zone großer Fettvakuolen, dann eine mittlere Zone aus Fettvakuolen mit zahlreichen kleineren Eiweißdotterschollen und ganz außen eine Zone kleinerer Vakuolen, die Fette und/oder Lipide enthalten.

Das Problem der Entstehung und des Baues der Hüllschichten um die Oocyte ist lichtmikroskopisch nicht zu lösen. Es ist hier daher nur darauf hinzuweisen, daß Corticalschichten vom Stadium II an zu beobachten sind und daß sie sich zwar zunehmend verdicken, aber nicht in dem Maße, wie das bei demersalen Eiern oviparer Teleostee der Fall ist.

Die dottererfüllte Oocyte des Stadiums IV bleibt bis zur Ovulation in der Protuberanz. Bis zum Juli haben die Außenwand und die der Oocyte anliegende Innenwand der Protuberanz infolge der ausgeprägten Vascularisation ein spongiöses Aussehen. Der Aspekt der Eizelle ändert sich nicht mehr. Im August – also kurz vor der Ovulation – verschmälert sich die Außenwand der Protuberanz, und die Gefäße werden stark zurückgebildet. Nach der Ovulation sind im Ovarlumen Eizellen zu finden, die auf ihrer Oberfläche noch die Reste der Innenwand der Protuberanz tragen. Die ihres Inhalts entleerten Protuberanzen werden zunächst zu „Zotten“ reduziert und bis zur nächsten Fortpflanzungsperiode ganz zurückgebildet.

Elektronenmikroskopische Befunde

Die junge Oocyte des Stadiums I ist sehr eng mit den Follikelepithelzellen verbunden. Im gleichen Maße, in dem sich der perioocytäre Interzellularraum verbreitert, verlängern sich die Mikrovilli der Oocyte und der Follikelepithelzellen. Sie bilden eine netzartige „Aufhängevorrichtung“ für die im perioocytären Liquor schwimmende Eizelle. Deren Oberfläche weist zahlreiche Eintiefungen auf, die sich erst beim Übergang zum Stadium II glätten.

Die Zellen des Follikelepithels bilden ein dichtes Lager. Sie sind eng ineinander verzahnt und durch nur schmale Interzellularräume konstanter Weite voneinander getrennt. Während sie apical (d. h. der Oocyte zugewandt) den schon erwähnten Mikrovillibesatz tragen, findet sich basal ein ausgeprägtes Labyrinth. Dieses grenzt unmittelbar an die Basalmembran (Basallamelle, Basallamina), die schon in diesem Stadium bis zu 20 Schichten aufweist. Nach außen folgen die Theca folliculi und weitere Bindegewebsschichten, in die zahlreiche Kapillaren sowie Kollagenfibrillen und vereinzelt Chondrocyten eingelagert sind. Ein Epithel schließt den Follikel gegen das Ovarlumen ab.

Die schon lichtmikroskopisch aufgefallene, ungewöhnlich starke Vascularisation des Follikels wird auch im Elektronenmikroskop deutlich. Von der Basalmembran bis zum Außenepithel ist das Bindegewebe durchzogen von zahlreichen Kapillaren, deren Lumina auf dem Querschnitt etwa ein Drittel der Gesamtfläche ausmachen. Außerdem wird bereits im Stadium I im Bindegewebe ein Spaltraum sichtbar, der die Theca mit einer angrenzenden Schicht Bindegewebe von dem weiter außen liegenden Bindegewebe mit dem Epithel trennt. Aus dem Spaltraum geht während der weiteren Entwicklung der oben erwähnte flüssigkeitserfüllte Hohlraum hervor, in dem die Oocyte samt Follikelepithel, Basalmembran und Bindegewebshülle freischwimmend gelagert ist, nur in der Haftzone mit der bindegewebigen Außenwand der Protuberanz und durch den Funiculus mit dem Keimepithel verbunden.

Die Bildung der Corticalschichten der Eizelle setzt im Stadium II ein (etwa im Juli). In den Krypten zwischen den Mikrovilli wird eine elektronendichte, homogene Substanz eingelagert. Diese differenziert sich in eine äußere, hellere und eine innere, dunklere Schicht: den Cortex radiatus externus und die Außenlage des Cortex radiatus internus. Radial werden beide Schichten von den Mikrovilli durchzogen, für die der benötigte Raum von vornherein ausgespart bleibt. Der Cortex radiatus internus wird

nach innen (etwa ab November) durch Bündelstrukturen verstärkt, die ebenfalls außerhalb der Oocytenmembran angelegt werden. Die Gesamtbreite des Cortex nimmt während der Wintermonate ziemlich stetig zu und erreicht im Mai/Juni des folgenden Jahres ihr Maximum von ungefähr $2,8 \mu\text{m}$ (Abb. 2).

