

Aus dem Institut für Meereskunde der Universität Kiel (Direktor: Prof. Dr. G. Wüsr) und dem Anatomischen Institut der Universität Kiel (Direktor: Prof. Dr. W. BARGMANN).

MIKROSKOPISCH-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN
ZUR FORTPFANZUNGSBIOLOGIE DES ROTBARSCHES
(*SEBASTES MARINUS* LINNÉ)*.

Von

JAKOB MAGNÚSSON.

Mit 24 Textabbildungen.

(Eingegangen am 9. Februar 1955.)

Inhalt.		Seite
A. Einleitung		121
B. Makro- und mikroskopische Anatomie.		124
I. Material und Methoden		124
II. Befunde		124
Männchen:		
1. Allgemeine topographisch-anatomische Bemerkungen über den Uro- genitalapparat		124
2. Hoden und Vas deferens.		125
3. Harnleiter		132
4. Harnblase		133
5. Urogenitalpapille		140
6. Die quergestreifte Muskulatur der Urogenitalpapille		144
Weibchen:		
1. Allgemeine topographisch-anatomische Bemerkungen		146
2. Ovar		147
3. Ovidukt		152
4. Harnblase		152
5. Urogenitalpapille		153
C. Zur Fortpflanzungsbiologie		154
I. Material und Methoden		155
II. Befunde		156
D. Diskussion		159
Zusammenfassung		163
Literatur		165

A. Einleitung.

In den letzten Jahrzehnten ist der Fang von Rotbarsch (*Sebastes marinus* LINNÉ), einem viviparen Teleostier, erheblich gestiegen; er hat im Jahre 1952 mit nicht weniger als 25,1% des gesamten Hochseefischereiertrages Deutschlands den zweiten Platz in der Ausbeute an Nutzfischen — nach dem Hering — erreicht. *Sebastes marinus* LINNÉ

* Arbeit unter Anleitung von Prof. Dr. E. HORSTMANN.

(1758) gehört zu der Familie der *Scorpaenidae*, einer von 18 Familien der Ordnung *Scleroparei* (vgl. REGAN 1946).

Von dieser Gattung lebt in nord-europäischen Gewässern nur noch eine Art, *Sebastes viviparus* KRÖYER (1845), die nicht so groß wie *S. marinus* wird; sie ist mehr an die flacheren Gewässer der Küsten gebunden. *S. viviparus* stößt die Jungen im Juli—August ab, *S. marinus*, auch lebendgebärend, im Mai—Juni. An der Ostküste Amerikas wird der dritte Form, *S. fasciatus* STORER (1854) gefangen, angeblich auch kleiner als *S. marinus* (*S. fasciatus* wird von anderen Autoren auch als *S. marinus* bezeichnet). Als Termin für das Ausstoßen von Larven wird Juni bis Juli angegeben. Im Nord-Atlantik gibt es nahe *Sebastes*-Verwandte, nämlich die zu der Familie der *Scorpaena* gehörenden Arten mit *Scorpaena dactyloptera*, einer Mittelmeerart, die auch in nördlicheren Gewässern vorkommt, und *S. scrofa*, auch in wärmeren Gewässern lebend. Die Biologie der lebendgebärenden *S. dactyloptera* ist sehr wenig bekannt. Trächtige Weibchen wurden im Frühjahr gefunden (RASMUSSEN 1949). Die außerhalb des Nord-Atlantik lebenden, hauptsächlich in kalifornischen und japanischen Gewässern verbreiteten (LÖLING 1950) *Sebastes*-Arten, nahe Rotbarschverwandte, sind ovovivipar oder vivipar.

Hinsichtlich des Lebendgebärens besteht bekanntlich ein grundsätzlicher Unterschied zwischen Elasmobranchiern und Teleostiern. Bei ersteren findet die Entwicklung nur im Ovidukt statt, bei den viviparen Teleostiern ganz oder teilweise im Ovar. Das bedeutet allerdings nicht, daß man keine unterschiedlichen Verhältnisse der Viviparität unter den viviparen Knochenfischen antreffen kann, die sich auf nicht weniger als neun verschiedene Teleostierfamilien verteilen. Im allgemeinen unterscheiden sich die viviparen Knochenfische von den oviparen durch starke Reduktion ihrer Eizahl. Die Rotbarsche — und soweit bekannt, die *Scorpaenidae* überhaupt — bilden jedoch eine Ausnahme: Die Eizahl bei einem ausgewachsenen trächtigen *Sebastes marinus*-Weibchen wird auf etwa 150000 geschätzt.

Über die Fortpflanzungsbiologie und Anatomie viviparer Fische unterrichten die Veröffentlichungen von RYDER (1885), STUHLMANN (1887), JÜNGERSEN (1889), EIGENMANN (1894), PHILIPPI (1909), LANGER (1913), ESSENBERG (1923), FRIESS (1933), ROSEN und GORDON (1953).

Unser Wissen über die Struktur der Geschlechtsorgane und die Fortpflanzungsbiologie von *Sebastes* ist gering. Eine genauere Kenntnis der Genitalorgane des Rotbarsches ist eben deswegen von Interesse, weil es sich um einen lebendgebärenden Teleostier handelt. Die Schwierigkeiten der Untersuchung bestehen darin, daß der Rotbarsch in tieferen Gewässern lebt und meist in 200—400 m Tiefe gefangen wird. Es gelang daher bis jetzt nicht, ihn im Aquarium lebend zu halten; direkte Beobachtungen sind also ausgeschlossen. Auch die Beschaffung von einwandfreiem Untersuchungsmaterial ist schwierig. Die Hauptfangplätze liegen unter Island und Grönland und an der nordnorwegischen Küste; außerdem wird der Rotbarsch — vielleicht handelt es sich auch um eine andere Form — an der Ostküste Amerikas gefangen. Das durch Fischerei-

fahrzeuge angelandete Material ist für histologische Untersuchungen kaum geeignet, weshalb das Untersuchungsgut frisch an Bord fixiert werden muß. Es dürfte daher erwünscht sein, einen Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane und der Fortpflanzungsbiologie des so wichtigen Nutzfisches an Hand lebensfrisch gewonnenen Materials zu erhalten.

Die vorliegende Arbeit enthält genauere Daten über die anatomischen Verhältnisse, die über das ganze Jahr laufend untersucht wurden, um die zyklischen Veränderungen der Geschlechtsorgane zu erfassen. Schließlich wurde das Verbleiben der Spermien und die intraovarielle Entwicklung verglichen, wodurch das histologische Bild des Zyklus auf die Befruchtungs- und Entwicklungstermine bezogen werden konnte.

Geschlechtsorgane und Fortpflanzungsbiologie des Rotbarsches wurden von DEINBOLL (nach KRÖYER), KRÖYER (1838—1840 und 1845—1848), COLLET (1875 bis 1878), RYDER (1886), SCHMITT (1893), GOODSCHILD (1924), BIGELOW und WELSH (1924), TÄNING (1949), KOTTHAUS (1950) und LÜLING (1951) mehr oder wenig ausführlich behandelt. — KRÖYER (1838—1840) gibt eine kurze Beschreibung der Eierstöcke und macht auf die ungewöhnliche Größe der Harnblase aufmerksam. Aber erst später (1844—1845) — als er ein trächtiges Weibchen erhielt — hat der Autor entdeckt, daß der Rotbarsch lebendgebärend ist. Allerdings war es die kleine Form, der er deshalb den Namen *Sebastes viviparus* gab. Doch meinte KRÖYER, auch die größere Form sei möglicherweise lebendgebärend. Als Fortpflanzungszeit (d. h. Laichzeit) der kleinen Form gibt er vermutungsweise Ende Juni bis Anfang Juli an. DEINBOLL, der nach KRÖYER nicht wußte, daß der Rotbarsch lebendgebärend ist, gibt die „Spielzeit“ von Ende Dezember bis Ende Februar an. Nach KRÖYER ist die Begattungszeit nicht bekannt. COLLET (1875—1878) gibt die Laichzeit für *S. marinus* von Mitte April bis Mitte Mai und für *S. viviparus* von Anfang Juli oder August an. RYDER (1886) legt eine kurze makroskopische Beschreibung des Ovars eines trächtigen Weibchens vor. Er betont die Bedeutung der Eizotten für die Sauerstoffzufuhr und meint, die Entwicklung der Viviparität beim Rotbarsch stelle einen ganz anderen Typ als bei anderen viviparen Fischen dar. SCHMITT (1893) nennt die Papille Genitalpapille und vermutet, sie diene beim Männchen als Fortpflanzungsorgan. GOODSCHILD (1924) berichtet über Funde trächtiger Weibchen im April und gibt eine kurze Beschreibung der Larve. Dagegen meinen BIGELOW und WELSH (1924) auf Grund von Larvenfunden, die Laichzeit der amerikanischen Form („osefish“) liege im Juni und Juli. A. V. TÄNING (1949) berichtet über die Ausbreitung der Laichplätze. Aber erst A. KOTTHAUS (1950) und H. K. LÜLING (1951) haben sich ausführlicher mit den Geschlechtsorganen und der Fortpflanzungsbiologie von *Sebastes* befaßt. KOTTHAUS macht in einer kurzen Übersicht über die Geschlechtsorgane auf die starke Größenveränderung der hinten in der Bauchhöhle liegenden Harnblase in Verbindung mit dem geschlechtlichen Jahreszyklus aufmerksam und bezeichnet sie als „Samenblase“ beim Männchen und als „Samentasche“ beim Weibchen. Als Beginn der Begattungszeit nimmt er Ende Januar an. Die Befruchtungszeit der Eier liege im März (vgl. S. 157). LÜLING beschäftigt sich hauptsächlich mit der intraovariellen Entwicklung der Eier und dem makroskopischen Verhalten der Geschlechtsorgane, ohne sich über die Begattungszeit zu äußern. LÜLING macht auf die großen Hoden vieler Tiere schon im Mai aufmerksam. Die Befruchtung der Eier finde gegen Ende Februar statt. Der Höhepunkt des Ausschlüpfens werde in der zweiten Hälfte Mai bis in den Juni hinein erreicht. Über die Funktion der Blase sagt LÜLING nichts aus.

B. Makro- und mikroskopische Anatomie.

I. Material und Methoden.

Es wurden makroskopische und Serienuntersuchungen am Kieler Seefischmarkt angelandeten Materials durchgeführt. Die Messungen der Harnblase erfolgten mit dem Zirkel. Die Länge der Blase wurde von der Innenseite der Bauchwand bis zum blinden Ende der Blase gemessen, die Breite quer unmittelbar hinter der Mündung des Harnleiters in die Harnblase.

Das Material für die histologischen Untersuchungen wurde an Bord eines isländischen Fischdampfers (b/v Ingólfur Arnarson) und eines Kieler Fischdampfers (F/D Walter Meissner) fixiert. Einen Teil verdanke ich Herrn Dr. ADOLF KOTTHAUS (Bremerhaven). Auch habe ich selber Material von einer Fischdampferfahrt mitgebracht. Auf diese Weise wurde für Material aus allen Jahreszeiten gesorgt.

Fixierung: Bouin, Susa, Alkohol-Formol-Eisessig, Sublimat-Eisessig, Formol 10%, Alkohol.

Paraffineinbettung, Schnittdicke 6—15 μ . Für die Untersuchungen über den Verlauf der quergestreiften Muskulatur der Urogenitalpapille wurden 50 μ dicke Schnitte (Gomori-Färbung, s. unten) benutzt.

Färbungen der Schnittserien: Azan (HEIDENHAIN), Hämatoxylin-Eosin, Trichrom-Färbung nach GOMORI (1950), Trichrom-Färbung nach GOLDNER, Resorcin-fuchsin (WEIGERT). Bindegewebsfärbung der Urogenitalpapille: Chromsäurelösung nach VEROCAÿ.

Tuscheinjektionen von Blutgefäßen der Eierstöcke gelangen wegen schlechter Erhaltung des Materials nicht befriedigend, waren jedoch ausreichend, um den größeren Gefäßverlauf festzustellen.

Bindegewebsinjektion mit Berliner Blau wurde an frischen Tieren versucht, um die lymphatischen Hohlräume der Papille festzustellen. Leider ist die Injektionsmasse größtenteils bei der weiteren Verarbeitung weggespült worden. Dennoch ergab die Injektion einige verwertbare Hinweise.

II. Befunde.

Männchen.

1. Allgemeine topographisch-anatomische Bemerkung über den Urogenitalapparat.

Die paarigen Hoden sind lange, glatte, bandförmige Organe dorsal in der Leibeshöhle, an der Schwimmblase durch das Mesorchium befestigt. Rostral ragen sie bis zur Mitte der Schwimmblase und liegen dort ziemlich weit auseinander. Von den rostralen Organabschnitten setzt sich das Mesorchium in Gestalt zweier Peritonealfalten weiter in rostraler Richtung fort. Es enthält die Hauptblutgefäße der Hoden. Kaudal konvergieren die Organe, so daß sie dort dicht nebeneinanderliegen. Die dorsal der Hoden gelegene Harnblase ist nach rechts verdrängt.

Der *Ductus epididymidis* läuft in einer dorsalliegenden Furche den Hoden entlang. Die beiden Stränge vereinigen sich kaudal zu einem unpaaren *Vas deferens*, das auf einer Papille kranial vor der *Urethra* nach außen mündet (Abb. 1).

Weit kaudal und dorsal in der Leibeshöhle, etwas rechts vom Mesorchium, liegt die sackförmige, vielfach sehr umfangreiche *Harnblase*, durch eine Peritonealfalte an der hinteren und dorsalen Wand der Leibeshöhle befestigt. In der dorsalen Wand der Blase, etwas kranial vor der Mitte mündet das dicht nebeneinanderliegende Harnleiterpaar (Abb. 1, 6). Die Einmündungsstelle beider Harnleiter kann bei großen Blasen ziemlich weit kaudal liegen, weil die Ausdehnung hauptsächlich im kranialen Teil erfolgt. Eine *Urethra* mündet auf derselben Papille wie das Vas

deferens. Die runde, fast kegelförmige *Urogenitalpapille* liegt in einer niedrigen Vertiefung hinter dem After (Abb. 2a). An der Mündungsstelle von Urethra und

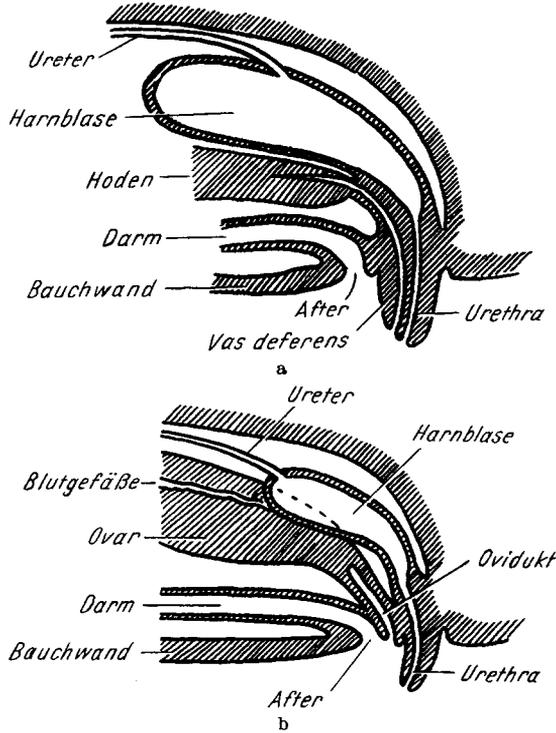


Abb. 1 a u. b. Schematische Darstellung des kaudalen Teiles des Urogenitalapparates. a Männchen, b Weibchen.

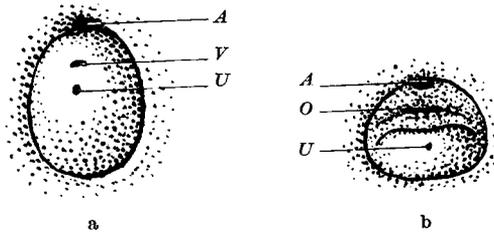


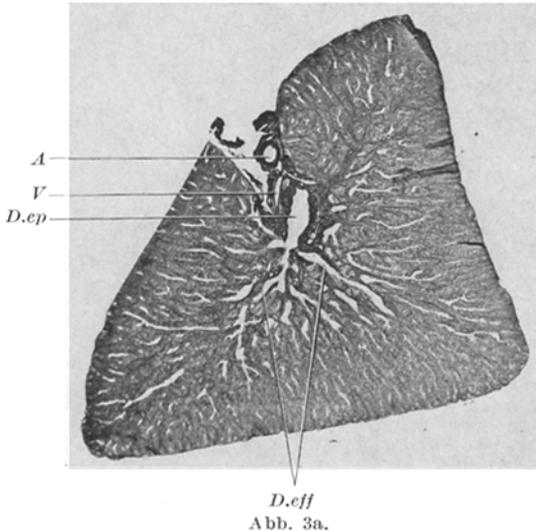
Abb. 2 a u. b. a Männliche Urogenitalpapille. b Weibliche sog. Urogenitalpapille. A After; O Ovidukt; U Urethra; V Vas deferens.

Vas deferens auf der Papille findet man eine seichte, sagittal stehende Einsenkung, in der beide Gänge getrennt münden; es handelt sich also nicht um einen Urogenitalsinus.

2. Hoden und Vas deferens.

a) *Makroskopisches Verhalten.* Die Oberfläche der Hoden ist glatt. Unreife Hoden sind schmal. Die Organe nehmen beim Reifen erheblich an Dicke zu. Die

Farbe der neubegesamten Hoden ist meistens bräunlich oder graugelb, beim Reifen werden sie heller. Den Hoden entlang zieht eine Furche, die den Ductus epididymidis und die Hauptblutgefäße enthält. Der Querschnitt der Hoden besitzt eine etwa dreieckige Form. Doch findet man alle Übergangsformen von nierenförmigen über herzförmige bis zu scharf dreikantigen Organen. Die Hodenform ist in erster Linie von dem jeweiligen Reifezustand abhängig. Am stärksten aufgequollene Hoden — die gleichzeitig die größten Abweichungen von der dreieckigen Form aufweisen — habe ich im Hochsommer (Juni—Juli) gefunden, also nicht zur Begattungszeit, die erst später eintritt (s. S. 157). Die Hoden sind dann sehr weich und leicht zerreiblich, werden aber später etwas fester. Dies ist darauf zurückzuführen, daß sich



dann die stärkste Spermatogenese abspielt; sie läßt die Wände der Samenkanälchen dick anschwellen.

Wenn die reifen Spermatozoen aus den Samenkanälchen zum Ductus epididymidis und schließlich dem Vas deferens gelangen, schrumpfen die Seiten des Dreiecks etwas zusammen; die dreikantige Organform wird gleichzeitig noch ausgeprägter. BROCK (1878) hat schon auf diese Querschnittsform reifer Hoden von Exemplaren der Unterordnung der Acanthopteren aufmerksam gemacht.

b) *Mikroskopisches Verhalten.* Die Hoden des Rotbarsches bestehen aus zahlreichen schlauchartigen *Samenkanälchen*, die senkrecht

auf dem Ductus epididymidis stehen und meistens mit einer kleinen Anschwellung ihres blinden peripheren Endes beginnen (vgl. BROCK 1878). Wie bei den Acanthopteren (BROCK 1878) vereinigen sich manchmal mehrere Kanälchen, um gemeinsam in den Ductus epididymidis zu münden (Abb. 3a—c, s. auch JUNGENSEN 1889). Die radiäre Anordnung der Kanälchen beruht nicht ausschließlich darauf, daß sie alle senkrecht zum Ductus epididymidis orientiert sind. Vielmehr münden die Hodenkanälchen in wenige *Zuführungskanälchen*, die im Querschnitt der Hoden drei „Hörner“ in Richtung auf die Kanten der Hoden bilden. Wo diese Hauptkanälchensysteme laufen, stehen die Samenkanälchen mehr oder weniger senkrecht auf ihnen. Wenn die Spermatogenese im Herbst schon fast abgeschlossen ist und die Kanälchen zum größten Teil entleert sind, sind Ductus epididymidis und Ductuli efferentes mit Sperma gefüllt (Abb. 3c). Diese mit Sperma gefüllte Zone sieht dann beim Betrachten mit bloßem Auge wie ein „Hodenmark“ aus; die drei „Hörner“ treten infolgedessen besonders deutlich hervor.

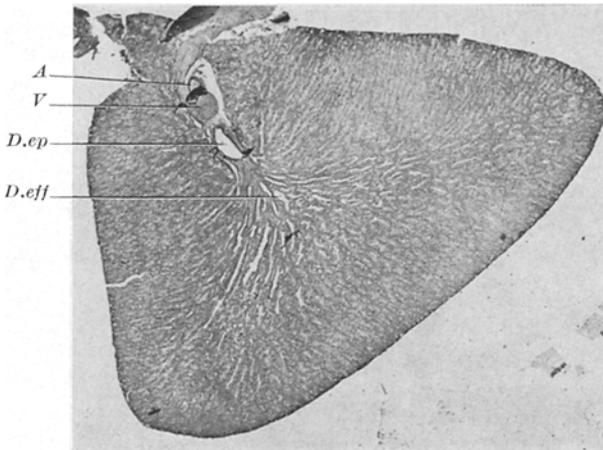


Abb. 3b.

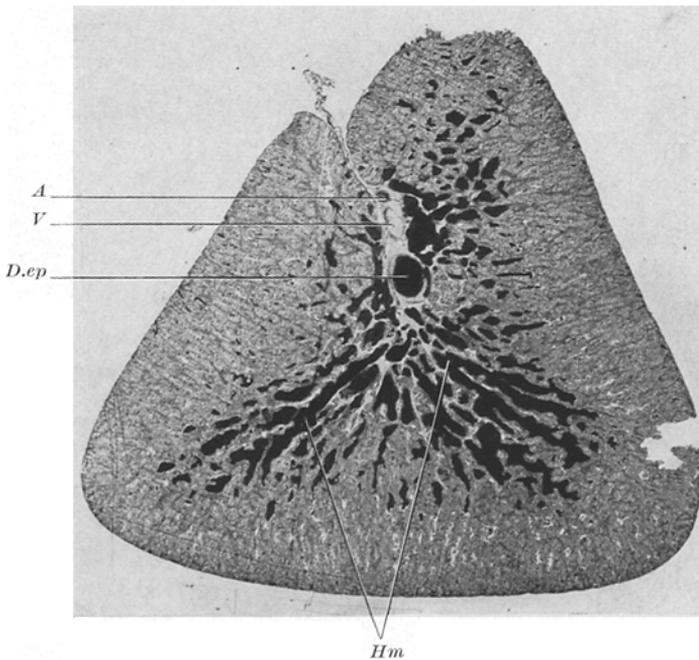


Abb. 3c.

Abb. 3a—c Querschnitte durch Hoden, 3 verschiedene Reifestadien. a Gefangen 5. 4. 53. Länge 47 cm. Vergr. 17 \times . b Gefangen 9. 6. 53. Länge: 64 cm. Vergr. 7,5 \times . Schnitt-
 dicke 7 μ . c Gefangen 18. 8. 53. Länge: 63 cm. Vergr. 7,5 \times . Schnittdicke 6 μ . — *A* Arterie;
D.eff Ductuli efferentes; *D.ep* Ductus epididymidis; *Hm* mit Spermatozoen gefüllte Zone,
 „Hodenmark“; *V* Vene. (Susa, Azanfärbung.)