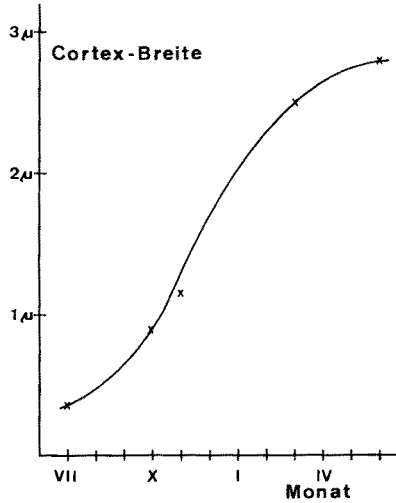


Abb. 2: Zunahme der Cortex-Breite mit fortschreitendem Wachstum der Oocyte im Jahreslauf

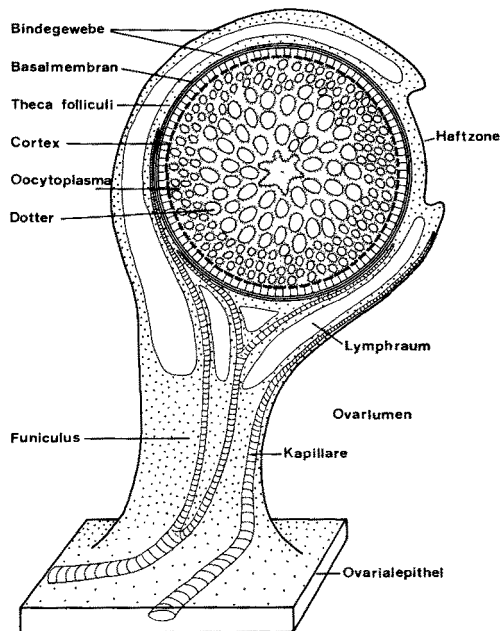


Abb. 3: Schematische, nicht maßstabgerechte Darstellung der Protuberanz mit Oocyte



Abb. 4: Lichtmikroskopische Aufnahmen von Paraffin- (a, b, d) und Semidünnschnitten (c). (a) Eine heranreifende Oocyte (Stadium II) wölbt das Keimepithel in das Ovarlumen vor. Das Bindegewebe enthält zahlreiche Kapillaren. (b) Ausschnitt einer dottererfüllten Oocyte und des zugehörigen Follikels. (c) Peripheres Oocytoplasma und Follikel. (d) Kapillaren im Bindegewebe des Follikels

Die Verbindung zwischen der Oocyte und dem Follikelepithel wird bis zu dieser Zeit durch die Mikrovilli aufrechterhalten. Das Cytoplasma in den Oocyten-Mikrovilli ist feingranulär und entspricht damit der Beschaffenheit des peripheren Eizell-Plasmas, das als schmaler Saum an die Oocytenmembran grenzt. Nach innen folgt eine Plasmazone mit zahlreichen Lipiddottertropfen und Komplexdotterschollen, während im juxtenuclären Bereich der Fettdotter dominiert. Der Nucleus behält während der Oocyten-Reifung seine zentrale bis nahezu zentrale Position.

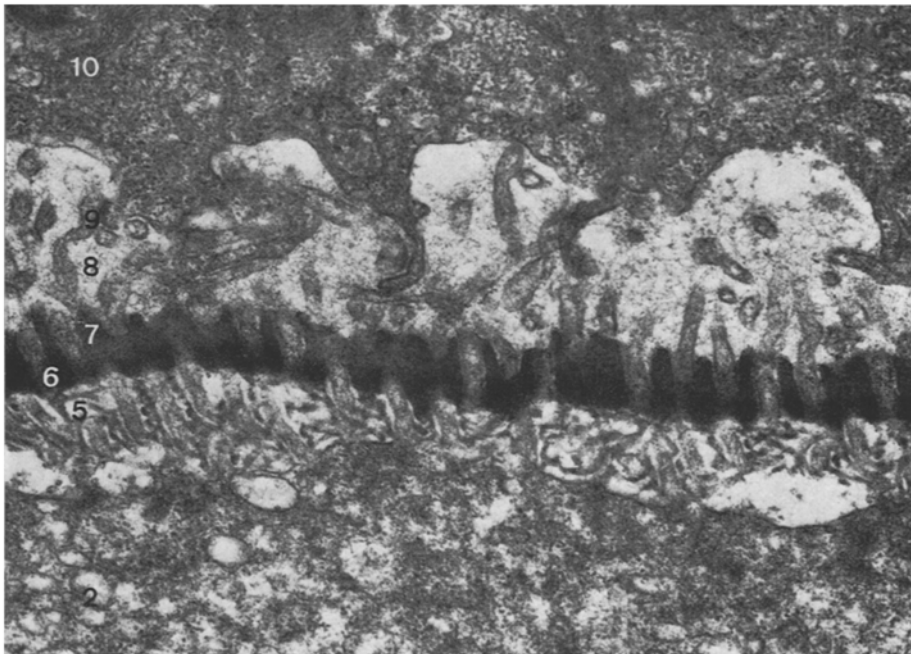


Abb. 5: Schnitt durch den peripheren Teil einer Oocyte (Stadium II) und die apicale Region der Follikelepithelzellen. Der Cortex weist bereits die charakteristische Dreischichtung auf. (27 700 : 1)