Die von einer *Basalmembran* umschlossenen Samenkanälchen sind durch dünne Bindegewebssepten getrennt, die gegen die Peripherie der

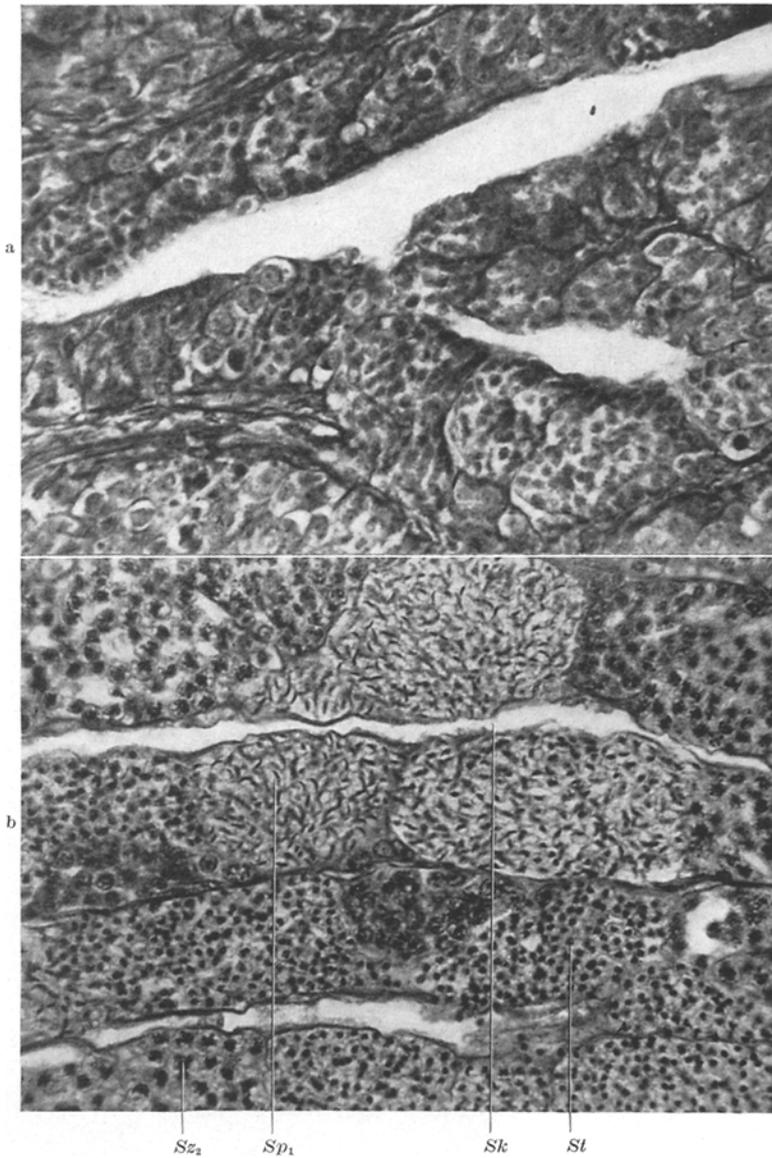
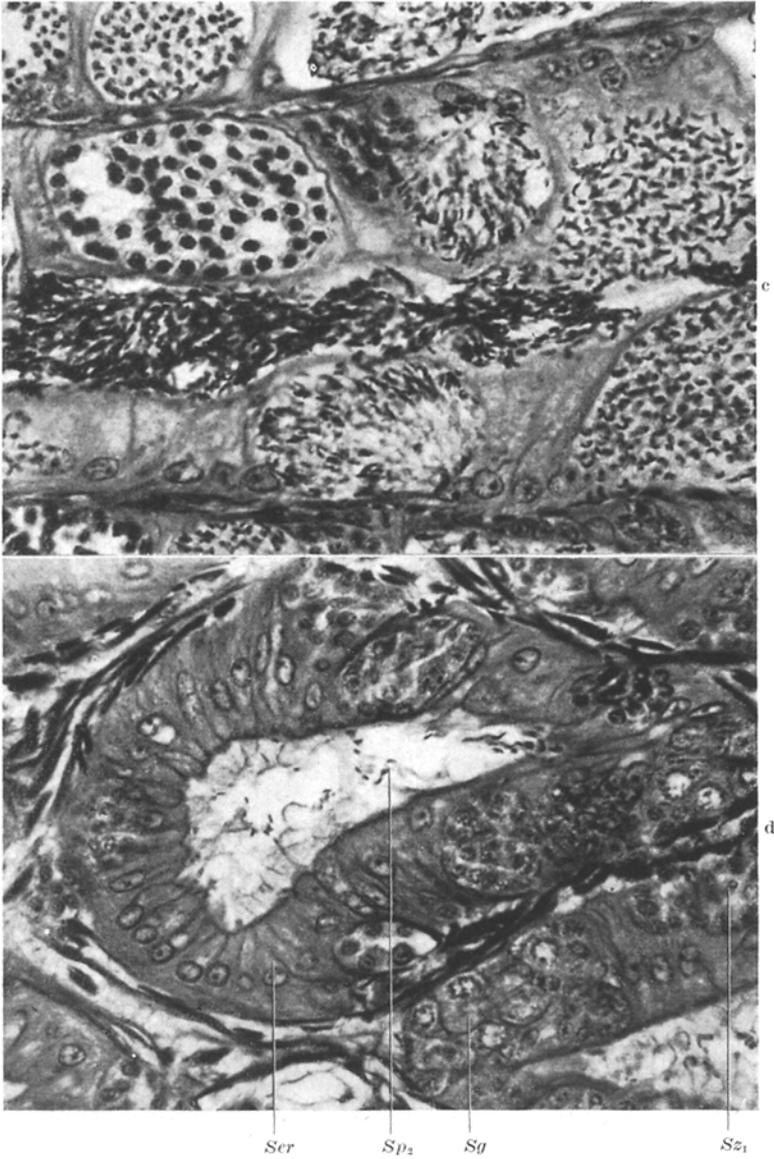


Abb. 4 a—d. Schnitte durch Samenkanälchen aus Hoden von verschiedener Reife. In a und b sind noch keine Spermien vorhanden, in c füllen sie das Lumen aus. In d sind nur noch vereinzelte Spermien. (Fixation Susa bzw. Bouin, Schnittdicke 7 μ , Azanfärbung. Vergr. 550 \times .) a Gefangen 5. 4. 53. Länge: 47 cm. b Gefangen 9. 6. 53. Länge: 64 cm.

Hoden zu kleiner werdende Blutgefäße und Kapillaren enthalten. Das Bindegewebe ist von zahlreichen *glatten Muskelzellen* durchzogen (Abb. 4 d),



c Gefangen 18. 8. 53. Länge: 63 cm. d Gefangen Anfang Dezember 1952. Länge: 45 cm.
Ser Sertolizellen; *Sg* Spermatogonien; *Sk* Samenkanälchen (Lumen); *Sp₁* fast reife Spermatozoen; *Sp₂* Spermatozoen; *St* Spermatiden; *Sz₁* Spermatozyten I Ordnung; *Sz₂* Spermatozyten II. Ordnung.

die ein Netz um jeden Schlauch bilden. Besonders gut sind diese Muskelzellen auf Querschnitten von Samenkanälchen zu sehen. Sie setzen sich

in die Bindegewebshülle fort, die den Hoden umschließt. Über glatte Muskulatur in den Hoden der Knochenfische haben BROCK (1878) bei Acanthopteren und EGGERT (1931) bei den Gobiiformes berichtet. BROCK meint, daß die Muskelzellen vom Ductus epididymidis ausstrahlen, nach EGGERT sollen sie aus der Bindegewebshülle hervorgehen. Weiterhin bilden die Muskelzellen in der Bindegewebshülle nach BROCK eine Längsschicht; bei den Gobiiformes sind sie jedoch ringförmig in der Bindegewebshülle geordnet (EGGERT). Beim Rotbarsch handelt es sich nur um vereinzelte Zellen in dieser Hülle, deren Verlauf nicht genauer untersucht wurde. An der Peripherie der Hoden treten manchmal unter der Bindegewebshülle Spalträume auf, die vermutlich Lymphräume darstellen.

Die Spermatogenese soll hier nicht im einzelnen abgehandelt werden, doch sei erwähnt, daß die Zahl der zylindrischen *Stützzellen* (Sertolizellen) mit ihren großen hellen Kernen wieder zunimmt, wenn die Kanälchen mit Spermatozoen noch mehr oder weniger gefüllt sind. So fand ich in den Hoden eines Tieres vom 19. September die Zahl der Sertolizellen relativ hoch, bei einem Tier von Anfang Dezember die Hodenkanälchen von einem fast geschlossenen Verband von Sertolizellen ausgekleidet. BROCK (1878) und JUNGERSEN (1889) haben auf dieselbe Erscheinung bei einigen Knochenfischen aufmerksam gemacht.

Ein Überblick über die histologischen *Veränderungen der Samenkanälchen im Jahresablauf* ergibt sich aus der Abb. 4a—d. — Im April ist die Spermio-genese im Stadium der Zellvermehrung. Die nicht immer leicht auszumachenden Sertolizellen liegen zwischen Paketen von Spermatogonien und Spermatozyten 1. und 2. Ordnung. Anfang Juni sieht man die Ausbildung der Spermatozoen schon weiter fortgeschritten. Neben Anhäufungen von Spermatozyten und Spermatischen finden sich auch solche von nahezu reifen Spermatozoen mit dem typischen Kopf und beginnender Schwanzbildung. Mitte August sind Ductuli efferentes und Ductus epididymidis mit Spermatozoen gefüllt, aber auch in den Samenkanälchen finden sich noch reife und unreife Spermatozoen. Auch Spermatischen und Spermatozyten kommen noch vor. Die Stützzellen treten aber schon wieder stärker in Erscheinung. Sie beherrschen das Bild der Kanälchenwand auf einem Schnitt durch den Hoden eines am Anfang Dezember gefangenen Tieres. Zwischen den Sertolizellen liegen jetzt in kleinen Anhäufungen Spermatogonien und — schon oder noch? — Spermatozyten und Spermatischen. Freie Spermatozoen finden sich reichlich in den Kanälchen im August und September, vereinzelt noch Anfang Dezember.

Das reife *Spermatozoon* ist etwa 28—30 μ lang. Kopf samt Mittelstück erreichen die Länge von 5 μ , d. h. etwa $\frac{1}{6}$ der Gesamtlänge. Der etwas langgezogene stumpfe und konkave Kopf mißt etwa 2 μ im Durchmesser

und ist hinten breiter als vorne. Das Mittelstück sitzt in einer kleinen Grube. Nach BALLOWITZ (1890) sollen die kleinen Köpfe der Spermatozoen der Knochenfische meistens rundlich oder annähernd rundlich sein, doch seien auch Abweichungen von der üblichen Form zu beobachten.

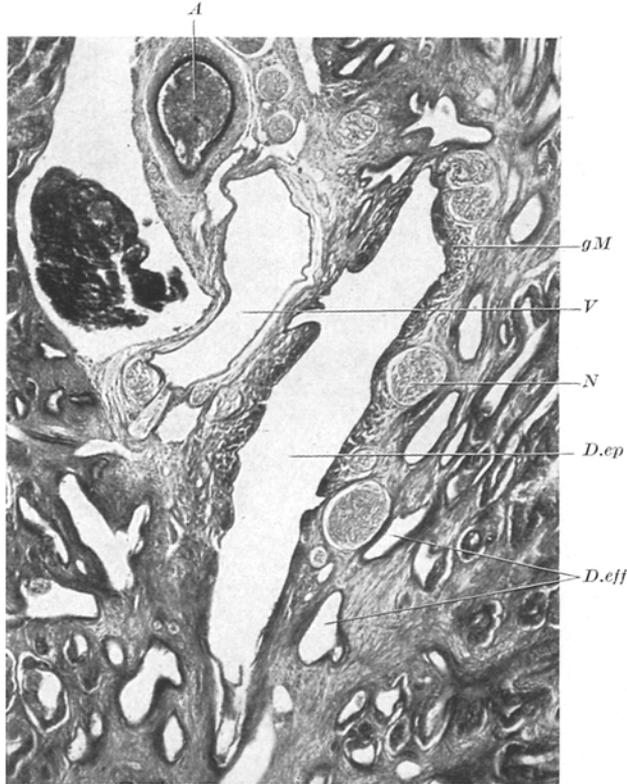


Abb. 5. Querschnitt durch Hodenhilus und Ductus epididymidis. Gefangen: 7. 4. 50. (Fixation: Alkohol. Färbung: Azan. Vergr. 90 \times .) *A* Arterie. *D.eff* Ductuli efferentes; *D.ep* Ductus epididymidis; *gM* glatte Muskulatur; *N* Nervenstäme; *V* Vene.

In dem *Ductus epididymidis* sammeln sich die Spermatozoen durch Vermittlung der *Ductuli efferentes*, in deren jeden mehrere Hodenkanälchen einmünden. Ductus epididymidis und Ductuli efferentes besitzen eine einheitliche Epithelauskleidung. Im September ist dieses Epithel kubisch bis zylindrisch; es enthält große, meistens ovale, locker strukturierte Kerne in basaler Lage. Sein Zytoplasma ist feingranuliert, die Zellgrenzen sind meistens nicht erkennbar. Im April ist das Epithel des jetzt leeren Ductus epididymidis und der Ductuli efferentes unregelmäßig gestaltet und zeigt nur undeutliche Zellgrenzen. Stellenweise treten blasenartige Sekrettröpfchen und Vakuolen in den apikalen

Abschnitten der Zellen auf. Im Juni ist das Epithel des Ductus epididymidis abgeplattet. Das feingranulierte Zytoplasma läßt keine Zellgrenzen erkennen. Nur vereinzelt werden Sekretbläschen beobachtet.

Das Epithel des Ductus epididymidis setzt sich in das des *Vas deferens* ohne größere Veränderungen fort. Allerdings treten im *Vas deferens* kleine Falten und Epitheleinsenkungen auf. Die Falten werden von höherem Epithel überzogen als die Einsenkungen. Manchmal ist das Zytoplasma der Epithelzellen sehr grobkörnig. Auf das Verhalten im Bereich des sog. Fundamentes der Papille (s. S. 144) und in der Papille selbst wird bei der Besprechung der Urogenitalpapille eingegangen.

Der Ductus epididymidis wird von einer kräftigen Schicht glatter dichtgelagerter *Muskelzellen* in longitudinaler Verlaufsrichtung umgeben (Abb. 5). Am dichtesten ist die Muskelschicht in der Nähe des Ductus epididymidis; nach außen wird sie lockerer. Die Ductuli efferentes sind von der gleichen Muskelschicht umhüllt. Die Fasern laufen auch hier den Ductuli parallel und ziehen weiter in die Scheidewände zwischen den Samenkanälchen. Die Muskulatur setzt sich papillenwärts auf das *Vas deferens* fort, wobei sie etwas an Stärke abnimmt, um schließlich in Höhe der Abgangsstelle der Urethra ganz zu verschwinden. Auch hier sind die Muskelfasern überwiegend längsgerichtet. Doch treten auf der Dorsalseite des *Vas deferens* annähernd zirkulär angeordnete Muskelzellen auf. Von einer Schichtung der Muskulatur kann jedoch kaum die Rede sein.

Das locker gefügte Bindegewebe der Samenleiterwände wird von einem Netzwerk *elastischer Fasern* durchsetzt. Peritonealepithel überzieht die Außenfläche des *Vas deferens*.

3. Harnleiter.

Der Harnleiter des Männchens unterscheidet sich von dem des Weibchens nicht merklich. Die dorsal gelegenen Einmündungsöffnungen der Harnleiter sind von der eröffneten Blase her makroskopisch meistens nicht zu sehen, da sie von Falten bedeckt werden. Mikroskopische Schnitte zeigen, daß die Harnleiter die Blasenwand schräg durchsetzen (Abb. 1).

Unmittelbar unter dem hochzylindrischen mehrreihigen Epithel des Harnleiters, das mit Kittlinien versehen ist, befindet sich eine Schicht glatter, durch Bindegewebssepten unterteilter *Längsmuskeln* (Abb. 6). Diese Schicht umgibt jeden Harnleiter getrennt, doch verschmelzen beide Muskellagen in der Scheidewand zwischen den Rohren. Die Muskelschicht wird von einer dicken Bindegewebslage umgeben, in der Blutgefäße, Nerven und einzelne Muskelbündel verlaufen. In der Nähe der Blase lockert sich die Muskelschicht etwas auf. Ihre Fasern sammeln sich in dicken Bündeln an der Peripherie des Stranges. Beim Eintritt

in die Blasenwand löst sich das dicke Muskelbündel wieder auf und bildet dorsal eine periphere Muskelschicht, die an die Blasenmuskulatur Anschluß gewinnt und schließlich in ihr aufgeht. Einige Längsbündel behalten jedoch ihre Nachbarschaft zur Ringmuskulatur der Ureteren bei. Schon nach dem Eintreten der Harnleiter in die äußere Schicht der Blasenwand werden beide Rohre gemeinsam von starker, mehr oder

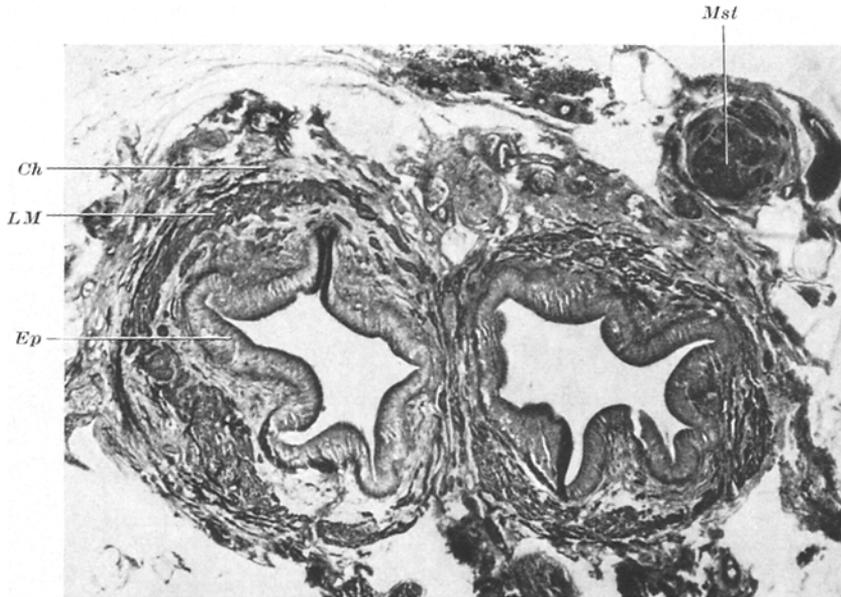


Abb. 6. Querschnitt durch den Harnleiterstrang eines Weibchens. Gefangen: Anfang Dezember 1952. Länge: 41 cm. (Fixation: Susa. Färbung: Azan. Vergr. 60 \times .) *LM* Längsmuskelschicht; *Mst* Muskelstrang; *Ep* Epithel; *Ch* Chromatophoren.

weniger ringförmig verlaufender Muskulatur umgeben, die funktionell einen Sphinkter darstellen könnte. Die Mündungsstelle beider Ureteren ist von den Falten der Blase verborgen.

4. Harnblase.

a) Makroskopisches Verhalten. Die sehr große Harnblase ist starken Größenveränderungen unterworfen (KOTTHAUS 1950, LÜLING 1951). Messungen der Blase wurden an Tieren aus allen Monaten des Jahres 1954 durchgeführt, mit Ausnahme von Exemplaren, die im Juli und Dezember des Jahres 1953 gefangen wurden (Abb. 7 und Tabelle 1).

Da sich diese Messungen nur auf angelandetes, mehr oder weniger gut erhaltenes Material beziehen, kommt den absoluten Werten keine große Bedeutung zu, doch sind die relativen Veränderungen von Interesse. Die Zahl der gemessenen Fische variiert in den einzelnen Monaten. Für die zeitliche Aufteilung des Materials wurden wie bei allen Zeitangaben die Anlandungsdaten zugrunde gelegt. Durch Subtraktion von etwa 7 Tagen kommt man dem Fangtag näher.

Nach meinen Messungen verlaufen die erheblichen Größenveränderungen der Harnblase parallel zu dem geschlechtlichen Jahreszyklus. Das Minimum der durchschnittlichen Blasenlänge liegt mit 3,5—3,9 cm, das ist 8—9% der gesamten Körperlänge, im April—Juni, das Maximum im Dezember, wenn die Blasenlänge durchschnittlich 7,3 cm beträgt, das ist über 16% der gesamten Körperlänge. In extremen Fällen kann die Länge der Harnblase über 24% der Körperlänge erreichen oder auf 5,5% absinken. Der Durchmesser der Blase steigt vom durchschnittlichen

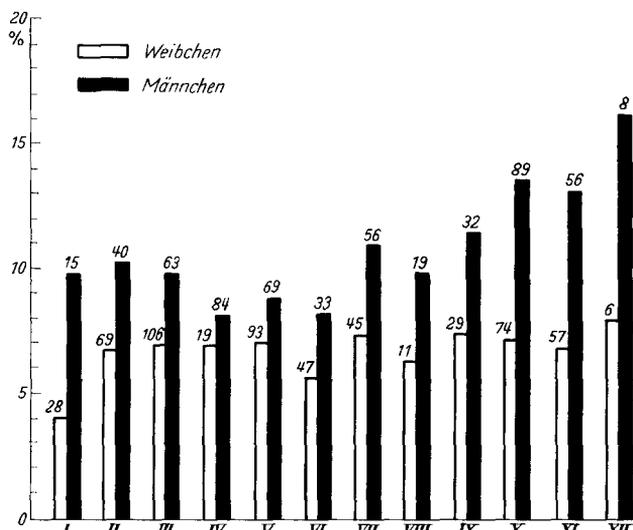


Abb. 7. Länge der Harnblase in Prozenten der Körperlänge, im Jahre 1954 gemessen mit Ausnahme von Juli und Dezember. In diesen Monaten stammen die Messungen von 1953. Über den Säulen die Anzahl untersuchter Fische.

Tabelle 1. *Totallänge, Länge der Blase, Breite der Blase und Länge der Blase in Prozenten der Körperlänge.*

Monate	Totallänge cm		Länge der Blase cm		Breite der Blase cm		Länge der Blase in % der Körperlänge	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Januar 1954 . .	44,73	46,54	4,35	2,73	1,86	0,92	9,73	4,00
Februar 1954 . .	44,73	46,44	4,56	3,14	1,81	0,98	10,20	6,76
März 1954 . . .	42,95	45,17	4,18	3,09	1,61	0,99	9,74	6,85
April 1954 . . .	43,32	46,17	3,51	3,16	1,38	0,87	8,11	6,85
Mai 1954	43,70	46,34	3,87	3,28	1,37	0,94	8,85	7,07
Juni 1954	43,94	46,29	3,60	2,59	1,26	0,73	8,17	5,59
Juli 1953	45,30	47,22	4,96	3,48	2,00	1,20	10,95	7,37
August 1954 . .	44,68	46,82	4,41	2,96	1,93	0,99	9,86	6,33
September 1954 .	45,81	46,73	5,22	3,43	1,96	0,98	11,39	7,35
Oktober 1954 . .	43,67	46,01	5,90	3,24	2,16	1,01	13,52	7,03
November 1954 .	48,63	49,00	6,38	3,26	2,24	0,91	13,12	6,68
Dezember 1953 .	44,38	46,17	7,25	3,70	2,94	0,93	16,34	8,01

Minimum im April—Mai mit etwa 1,4 cm. Vermutlich ist aber die Größenzunahme des Durchmessers weiter kranial als an der von mir gemessenen Stelle noch stärker. Jedenfalls nimmt das Volumen der Harnblase in der Zeit vom April — Dezember um ein Vielfaches zu.

Die Blasenwand ist sehr dick und muskulös. In das Lumen ragen zahlreiche Falten und Balken vor (Abb. 8a—c), die sehr unterschiedlich ausgebildet sind und manchmal beinahe das ganze Lumen der Blase einnehmen. Die Falten sind am niedrigsten im Bereich der Ausmündungsstelle, und nehmen rostral an Größe zu. In den hinteren Blasenteilen überwiegen die Längsfalten. In dem vorderen Teil verzweigen sich die Längsfalten und es treten Querfalten auf, so daß im vordersten



Abb. 8a—c. Frisch fixierte aufgeschnittene Harnblasen. a Männchen, 50 cm, gefangen im Oktober 1953. b Männchen, 62 cm, gefangen 22. 5. 53. c Weibchen, 64 cm, gefangen 22. 5. 53.

Abschnitt ein unregelmäßiges Maschenwerk entsteht. Von der Blase führt eine enge *Urethra* durch die Urogenitalpapille, auf deren Spitze sie nach außen mündet (Abb. 1).

b) *Mikroskopisches Verhalten.* Den Größenveränderungen der Harnblase entsprechen Veränderungen der Falten und des Epithels. Für die histologische Beschreibung der Blase wird ein Präparat eines Apriltieres zugrunde gelegt, da in diesem Monat die Blase am kleinsten ist (Ruhestadium, Abb. 8b). Wie Querschnitte zeigen, ragen die Falten in das Blasenlumen hinein. Es sind Primär-, Sekundär- und Tertiärfalten ausgebildet, weshalb die Primärfalten im Querschnitt wie Büschel aussehen. Da diese Falten auf der ventralen Fläche der Blase stärker ausgebildet sind als auf der dorsalen, liegt das Lumen des Organs exzentrisch. Die Blasenschleimhaut wird von mehrreihigem, meist hochzylindrischem Epithel¹ mit Kittleisten ausgekleidet (Abb. 11). Ihr basal gelegener,

¹ Im Harnblasenepithel beider Geschlechter treten verschiedene zellige Gebilde auf, die keine Epithelzellen sind. Eine Form dieser Zellen tritt sehr regelmäßig auf und ist fast immer — in größeren oder geringeren Mengen — vorhanden. Die

ovoider, locker strukturierter Kern enthält 1—2 Nukleolen. Das Zytoplasma der Blasenepithelzellen ist feingranuliert. Über die Epitheloberfläche ragen Zytoplasmfortsätze in das Lumen. Außerdem sind vereinzelte Zellen mit acidophilem, bei Trichromfärbung (GOMORI) dunkelrotem Zytoplasma vorhanden, die Sekret derselben Färbbarkeit absondern (Abb. 9). Das subepitheliale Bindegewebe ist unmittelbar an der Epithelgrenze am dichtesten. Die Falten werden von zahlreichen Blutgefäßen und Bündeln glatter Muskulatur durchzogen.