Erläuterung der Abbildungshinweise: 1 Oocyten-Kern, 2 Oocytoplasma, 3 Oocytenmembran, 4 Cortex, 5 Bündelstrukturen des Cortex radiatus internus, 6 homogene Schicht des Cortex radiatus internus, 7 Cortex radiatus externus, 8 perioocytärer Interzellularraum, 9 Mikrovilli, 10 Follikelepithelzelle, 11 Basalmembran, 12 Theca folliculi, 13 Innenwand der Protuberanz, 14 Lymphraum, 15 Außenwand der Protuberanz, 16 Endothel einer Kapillare, 17 Leucocyte, 18 Erythrocyte, 19 Dotter

Die Follikelepithelzellen enthalten während des Oocyten-Wachstums und des Cortex-Aufbaues zahlreiche Mitochondrien. Diese sind stark gewunden und vor allem im apicalen Teil der Zelle lokalisiert – also in unmittelbarer Nachbarschaft der zur Eizelle ziehenden Mikrovilli. Lateral sind die Epithelzellen durch Fältelungen und Einbuchtungen ihrer Membranen sowie durch Kontaktstrukturen miteinander verbunden, in die wohlentwickelte Tonofilamente einstrahlen. Die vorher deutlich als getrennt

wahrnehmbaren Schichten der Basalmembran verbinden sich während des Oocytenwachstums zu einer netzartig verflochtenen, diffusen Gesamtstruktur.

Bei Fischen, die einige Wochen oder Monate im Aquarium gehalten wurden, entwickeln sich im Ovar gramnegative Bakterien. Diese dringen bis an die Basalmembran vor. Es konnte jedoch in keinem Fall festgestellt werden, daß sie die Basalmembran durchdrungen hätten.

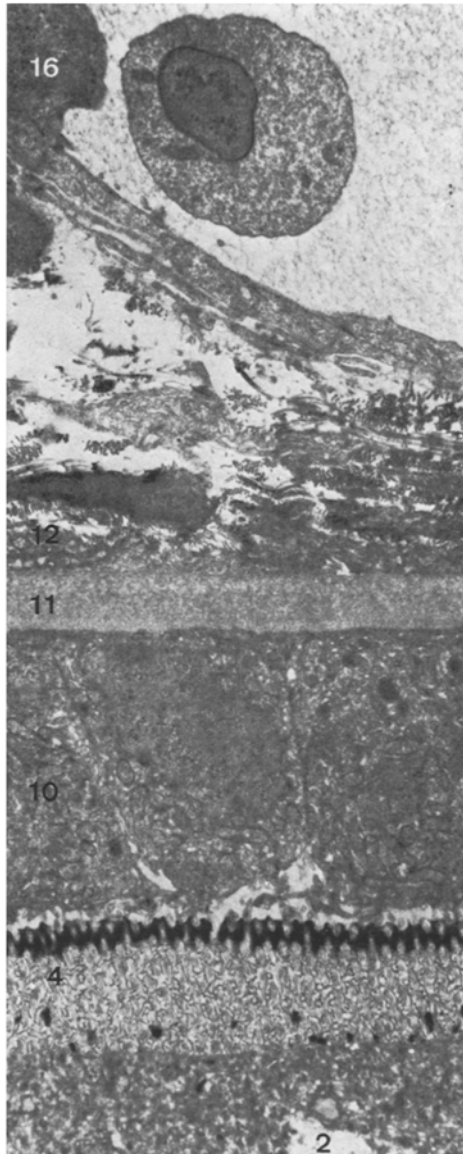


Abb. 6: Subtangentialer Schnitt durch den peripheren Teil einer Oocyte mit Corticalsichten, Follikel und Bindegewebe mit Kapillare. (6300 : 1)

Das außerhalb der Basalmembran liegende Bindegewebe, welches die die Oocyte einschließende Wand („Innenwand“) und die Außenwand der Protuberanz bildet, wird zunehmend spongiös. Das ist bedingt einmal durch die reiche Gefäßversorgung, zum anderen durch zahlreiche lymphatische Räume, die in das Gewebe eingelagert sind.

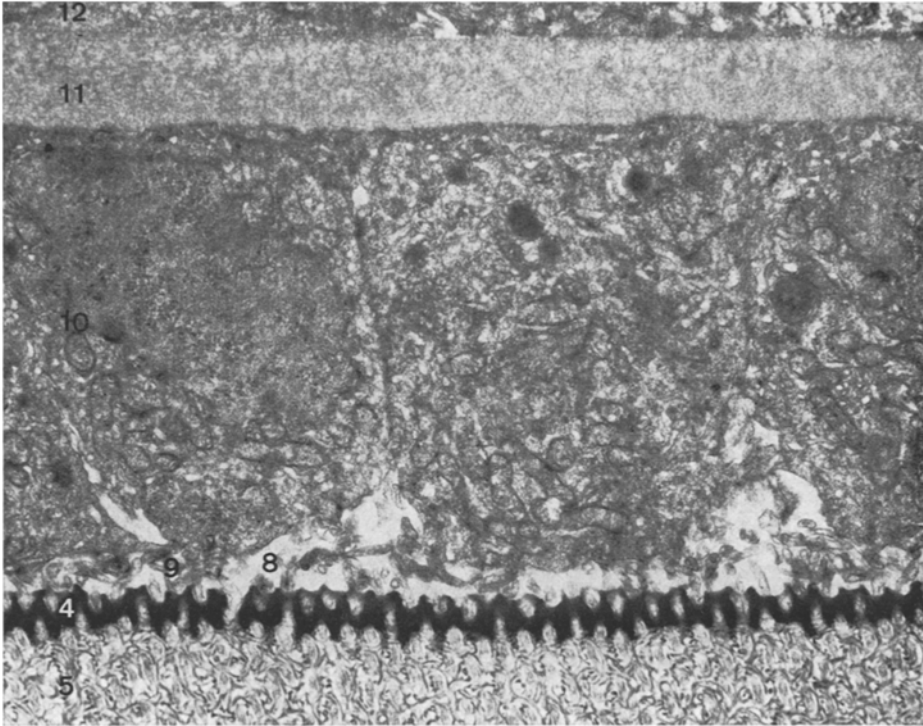


Abb. 7: Follikel­epithel, begrenzt von der Basalmembran (oben) und dem Cortex der Oocyte (unten). Im apicalen Teil der Follikel­epithel­zellen zahlreiche Mitochondrien; perioocytärer Interzellularraum mit Mikrovilli (subtangentialer Schnitt). (11 000 : 1)

Der mehrfach erwähnte große Lymphraum entsteht primär durch sich erweiternde Interzellularspalten, wird später aber durch die Reduktion der zellulären Wände um die kleinen Lymphräume vergrößert, die auf diese Weise mit ihm verschmelzen. Das Lumen des Lymphraumes wird von einem Endothel ausgekleidet, dessen Zellen durch eine einfache Basalmembran vom Bindegewebe getrennt sind. Im Vergleich mit den die Protuberanz gegen das Ovarlumen abgrenzenden Epithelzellen sind die Endothelzellen flacher und überlappen sich stärker. In der Granulation und dem elektronenmikroskopischen Kontrast stimmen beide Zelltypen überein. Während in den Endothelzellen glattes Endoplasmatisches Reticulum, Golgi-Systeme und vor allem Mitochondrien auffallen, sind für die Epithelzellen größere Vesikeln, multivesiculäre Körper und besonders Ergastoplasma charakteristisch.

Die Kapillaren sind bis in ihre feinsten Verzweigungen von einem vollständigen Endothel ausgekleidet. Die Breite der Kapillarwand kann sehr gering sein, weniger als $0,1 \mu\text{m}$. Manchmal sind es nur zwei Zellen, die das Kapillarlumen umfassen. Das dominierende Strukturelement in ihrem Cytoplasma sind Vesikeln, dagegen sind nur wenige Mitochondrien nachzuweisen. Die Erythrocyten enthalten ein wegen des natürlichen Eisengehaltes kontrastreiches Plasma, in dem sich der Nucleus deutlich abhebt. Sie sind auf dem Querschnitt langgestreckt-oval. Die Leukocyten erscheinen dagegen nahezu rund. Ihr Cytoplasma enthält viele Mitochondrien und Vesikeln sowie Ergastoplasma und größere, membranumhüllte Granula.

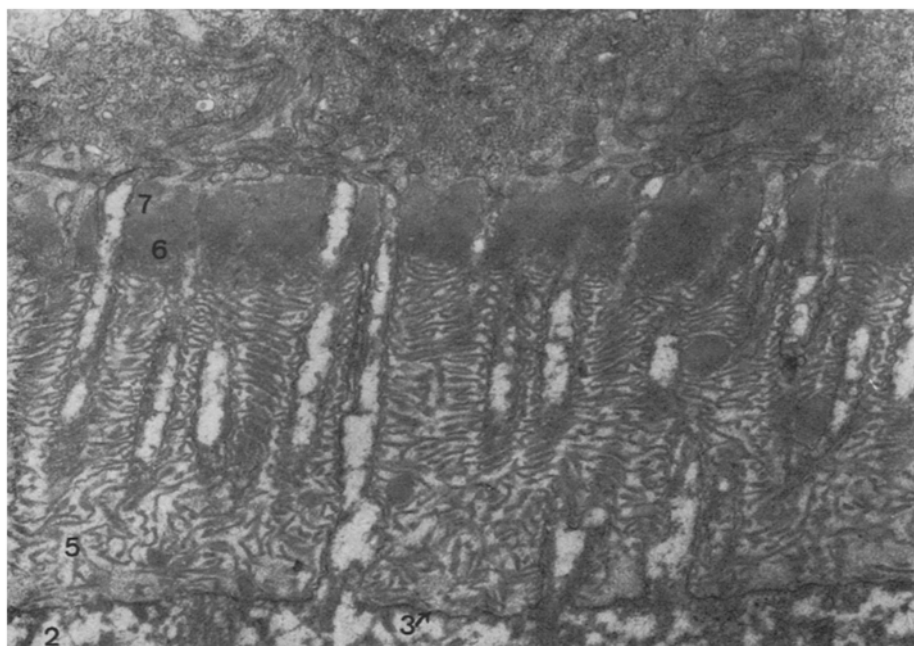


Abb. 8: Radialer Schnitt durch den vollentwickelten Cortex mit Porenkanälen einer reifenden Oocyte. (20 000 : 1)

Das Endothel der Kapillare wird von einer Basalmembran umgeben und diese wiederum von kollagenhaltigem Bindegewebe. Die Kollagenfibrillen sind oft in der charakteristischen, in benachbarten Lagen um etwa 90° versetzten Anordnung zu finden (Abb. 12).