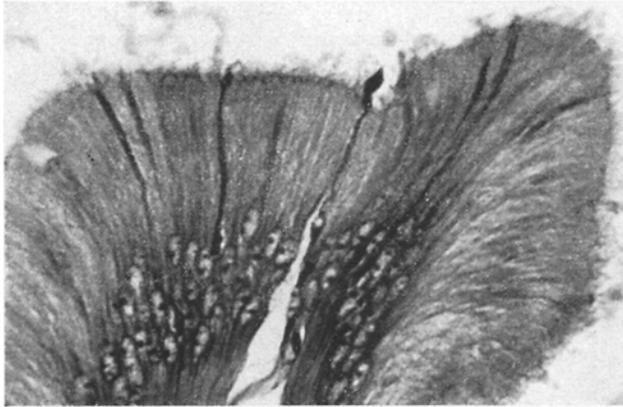


Abb. 9. Epithel aus dem hinteren Teil der Harnblase eines 45 cm langen Männchens vom Anfang Dezember 1952 zur Darstellung der rotgefärbten Zylinderzellen. (Fixation: Bouin. Schnittdicke: 6 μ . Färbung: Trichrom nach GOLDNER. Vergr. 550 \times .)

Die dichte subepitheliale Bindegewebslage lockert sich zur Peripherie hin auf und dringt mit Septen durch die Muskulatur hindurch bis in die Adventitia ein. Eine zarte *Muskelschicht* im subepithelialen Bindegewebe

blasigen oder eiförmigen Gebilde mit hellem Zytoplasma und einem basalliegenden runden Kern sind von einer deutlichen Membran umgeben. Der schmalere Teil der Zelle erreicht meistens die Epitheloberfläche. Nach Perjodsäure-Schiff-Reaktion treten im Zytoplasma kleine spindelförmige Einschlüsse gut hervor, die auch nach Azanfärbung manchmal zu sehen sind. Die Einschlüsse sind in Richtung der Zelle gestreckt und meistens an der seitlichen Peripherie kreisförmig angeordnet. Die Zellen können an der Epitheloberfläche eine fast geschlossene Schicht bilden; vereinzelt sind sie auch in tieferen Schichten des Epithels anzutreffen (Abb. 11a). — Außer diesen recht regelmäßig verteilten Zellen findet man in Anhäufungen und auch vereinzelt kleine, anscheinend amöboide acidophile, nach Trichromfärbung (GOMORI 1950) dunkelrotgefärbte Zellen, die in allen Höhen des Epithels, basal aber am zahlreichsten vorkommen. Diese Elemente liegen oft auch im subepithelialen Bindegewebe. In der Urethra eines Weibchens waren in den Epithelzellen blasenartige, mit kleinen dunklen Kernen gefüllte Gebilde zu sehen, die manchmal fast die ganze Zelle einnahmen. Es handelt sich mit großer Sicherheit bei allen diesen Gebilden um einzellige *Parasiten* (Sporozoa). Sie konnten noch nicht bestimmt werden. Ihre weitere Untersuchung ist in Aussicht genommen.

zeigt ringförmig verlaufende Züge, bildet jedoch keine einheitliche Schicht. Die Muskelbündel ziehen in die Falten hinein und setzen sich auch in die äußeren dicken Muskelschichten fort. Das subepitheliale Bindegewebe enthält viele spaltförmige Lakunen und Blutgefäße.

An die von Bindegewebe und dichten Muskelbündeln gebildete innere Schicht legt sich die sehr kräftige *Muskelwand der Blase* an (Abb. 10). Letztere besitzt eine innere Längsmuskelschicht und eine



Abb. 10. Querschnitt durch die Harnblasenwand eines Männchens. Gefangen: 5. 4. 53. Länge: 47 cm. (Fixation: Susa. Schnittdicke: 7 μ . Färbung: Azan. Vergr. 85 \times .) Ad Adventitia; äM äußere Muskelschicht (zirkulär); Ep Epithel; iM innere Muskelschicht (längs).

äußere Ringmuskelschicht, die ineinander übergehen. Die Muskelschichten werden durch Bindegewebssepten in Bündel gegliedert. In den Septen liegen Blutgefäße, spaltförmige Lakunen und Nerven. Die Lagen der Längsschicht sind in dieser Zeit gefaltet. An die Muskelschichten schließt sich eine Zone adventitiellen, verschieden dichten Bindegewebes an. In ihm verlaufen zahlreiche Blutgefäße und spaltförmige Lakunen. An der Peripherie, manchmal auch im intramuskulären Bindegewebe bis in die innere Bindegewebszone liegen zahlreiche Chromatophoren. Die Harnblase wird vom Peritoneum überzogen. Die in der Blasenwand reichlich vorhandenen elastischen Fasern liegen dicht unter dem Epithel, in jeder Falte und zwischen den Muskelbündeln.

Im Herbst hat sich das Bild erheblich verändert. Im September z. B. füllen die Falten beinahe ganz das Innere der Blase aus. Während sie im Sommer geschwollen und sehr flüssigkeitsreich waren, sind sie jetzt recht dünn geworden, aber desto mehr verzweigt und in die Höhe

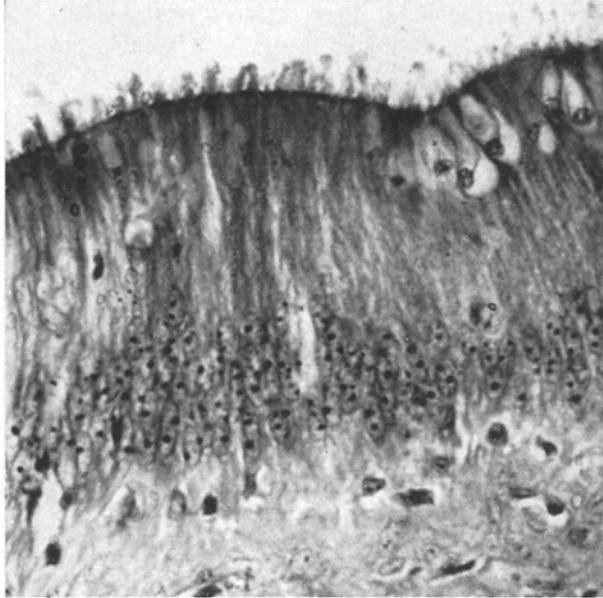


Abb. 11a.

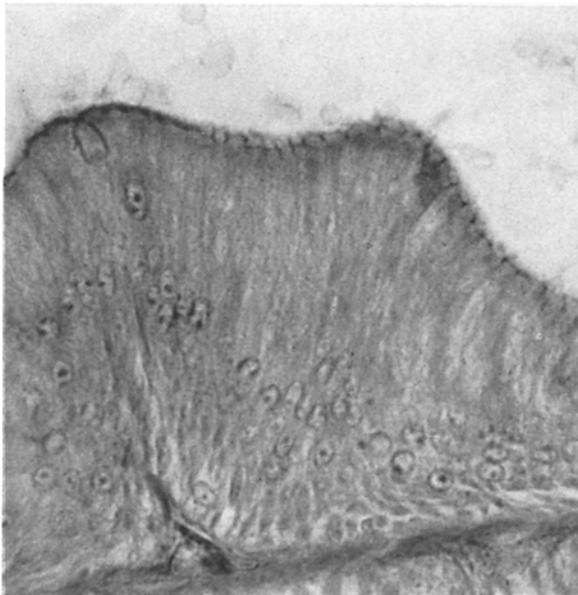


Abb. 11b.

gewachsen. Die Blasenwand selbst ist durch die Ausdehnung der Blase viel dünner geworden, die Längsmuskellagen sind nicht mehr gefaltet.

Auch das Epithel hat ein völlig anderes Aussehen angenommen. Zwar finden wir dieselben Zelltypen, aber in anderem Zustand. Die Zylinderzellen sind höher geworden und apikal vorgewölbt oder zeigen Tröpfchen in Abschnürung, die sich nur schwach anfärben und als Sekretionsprodukte zu deuten sind (Abb. 11 b).

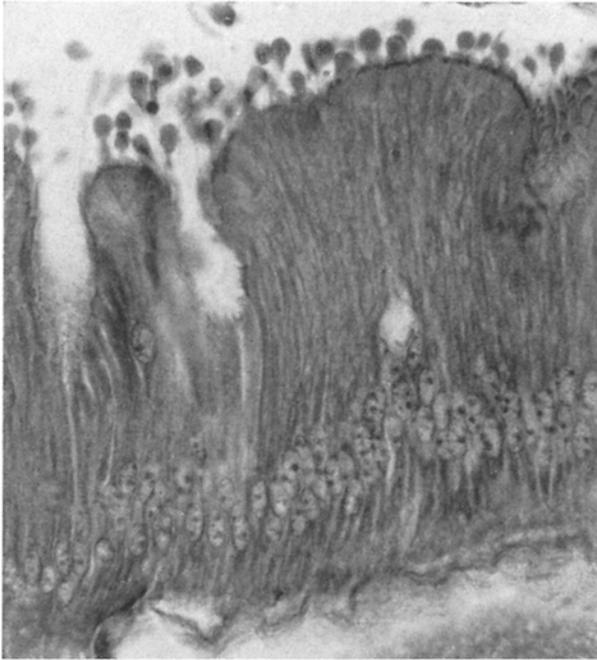


Abb. 11c.

Abb. 11a—c. Drei verschiedene Stadien des männlichen Harnblasenepithels. a Ruhestadium. Zellen mit Zytoplasmafortsätzen. Gefangen 5. 4. 53. Länge: 47 cm. [(Fixation: Susa. Schnittdicke: 6 μ . Färbung: Trichrom nach GOMORI (1950). Vergr. 610 \times .] b Zellen mit vorgewölbten distalen Enden. Kittleisten und schwachgefärbte Sekrettröpfchen sind gut zu sehen. Gefangen: 19. 9. 53. Länge: 54 cm. (Fixation: Susa. Schnittdicke: 7 μ . Färbung: Azan. Vergr. 610 \times .) c Stark secernierendes Stadium. Verschiedene Stufen der Abschnürung von Sekrettröpfchen; apokrine Sekretion. Gefangen: Anfang Dezember 1952. Länge: 45 cm. (Fixation: Bouin. Schnittdicke: 7 μ . Färbung: Azan. Vergr. 550 \times .)

Im Dezember ist die Entwicklung noch weiter in dieser Richtung fortgeschritten. Die Falten sind sehr dünn und verzweigt. Die Zylinderzellen sind sehr hoch, ihr feingranuliertes Zytoplasma zeigt eine starke apokrine Sekretion (Abb. 11 c). Viele Sekrettröpfchen werden an den apikalen Zellpolen abgeschnürt. Die Blase ist in der Regel mit diesem Sekret erfüllt. Die acidophilen sekretorischen Zylinderzellen sind etwas zahlreicher, wenigstens im hinteren Teil der Blase. Diese Zellen vermisse ich bei den Herbsttieren.

Obwohl das Faltenwerk sehr viel mehr verzweigt ist, füllen die Falten das Lumen nicht mehr aus, da sie etwas geschrumpft sind. Außerdem ist das Lumen durch starke Vergrößerung der Blase bedeutend erweitert. Die Blasenwand selbst ist infolge der Ausdehnung ziemlich dünn und scheint jetzt nur aus Muskeln mit spärlichem Bindegewebe zu bestehen. Die Schichten der Muskulatur sind stark gedehnt, Längs- und Ringmuskulatur nicht mehr klar voneinander zu sondern.