DISKUSSION

Die Konstruktion des Follikels von *Zoarces viviparus* entspricht bis in zahlreiche Einzelheiten hinein den Verhältnissen, wie sie bei anderen, oviparen Fischen beobachtet wurden (GÖTTING, 1970). Das gilt insbesondere auch für die Anlage und die Anzahl der Corticalsichten, des Follikel epithels, der Basalmembran und der Theca. Im Ver-

gleich zu den demersalen Eiern zum Beispiel von *Agonus cataphractus* bleibt die Dicke der Schichten mit $2,8 \mu\text{m}$ jedoch wesentlich geringer (sie beträgt bei *Agonus*-Oocyten gleichen Entwicklungsstadiums $60\text{--}70 \mu\text{m}$; vgl. GÖTTING, 1964). Diese schmale Schutzhülle ist offenbar ausreichend, da die Oocyten sich über die Befruchtung hinaus im Ovar entwickeln. Die geringe Schichtdicke dürfte den Stofftransport zwischen Oocyte bzw. Embryo und maternalem Gewebe sicher wesentlich erleichtern. Dennoch fällt die

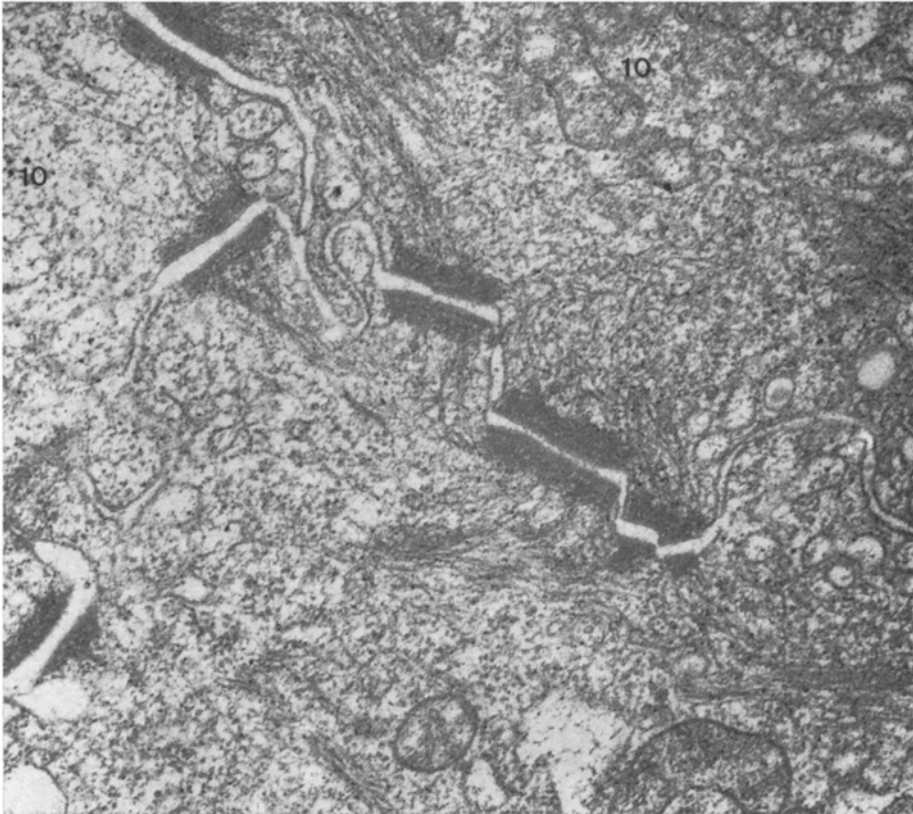


Abb. 9: Folliklepithelzellen mit Kontaktstrukturen, in die Tonofilamente einstrahlen.
(42 300 : 1)

lange Entwicklungsdauer der *Zoarces*-Oocyten auf. Etwa im Juli kündigt sich durch den Übergang in das Stadium II an, daß die Oocyte den Pool der Reserve-Oocyten verläßt und heranreifen wird. Erst im Juni des nächsten Jahres erreicht sie ihre endgültige Größe. Es sind dann zwar keine weiteren cytologischen Veränderungen mehr wahrzunehmen, doch braucht sie zum Erreichen der Befruchtungsreife weitere zwei Monate. Demgegenüber reifen die *Agonus*-Oocyten wesentlich schneller heran: Im September lösen sich die reifenden Eizellen aus dem Reservebestand und werden von Januar bis April des folgenden Jahres abgelegt. Ein Ausgleich ergibt sich dann während



Abb. 10: Kapillare im Bindegewebe des Follikels mit geschlossenem Endothel und Erythrocyte.
(13 500 : 1)

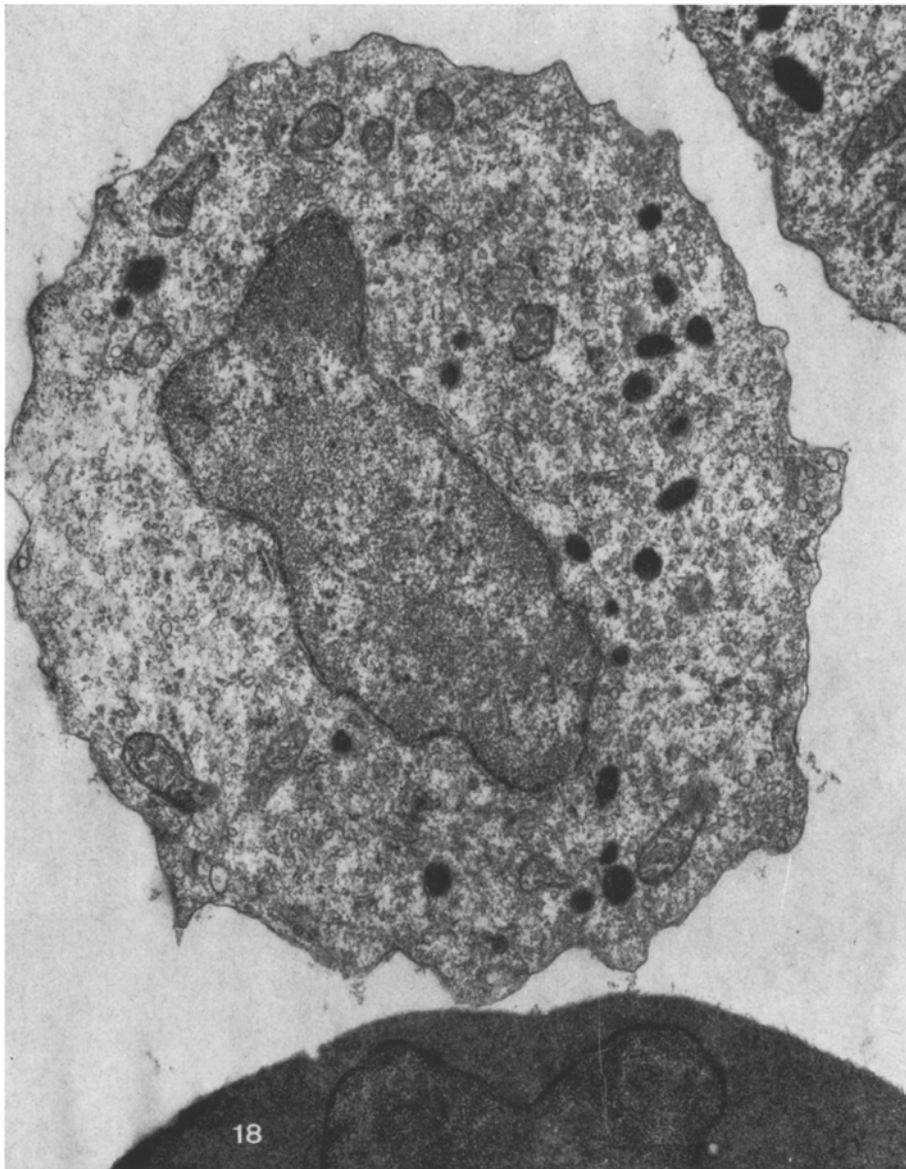


Abb. 11: Leukocyte mit Mitochondrien, Vesikeln und umhüllten Granula. (17 300 : 1)

der Embryonalentwicklung. Nach der wahrscheinlich im August erfolgenden Befruchtung bei *Zoarces* werden die Jungtiere im Januar bis März geboren. Die *Agonus*-Eier brauchen bis zum Schlüpfen der Jungfische ein knappes Jahr. Das bedeutet, daß vom Beginn der Oocyten-Reifung bis zum Freiwerden der Jungfische bei *Zoarces* etwa



Abb. 12: Kollagen in charakteristischer Anordnung im Bindegewebe einer Protuberanz.
(Hauptbild 20 500 : 1, Einsatz 44 000 : 1)