5. Urogenitalpapille.

a) *Makroskopisches Verhalten.* Das Männchen besitzt eine meist stumpfe, annähernd kegelförmige Urogenitalpapille in einer kleinen Vertiefung unmittelbar kaudal vom After (Abb. 2). Basal weist sie einen hellrötlichen Farbton wie der übrige Fisch auf; mitunter ist sie auch etwas heller. Manchmal ist ihre Spitze dunkelrot oder violett getönt. Die Größe der Urogenitalpapille unterliegt bei erwachsenen Fischen jahreszeitlichen Veränderungen. Etwa in den Monaten März bis Mai ist die Papille am kleinsten und am tiefsten zurückgezogen, im Herbst und Winter am größten. Sie ist dann ausgestülpt und nach rostral gerichtet, so daß an der Basis der Papille keine Vertiefung zu sehen ist.

Durch die Papille verlaufen getrennt Urethra und Vas deferens (Abb. 1). Die Urethra mündet an der Spitze der Papille im hinteren Ende einer kaum merkbaren Vertiefung, das Vas deferens aber kranial vor der Urethra im vorderen Abschnitt derselben Vertiefung.

b) *Mikroskopisches Verhalten.* Die *Schleimhaut* der Urethra ist zu großen Längsfalten aufgeworfen. Das Blasenepithel setzt sich in die Urethra fort, wobei es allmählich seinen Charakter ändert. Die Zylinderzellen werden etwas niedriger, ihre sekretorische Tätigkeit nimmt ab. Im terminalen Teil der Urethra scheint das Epithel die sekretorische Funktion verloren zu haben. Die Zellauskleidung des Vas deferens setzt sich gleichfalls in den intrapapillären Abschnitt als einschichtiges kubisches Epithel fort. Allerdings wechselt es, je nach Ausdehnung des Vas deferens, von zylindrischem über kubisches bis zu plattem Epithel.

Unter der *Basalmembran* der Urethra liegt eine Schicht kompakten *Bindegewebes*, deren Fasern parallel zur Urethra verlaufen. Diese Schicht wird im Endabschnitt der Harnröhre sehr dünn, hüllt aber die Urethra in ihrer ganzen Länge ein. In ihr liegen zahlreiche Blutgefäße (Abb. 12a, b). Die Urethra ist von einem Kapillarnetz umhüllt, das besonders in dicken Schnitten gut zu sehen ist.

Die *Muskulatur* der Blasenwand setzt sich in der Papille als innere, schwächere Längsmuskelschicht und als äußere, kräftigere Ringmuskelschicht der Urethra fort. Die Muskelzüge sind im proximalen Teil recht kräftig, nehmen aber langsam an Stärke ab und verschwinden in der Mitte der Urethra ganz. Auch das Vas deferens wird in seiner ganzen Länge vom Bindegewebe umgeben. Dieses Bindegewebe stellt den Hauptbestandteil der Papille dar, in den die anderen Bauelemente eingebettet sind. Im allgemeinen handelt es sich um lockeres Binde-

gewebe mit einer gewissen zonalen Differenzierung. In unmittelbarer Nähe der Urethra und des Vas deferens ist es etwas dichter. In ihm laufen zahlreiche Blutgefäße und Kapillaren. Diese Zone geht in eine lockerere über. Proximal sind sehr viele *Nervenstämme* vorhanden, die in parallelem Verlauf hauptsächlich um die Urethra herum angeordnet sind. In der terminalen Hälfte ist diese Zone außerordentlich

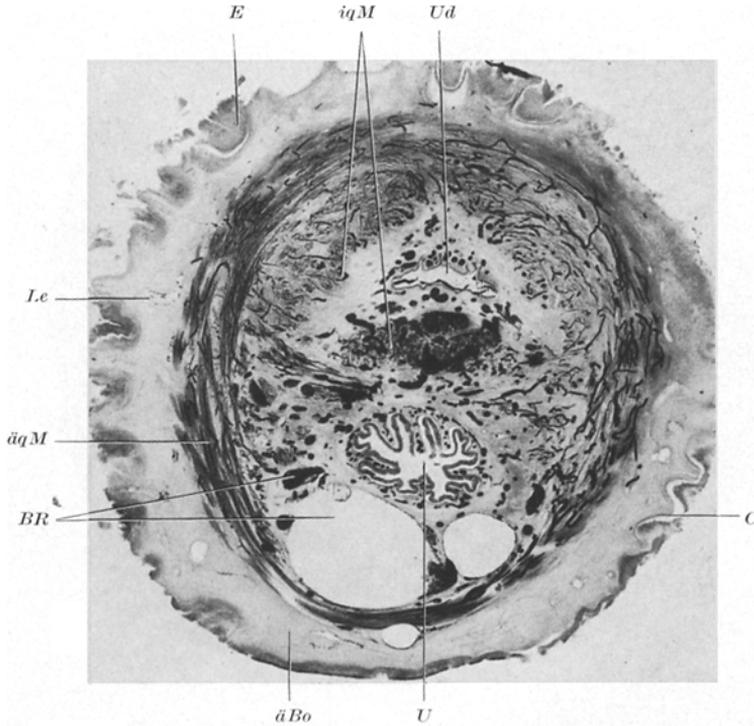


Abb. 12a.

blutgefäßreich. Hier kommen außer größeren und kleineren Blutgefäßen zahlreiche Hohlräume vor, die manchmal ganz mit Blut gefüllt sind (Abb. 12b). Diese auffälligen, sehr verschieden weiten *sinusoiden Hohlräume* sind am zahlreichsten und umfangreichsten in der Scheidewand zwischen Urethra und Vas deferens und hinter der Urethra. Bei starker Blutstauung sind sie auch rings um das Vas deferens und dicht an der Urethra — auch in deren Falten — zu finden. Weniger auffallende Bluträume können bis an die Peripherie der Papille verfolgt werden. Ihre Wände, die man am besten an leeren Räumen ausmachen kann, sind außerordentlich dünn und scheinen meistens nur aus einem Endothel zu bestehen. Durch die Lichtung der bluterfüllten Räume

erstreckt sich ein Maschenwerk von Bindegewebszellen; diese Verhältnisse bedürfen weiterer Untersuchung. Nach Bau und Gestalt ähneln diese Räume mitunter den von WEIDENREICH (1933) beschriebenen „Lymphscheiden“, doch hat WEIDENREICH sie nie mit Blut gefüllt gefunden.

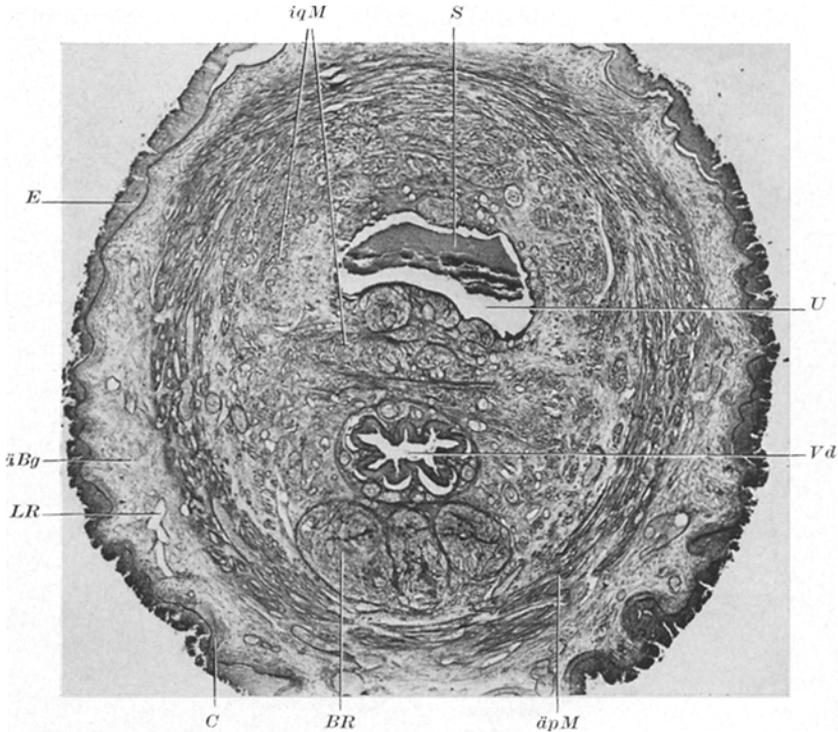


Abb. 12b.

Abb 12a u. b. Querschnitte durch 2 männliche Urogenitalpapillen; b etwas tiefer gelegen als a. a Bei geringer Blutstauung. Gefangen 19. 9. 53. Länge 50 cm. [Fixation: Alkohol-Formol-Eisessig. Dicke: 50 μ . Färbung: Trichrom nach GOMORI (1950). Vergr.: 17 \times . Injiziert mit Berliner Blau.] — b Bei großer Blutstauung. Gefangen 19. 9. 53. Länge: 49 cm. (Fixation: Alkohol-Formol-Eisessig. Dicke: 10 μ . Färbung: Azan. Vergr. 17 \times .) *äBg* äußere Bindegewebszone, bei b Lymphräume zum Teil mit Blut gefüllt; *äqM* äußere mehr ringsverlaufende quergestreifte Muskulatur; *BR* Bluträume; *E* Epidermis; *iqM* innere mehr längsverlaufende quergestreifte Muskulatur; Übergangsstellen gut bei a zu sehen; *C* Cutis; *LR* Lymphräume; *S* Samen im Vas deferens; *U* Urethra; *Vd* Vas deferens.

Manchmal gewinnt man beim Rotbarsch den Eindruck, das Blut sei — besonders bei starker Blutstauung — in das lockere Bindegewebe geflossen. Es handelt sich hier vermutlich um Venenextravasate, die wahrscheinlich beim Aufholen der Tiere aus der Tiefe in Analogie zur Caisson-Krankheit zustande gekommen sind. Auch mag die mechanische Belastung im Netz eine Rolle spielen. Jedoch ist ein Lakunensystem immer vorhanden, auch wenn keine Extravasate vorliegen.

Diese Räume befinden sich zum größten Teil innerhalb eines Systems von *quergestreiften Muskelfasern*, die Urethra und Vas deferens

umschließen und ein kräftiges Septum zwischen beiden Gängen bilden. Im Querschnitt der Papille erkennt man die äußere Schicht als starke, mehr ringförmige Zone, während die inneren und in der Scheidewand liegenden Muskelfasern mehr longitudinal verlaufen. Auf den komplizierten Verlauf der spiraligen Muskelzüge komme ich am Ende dieses Kapitels nochmals zu sprechen.

Die Muskulatur erstreckt sich am kaudalen Umfang der Papille von deren Basis bis fast zur Spitze. Sie erreicht ihre größte Stärke etwa in der Mitte der Papille, nimmt aber distal und basalwärts ab. Die Dicke der Ringschicht ist je nach dem Kontraktionszustand sehr verschieden. Sie wurde im kaudalen Teil der Papille in Sagittalschnitten von zwei Papillen von 6 mm Länge gemessen. Bei der einen betrug sie bis zu etwa 570 μ , bei der anderen bis zu etwa 850 μ .

Diese von Gefäßen reichlich durchsetzte Muskulatur wird durch Bindegewebe in Bündel aufgeteilt. Lakunen sind im Bereich der quergestreiften Muskulatur nur in der Scheidewand und vor dem Vas deferens vorhanden. Im lockeren Perimysium liegen viele große und kleine *Lymphgefäße*. Bei stärkerer Blutstauung enthalten auch sie Blut. An der Spitze der Papille tritt meistens ein großer Lymphraum auf. Allerdings sind diese Lymphgefäße nur im kaudalen und lateralen Teil der Papille vorhanden. In diesem Abschnitt sind nur einzelne Kapillaren meist in unmittelbarer Nähe der Lymphgefäße anzutreffen.

Nach EGGERT (1931) besitzen die *Belophthalmus*- und *Periophthalmus*-Arten — letztere sind ovovivipar — eine Urogenitalpapille mit besonderer Muskulatur und venösen Hohlräumen, deren Blutfüllung eine Erektion bedingt. Allerdings liegen die Hohlräume hier in der äußeren Bindegewebszone. Das Bindegewebe geht in das der Papillenhaut über.