20 Monate, bei *Agonus* rund 18 Monate vergehen. Das geringe zeitliche Mehr bei *Zoarcetes* zeigt sich deutlich in der besseren Ausdifferenzierung der Jungtiere. Daraus folgt, daß ein vergleichbarer Entwicklungsstand in diesen beiden Fällen ungefähr auch in der gleichen Zeit erreicht wird. Das wirft die Frage nach den Vor- und Nachteilen der Ovoviviparie auf. Die *Zoarcetes*-Eier und -Embryonen entwickeln sich im Schutze des mütterlichen Körpers. Die Anzahl der von einem ♀ von Durchschnittslänge hervorgebrachten Jungtiere überschreitet die Zahl 100 nicht wesentlich. Trotzdem können – wie STUHLMANN errechnet hat – diese Jungtiere bis zu 43 % des Gewichtes der Mutter ausmachen. Ein *Agonus*-♀ legt pro Laichperiode rund 1300 Eier von etwa 2 mm Durchmesser ab. Diese haben ein Gewicht von ca. 40 % des mütterlichen Körpers. Der

stoffwechselphysiologische Aufwand ist also vergleichbar, wird jedoch vom *Agonus*-♀ nur für kürzere Zeit erbracht. Insofern ist die Leistungsfähigkeit von *Zoarces* höher einzuschätzen: Bei vergleichbaren ökologischen Bedingungen sichert das *Zoarces*-♀ die Arterhaltung durch höheren Aufwand für weniger Nachkommen. Diese werden dadurch zu fast 100 % bis zum postnatalen Stadium gebracht. Die Schlüpftrate ist für *Agonus* nicht bekannt, liegt aber sicher deutlich unter 100 %. Dazu kommt, daß zahlreiche *Agonus*-Gelege insgesamt vernichtet werden (durch Losreißen und Ausspülen).

Unter den histologischen Besonderheiten fällt bei *Zoarces viviparus* die Ausbildung der oocytenträgenden Protuberanzen („Eiersäcke“ im Sinne STUHLMANN'S) auf. Zwar wölben sich mit zunehmendem Raumbedarf auch bei anderen Fischen die Eizellen samt Follikel in das Ovarlumen vor. Es wird aber nicht wie bei *Zoarces* ein Funiculus, eine Haftzone im apicalen Bereich der Protuberanz oder ein derart umfangreicher Lymphraum gebildet, in dem die Oocyte schwimmt, nur im Funiculus- und Haftzonenbereich am Follikel befestigt. Die Bedeutung dieses Raumes ist unklar. Als Dämpfungspolster für von außen einwirkende mechanische Belastungen wäre er, wie die Verhältnisse bei anderen Teleostern zeigen, nicht notwendig. Möglicherweise fängt er aber die Stöße ab, die die Embryonen durch ihre Bewegungen verursachen und die auf die heranreifenden Oocyten des nächsten Jahrganges negativ einwirken könnten. Eine weitere Bedeutung hat er während der Ovulation insofern, als er vielfach die Ovulationsgrenze markiert. Zurück bleibt dann eine Zotte mit großem, sich später verkleinerndem Hohlraum. Durch die in der Protuberanz verlaufenden Gefäße werden der Ovarialflüssigkeit wahrscheinlich Nährstoffe zugeführt, wirksamer, als das bei weniger stark aufgefalteter Ovarwand der Fall wäre. In diesem Sinne kann man mit BRETSCHEIDER & DUYVENÉ DE WIT (1947) die Zotte als *Calyx nutritius simplex* auffassen. Mit der Erhaltung der Zotte über die Ovulation hinaus hängt vermutlich das Vorkommen von Kollagenfasern im Bindegewebe zusammen. Aus hydrostatischen Gründen erscheint eine Abstützung der Protuberanz mit Oocyte nicht notwendig. Ist die Oocyte jedoch ausgestoßen, so bedarf die nur von Bindegewebe, Epithel und Flüssigkeit gebildete Zotte einer Stütze, um in ihrer Form erhalten zu werden und damit wirksam als Vermittler von Nährstoffen an den ovarialen Liquor dienen zu können.

Die Haftzone führt nur wenige und sehr kleine Kapillaren. Sie ist damit prädestiniert als die Stelle, an der die Protuberanz sich bei der Ovulation öffnet. Allerdings ist zu bedenken, daß die intensive Gefäßversorgung der übrigen Teile der Protuberanz bereits vor der Ovulation reduziert wird, so daß auch bei einem Aufreißen des Follikelgewebes an anderer Stelle Blutungen größeren Umfangs vermieden würden.

Die Basalmembran stimmt in ihrem Aufbau und ihrer Struktur mit der bei anderen Teleostern überein. Sie fällt durch ihre Vielschichtigkeit auf. Die zunächst getrennten Schichten werden während der Oogenese netzartig verknüpft. Wahrscheinlich dient die Basalmembran auch hier als Ultrafilter. Daneben schirmt sie die Oocyte sehr wirksam gegen eindringende Fremdkörper wie Bakterien ab (GÖTTING, 1976). Diese können in hoher Dichte das Bindegewebe durchsetzen, sie durchdringen die Basalmembran jedoch nicht.

Das anschließende Follikelepithel bildet ein ausgeprägtes basales Labyrinth, Ausdruck der hohen Resorptionsleistungen dieser Zellschicht, die die vom Blut herangeführten Nährstoffe an die Oocyte weiterleitet. Die große Anzahl von Mitochondrien

im apicalen Teil der Epithelzellen weist ebenfalls auf bedeutende stoffwechselphysiologische Aktivitäten hin. Der Weitergabe-Modus an die Eizelle ist im einzelnen ungeklärt. Während des Stadiums I erfolgt der Stoffaustausch sicher über die gesamte Oocytenoberfläche. Mit der Anlage der Corticalschichten werden Mikrovilli ausgebildet, die den weiteren Kontakt aufrechterhalten. In den meisten Porenkanälen verlaufen je ein Mikrovillus der Follikelzelle und der Oocyte, und sie liegen eng aneinander. Stoffaustausch über die Membranoberflächen ist hier wahrscheinlich. Dieser Kontakt bleibt bis zur Ovulation erhalten.

Es überrascht zunächst, daß auch im Follikel der ovoviviparen *Zoarcetes*-Individuen die volle Schichtenfolge ausgebildet ist: Oocytenmembran, Cortex radiatus internus (mit Bündelstrukturen und homogener Schicht), Cortex radiatus externus, Interzellularraum mit Mikrovilli, Follikel­epithel, Basalmembran und Theca folliculi. Der einzige Unterschied gegenüber oviparen Fischen liegt, wie oben besprochen, in der geringeren Breite. Offensichtlich ist mit diesem Schichtenbau ein stammesgeschichtlich altes und konservatives Muster realisiert. Es ist unbekannt, ob den Schichten des Cortex bestimmte und spezifische Funktionen zukommen, so daß jede Schicht für sich unverzichtbar ist. Diese offenbleibenden Probleme der funktionellen Bedeutung der Strukturen des Follikels sollen in weiteren Untersuchungen gelöst werden.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Nach dem histologischen Aspekt liegt die Paarungszeit von *Zoarcetes viviparus* L. etwa im August. Ab September sind Embryonen im Ovarlumen nachweisbar.
2. Die Anzahl der Embryonen ist vor allem von der Körperlänge des Muttertieres abhängig und überschreitet 100 nicht wesentlich. Die Jungtiere werden zum größten Teil im Februar/März geboren.
3. Während der Reifung werden die Oocyten so weit in das Ovarlumen hineinverlagert, daß sie mit dem Ovarialgewebe nur noch durch den Funiculus verbunden sind. Durch diesen und eine Haftzone an der Ovarwand befestigt, schwimmt die Oocyte ansonsten frei in einem sich vergrößernden Lymphraum.
4. Das am Aufbau des Follikels beteiligte Bindegewebe ist stark vascularisiert. Kapillaren ziehen bis an die Basalmembran zwischen Theca folliculi und Follikel­epithel. Die Dicke der Hüllschichten ist gering, die Grundkonstruktion des Cortex stimmt jedoch mit der bei oviparen Fischen überein.
5. Nach der Ovulation bleiben Reste des Follikels als Zotte stehen, die bis zur nächsten Fortpflanzungszeit reduziert wird.
6. Die Dauer der Entwicklung im Vergleich zu anderen Arten und die Bedeutung der Schichten des Follikels werden diskutiert.

Danksagung. Für die Beschaffung von Material danke ich Herrn Dr. E. ZIEGELMEIER sowie den Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland in List und auf Helgoland.

ZITIERTE LITERATUR

- BRETSCHNEIDER, L. H. & DUUVENÉ DE WIT, J. J., 1947. Sexual endocrinology of non-mammalian vertebrates. Elsevier, New York, 146 pp.
- ERHARDT, H. & GÖTTING, K. J., 1970. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Eizellen und Eihüllen von *Platyocilus maculatus*. Cytobiologie 2, 429–440.
- FORCHHAMMER, T., 1819. De blennii vivipari formatione et evolutione observationes. Diss. Kiel, 24 pp.
- GÖTTING, K. J., 1964. Entwicklung, Bau und Bedeutung der Eihüllen des Steinpickers (*Agonus cataphractus* L.). Helgoländer wiss. Meeresunters. 11, 1–12.
- 1970. Zur Darstellung der Ultrastruktur des Teleosteer-Follikels mittels der Gefrierätztechnik. Micron 1, 356–372.
- 1974. Oocyte ultrastructure of oviparous and ovoviviparous teleosts as revealed by freeze etching. Int. Congr. Electron Microsc. Canberra 8 (2), 668–669.
- 1976. Bakterien im Ovar aquariengehalteter Meeresfische. Experientia (im Druck).
- LINDER, A., 1951. Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Birkhäuser, Basel, 238 pp.
- MCINTOSH, 1885. Notes from St. Andrews marine laboratory. II. On the spawning of certain marine fishes. Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 5), 15, 429–437.
- RATHKE, H., 1833. Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des *Blennius viviparus* oder des Schleimfisches. Abh. Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Tiere. (1. Abt.), 2, 1–61.
- STUHLMANN, F., 1887. Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter (*Zoarces viviparus* CUV.). Abh. Geb. Naturw., Hamburg 10, 1–48.
- WEGMANN, I. & GÖTTING, K. J., 1971. Untersuchungen zur Dotterbildung in den Oocyten von *Xiphophorus helleri* (HECKEL, 1848) (Teleostei, Poeciliidae). Z. Zellforsch. 119, 405–433.

Anschrift des Autors: Prof. Dr. K. J. GÖTTING
I. Zoologisches Institut
Stephanstr. 24
D-6300 Gießen
Bundesrepublik Deutschland