Das *Bindegewebe der Haut* besteht aus der straffen Cutis, die mit einer Basalmembran an das Epithel grenzt, wie es KRAUSE (1923) am Kopf des Hechtes, also an unbeschuppter Haut, fand. Die Cutis besteht hier aus parallel zur Oberfläche verlaufenden zellarmen Bindegewebsbündeln, in Längsrichtung der Papille orientiert. Besonders auf Querschnitten sind manchmal die Cutis durchquerende, senkrecht zur Oberfläche gerichtete Züge zu sehen. Die Cutis grenzt sich nicht scharf gegen das unterliegende Bindegewebe ab. Sie besitzt einen kräftigen Papillarkörper, vor allem im distalen Teil der Papille.

Elastische Fasern sind in der Papille in sehr wechselnder Menge vorhanden. Kranial vom Vas deferens findet sich ein System von elastischen Fasern, das sich über die ganze Länge der Papille erstreckt und kranial sichelförmig vor dem Vas deferens liegt. Die elastischen Fasern bilden in der äußersten Schicht der quergestreiften Muskulatur und im Perimysium ein Netzwerk. Man findet sie fast nur im Bereich der Muskulatur, wo sie vorwiegend parallel zu deren Fasern ausgerichtet sind.

Die *vielschichtige Epidermis* ist an den Spitzen der Hautfalten ziemlich dünn, an anderen Stellen sehr dick. Der Dickenunterschied kommt einerseits durch geringere Zahl von Zellschichten, andererseits durch Abflachung der Zellen zustande. Die Epidermis weist zum größten Teil den typischen Bau der Epidermis der Knochenfische auf. Sie besteht aus zylindrischen Basalzellen, polygonalen Zellen in der Zwischenschicht und kubischen bis zylindrischen Deckzellen im engeren Sinne (RAUTHER 1940). *Sinnesknospen*, die EGGERT (1931) zahlreich in der Epidermis der Urogenitalpapille der Gobii- und Blenniiformes fand, fehlen beim Rotbarsch ganz. *Schleimzellen* sind nur vereinzelt vorhanden.

6. Die quergestreifte Muskulatur der Urogenitalpapille.

Die quergestreifte Muskulatur der männlichen Urogenitalpapille verdient als kompliziertes System spiralg verlaufender Muskelfasern besonderes Interesse, doch konnte völlige Klarheit über ihr Verhalten nicht erreicht werden. Nur den proximalen Teil der Urethra umgeben noch glatte Muskelfasern.

Urethra und Vas deferens sind gemeinsam von einem Muskelmantel umhüllt, in dem die quergestreiften Fasern zu dünnen Bündeln vereinigt mit geringen Steigungswinkeln spiralg verlaufen, so daß sie im Längsschnitt wie eine Ringmuskulatur erscheinen. Zwischen Urethra und Vas deferens liegt ein muskulöses Septum, in dem die Fasern mehr senkrecht verlaufen. Dieses Septum reicht weiter als der gemeinsame Muskelmantel in die Tiefe zum sog. Fundament der Papille (Abb. 13). Als Fundament wird hier der Teil der Bauchwand bezeichnet, durch den Urethra, Vas deferens bzw. Ovidukt und Enddarm den Weg nach außen nehmen; von einigen Autoren wird diese Region *Analpfropf* genannt. Aus den Septen seitlich ausscherende Fasern legen sich den mehr zirkulären Fasern des Mantels an.

Urethra und Vas deferens werden in dem gemeinsamen Muskelmantel noch durch Muskelfasern gesondert, deren Verlauf auf jedes der einzelnen Rohre zu beziehen ist. Unter den periurethralen Muskelfasern kann man nach dem Verlauf 2 Typen unterscheiden: Einige Fasern umwinden die Urethra in einer sehr steilen Spirale, ohne sie jedoch ganz zu umgeben. Ihnen liegt außen ein zweiter Muskelzug auf, der den größten Teil der Muskulatur bildet. Diese Fasern nehmen ihren Ursprung in der basalen Region um die Urethra, jedoch nicht gleichmäßig, sondern hauptsächlich in der Scheidewand zwischen Urethra und Vas deferens. Sie kurven erst sehr steil um die Urethra, biegen dann aber etwas oberhalb der Basis der Papille um und legen sich unter sehr kleinen Steigungswinkeln, ja sogar in horizontalem Verlauf, um die Urethra. Schließlich biegen sie wieder in die Scheidewand ein, um dort steil zur Papillenspitze zu ziehen. Doch nehmen nicht alle Fasern den

gleichen Verlauf. Sehr viele steigen auf eine längere Strecke hin steil in der Scheidewand auf, um erst später umzubiegen.

Auch die das *Vas deferens* umgebenden Muskelfasern sind ähnlich angeordnet. Am nächsten liegen dem Epithelrohr sehr steile Muskelzüge,

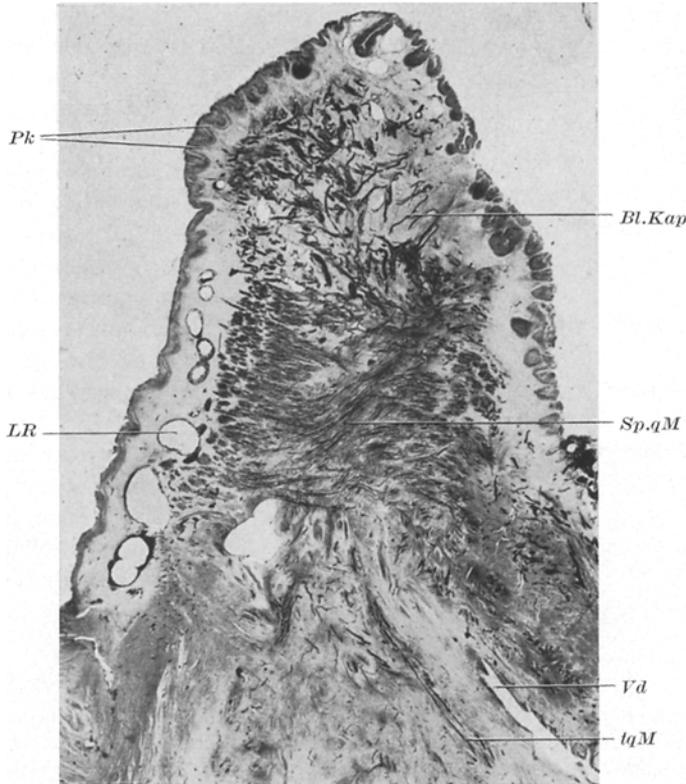


Abb. 13. Flachschnitt einer männlichen Urogenitalpapille. Gefangen 18. 9. 53. [Fixation: Alkohol-Formol-Eisessig. Färbung: Trichrom nach GOMORI (1950). Schnittdicke: 50 μ . Vergr. 9 \times . Injiziert mit Berliner Blau.] *Bl.Kap* Blutkapillaren; *LR* Lymphräume; *PK* Papillenkörper; *Sp.qM* spiralig verlaufende quergestreifte Muskelfasern; *tqM* tief gelegene quergestreifte Muskelfasern; *Vd* Vas deferens.

die das Rohr streckenweise umgreifen. Diesen liegen wie bei der Urethra außen Muskelfasern an, die aus dem steilen Verlauf in einen mehr ringförmigen umbiegen, um sich dem gemeinsamen Muskelmantel anzuschließen. Vor dem Vas deferens ist diese mehr zirkulär verlaufende Schicht nicht überall geschlossen.

Die Muskelarchitektur muß noch genauer untersucht werden. So wurde nicht festgestellt, ob die periurethral beginnenden Muskelfasern in dem horizontalen Zug nur die Urethra umgreifen oder auch das Vas

deferens mit umfassen und umgekehrt, ob die zum Vas deferens gehörenden Fasern sich auch bis zur Urethra erstrecken und an ihr angreifen. Hier müßten auch verschiedene Kontraktionsstufen berücksichtigt werden. Wie bereits GOERTTLER (1934) zeigte, sind Steigungswinkel und Kreuzung spiraliger Muskelfasern von entscheidender Bedeutung für die Mechanik von Hohlorganen. Aus der komplizierten

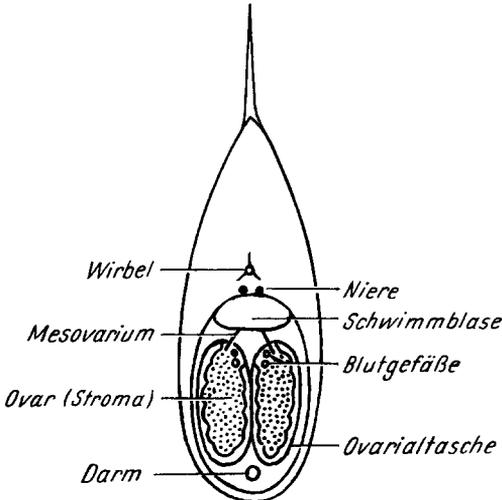


Abb. 14. Schematischer Querschnitt durch ein Weibchen.

Anordnung der Muskulatur läßt sich schließen, daß diese einen Pumpmechanismus darstellen könnte, der für die Ejakulation oder Erektion der Papille Bedeutung hat. Für die Erektion spielen vermutlich auch die großen Bluträume eine Rolle. Dies ist um so wahrscheinlicher, als sich die Muskulatur der weiblichen Papille auf die Urethra beschränkt. Die Muskulatur der weiblichen Urethra ist der Muskulatur in der Nachbarschaft der männlichen Urethra vergleichbar.

Weibchen.

1. Allgemeine topographisch-anatomische Bemerkungen.

Die Eierstöcke des Rotbarsches stellen 2 paarige, beim reifen Tier sackförmige Organe dar, die in der Leibeshöhle an der gleichen Stelle wie die männlichen Keimdrüsen liegen, durch das Mesovarium an der dorsalen Wand der Leibeshöhle bzw. an der Schwimmbläse befestigt (Abb. 14). Rostral reichen sie im unreifen Zustand etwas weiter als bis zur Mitte der Schwimmbläse. Sie sind beim unreifen Tier spindelförmig, nehmen aber bei der Eireifung unter starker Vergrößerung Sackform an. Vom Februar bis zum Mai füllen sie beinahe die ganze Leibeshöhle aus. Im Bereich des Ovars verlaufen die Hauptblutgefäße in der Ovarialwand medial vom Mesovarialansatz. Rostral setzen sie sich über das Ovar hinaus in einer Peritonealfalte, der Fortsetzung des Mesovariums, fort. Wie die Hoden konvergieren die Ovarien kaudal, um schließlich in einem gemeinsamen Ovidukt unmittelbar hinter dem After zu münden.

Weit kaudal und dorsal in der Leibeshöhle liegt die Harnblase in derselben Lage wie beim Männchen; sie ist mit Peritoneum an der dorsalen und kaudalen Wand der Leibeshöhle befestigt. Die Blase ist aber beim Weibchen viel kleiner und vor allem schmaler als beim Männchen (Abb. 1 b, 8). Der Abschnitt kranial vor dem Harnleiter ist auch immer kürzer als das entsprechende Stück beim Männchen. Nach außen mündet die Blase durch eine Harnröhre auf einer Papille hinter dem Ovidukt.

Die Papille ist kegelförmig, aber etwas kranial-kaudal abgeplattet und spitz, jedoch kleiner, dünner und bei weitem nicht so kräftig wie beim Männchen (Abb. 2b). Sie sitzt in einer niedrigen Vertiefung hinter der Oviduktöffnung. Ihr Farbton ist derselbe wie beim Männchen. Obwohl sie beim Weibchen nur die Urethra enthält, wird sie auch hier als Urogenitalpapille bezeichnet.

2. Ovar.

a) *Makroskopisches Verhalten.* An den Eierstöcken der Knochenfische unterscheiden wir solche mit und ohne besonderen Ausführungsgang (Salmoniden).

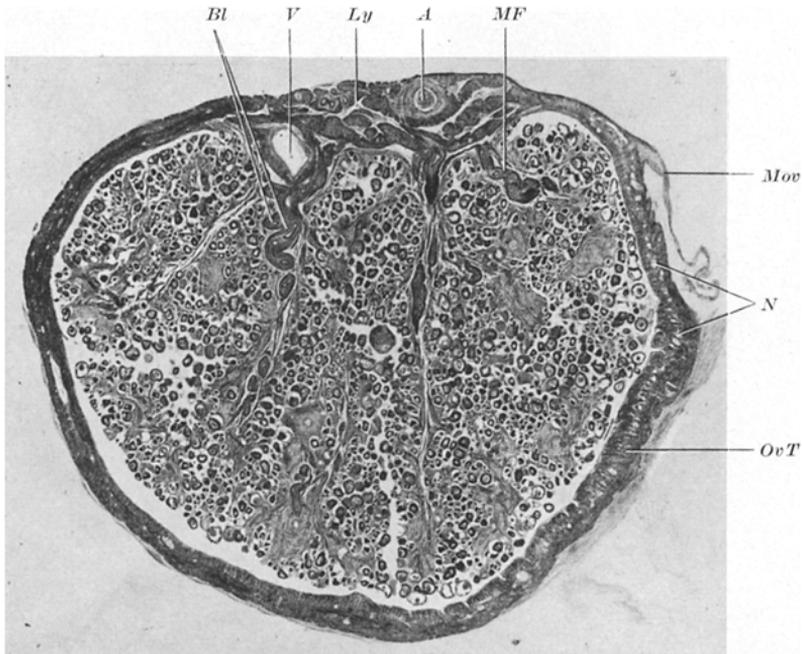


Abb. 15. Querschnitt durch ein Ovar. Länge: 40 cm. (Fixation: Sublimat-Eisessig. Dicke: 15 μ . Färbung: Azan. Vergr. 11 \times .) A Arterie; Bl Blutgefäße; Ly lymphatische Spalträume; MF Muskelfalten; Moo Mesovarium; N Nerven; OvT Ovarialtasche; V Vene.

Ovarien mit besonderem Ausführungsgang treten in 2 Typen auf: Eierstöcke mit endoovarialem Eileiter (die meisten Knochenfische) und Eierstöcke mit parovarialem Eileiter (einige Knochenfische). Zu letzterem Typ gehört das Rotbarschovar. Das ovariale Ende des Eileiters erweitert sich zu einer Tasche, die das Ovar bis auf den Hilus umgibt. Diese Ovarialtasche liegt, durch einen schmalen Spalt vom Eierstock getrennt, wie ein Sack um das eiertragende Stroma. Die Wand der Ovarialtasche ist muskulös. Die eiertragenden Lamellen füllen das ganze Innere dieses Sackes aus, sind aber nur an einem schmalen Streifen längs des ovarialen Hilus an der Wand der Tasche befestigt. Dieser Streifen liegt dorso-lateral auf der Innenseite unter den Hauptblutgefäßen, die am Ovar entlang laufen (Abb. 14).

An der Stelle, an der sich die beiden Eierstöcke zur Bildung des unpaaren Oviduktes vereinigen, treten auch die Hauptblutgefäße zu einem gemeinsamen

Stamm zusammen, der im Mesovarium dorsalwärts läuft. Sie geben aber vorher jederseits einen dem Ovidukt anliegenden kaudalverlaufenden Ast ab. Diese Äste vereinigen sich kaudal, verzweigen sich wieder und entsenden Zweige zur Blase.

Von den Hauptblutgefäßen gehen unter rechten Winkeln zahlreiche Zweige sehr verschiedener Größe und Stärke aus. Die Mehrzahl biegt nach innen um, die übrigen Gefäße verlaufen in die Ovarialtasche. Die nach innen biegenden Äste sind auf den etwa 1—2 cm breiten Streifen begrenzt, der das eiertragende Stroma innerhalb des Ovars mit der Ovarialtasche verbindet.

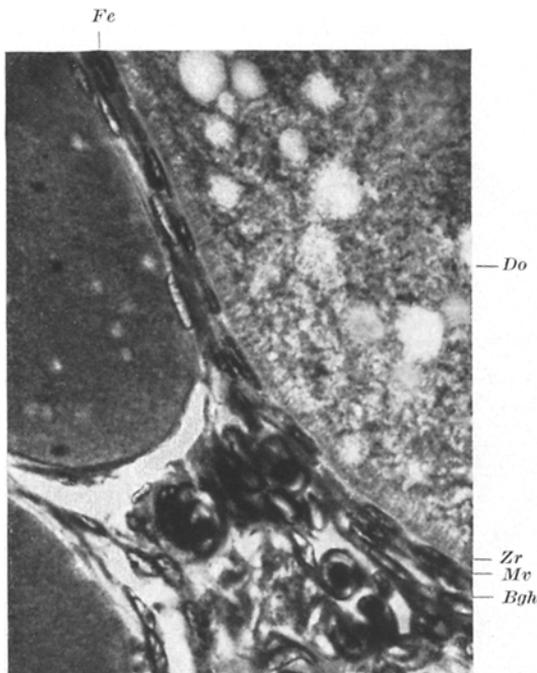


Abb. 16. Schnitt aus einem Ovar. Gefangen 9. 6. 53. [Fixation: Susa. Färbung: Trichrom nach GOMORI (1950). Dicke: 5 μ . Vergr. 920 \times .] *Bgh* Bindegewebshülle; *Do* Dotter; *Fe* Follikelepithel; *Mv* Membrana vitellina; *Zr* Zona radiata.

b) Mikroskopisches Verhalten. Die mikroskopische Anatomie des Ovars sei mit der Betrachtung des Eierstocksinhaltes begonnen. Von den oben erwähnten Streifen erheben sich 3—4 Hauptfalten in die Ovarialtasche hinein, die Blutgefäße und Muskelfasern enthalten (Abb. 15). Sie tragen kleinere Falten, in denen die Eier geborgen sind. Die Blutgefäße verzweigen sich bis in die feinen Falten des eiertragenden Gewebes. Dieses sog. Stroma enthält neben den Oozyten abgerundete, epithelartige Zellen. Die feinen Falten teilen sich in zottenartige Gebilde auf, die frei von Muskelfasern sind und an ihrer Oberfläche von Kapillaren umspinnen werden. Wenn die Eier reif sind, ist von diesem Gewebe nur wenig zu sehen. An seiner Stelle liegen die Eier, die nun ihrerseits von Blutkapillaren umhüllt werden.

Um ein möglichst einheitliches Bild des Rotbarschovars zu geben, wird ein Juni-Tier beschrieben, an dem die Eimembranen am besten und gleichmäßigsten ausgebildet sind. Die verschieden großen Eier selbst erscheinen in Schnitten meistens gegenseitig abgeplattet. Die größten Eier besitzen einen blasigen, grobkörnig strukturierten Kern mit mehreren Nukleoli (meistens 5—7), die der deutlich sichtbaren Kernmembran anliegen. Das feinkörnige Zytoplasma enthält viele kleine Fetttropfchen. Das Zytoplasma der kleineren Oozyten ist dunkler als das der reiferen Eier und enthält nur wenige Fetttropfchen. Ihr Kern zeigt wenige grobe Schollen, die Zahl der Nukleoli wechselt.

Die Eimembranen und Bindegewebshüllen entsprechen den bei Knochenfischen bekannten Verhältnissen. Zuinnerst stoßen wir auf die als *Zona radiata* bezeichnete zytoplasmatische Differenzierung, die bei den größeren Eiern im Juni sehr deutlich ist (Abb. 16). Der Ausdruck „*Zona radiata*“ wird in der Säugtierhistologie für den Kranz der radiärstehenden Follikelzellen benutzt, die beim Eisprung mit in den Eileiter übertreten. Die hier erwähnte intraovuläre Differenzierung läßt sich vielleicht den Stäbchensäumen von Drüsenepithelien vergleichen. Sie fehlt bei den kleineren Eiern und ist nur gelegentlich zu anderen Jahreszeiten anzutreffen. Auch bei anderen Fischen wurde die *Zona radiata* nur innerhalb eines kurzen Zeitraumes nachgewiesen (BALFOUR 1878). Die *Membrana vitellina* ist trotz ihrer Zartheit in allen Eiern deutlich zu erkennen. Ihr liegt das flache Follikelepithel auf, innerhalb dessen sich keine Zellgrenzen erkennen lassen. Jedes Ei umschließt eine sehr kapillarreiche Bindegewebshülle (Abb. 17).

Ob die Eier an Ort und Stelle im Ovar befruchtet werden oder erst nach dem Austreten aus dem Stroma des Eierstockes, konnte ich nicht feststellen. Jedenfalls sind die Eifollikel in der zweiten Hälfte des März leer, wenn bereits Embryonen erkennbar sind (Stadium 3 der Entwicklung, S. 157—159). Die Eier liegen frei im Ovar, nur noch von der Eischale umhüllt. Die beiden Hüllen, Follikelepithel und Bindegewebshülle, sind jetzt sehr gut zu sehen (Abb. 18). Auf diese Weise wird das ganze Ei von *Blutkapillaren* für den Gasaustausch und die Nahrungsversorgung umspinnen. Den Hüllen der kleineren Eier fehlen die Blutkapillaren.

Die *Ovarialtasche*, eine glatte Hülle, besitzt eine sehr muskulöse Wand. In nicht ausgedehnten Ovarien ist sie sehr dick (vgl. auch BROCK 1878, Acanthopteren). Die Form des Epithels der Ovarialtasche hängt von der Ausdehnung des Ovars ab. Im Juni, zur Zeit der geringsten

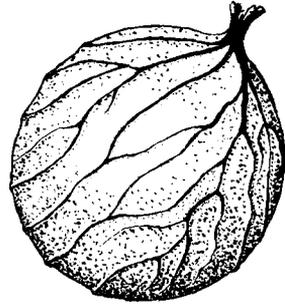


Abb. 17. Blutkapillaren in der Bindegewebshülle eines Eies (vom 12. 2. 54) ca. 30fach.

Größe des Organs, ist es einreihig und kubisch (Abb. 19a, b). Seine Zellen haben einen locker strukturierten, länglichen, häufig senkrecht zur Grundfläche stehenden Kern. Ihr Zytoplasma ist feinkörnig. Im Dezember ist dieses Epithel durch die Ausdehnung der Wand bis zu

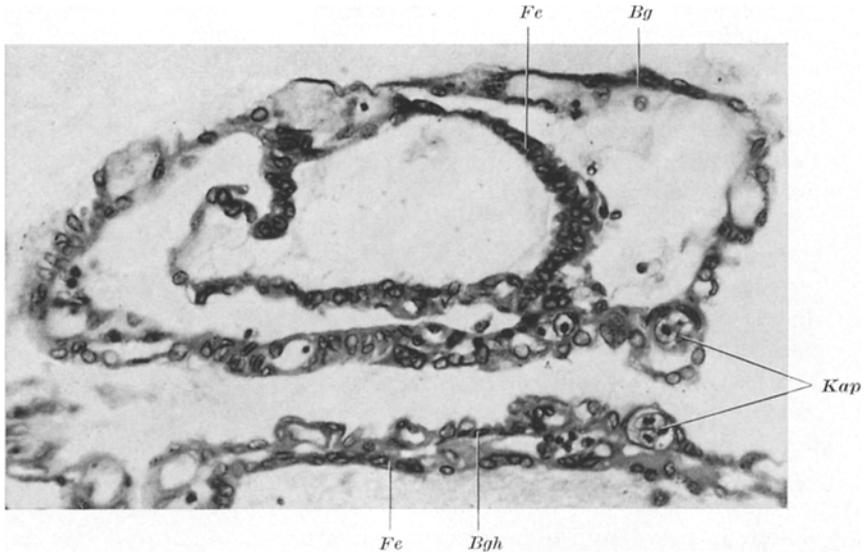


Abb. 18. Schnitt durch einen leeren Eifollikel. Gefangen Mitte März 1953. Länge: 45 cm. [Fixation: Bouin. Färbung: Trichrom nach GOMORI (1950). Dicke: 7 μ . Vergr. 400 \times .] Bg Bindegewebshülle; Fe Follikel epithel; Kap. Blutkapillaren.

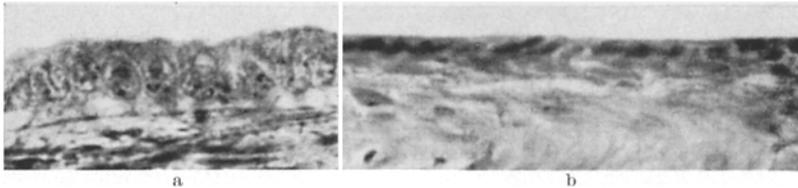


Abb. 19a u. b. Epithel der Ovarialtasche. a Gefangen 5. 4. 53. Länge: 51 cm. [Fixation: Susa. Dicke: 6 μ . Färbung: Trichrom nach GOMORI (1950). Vergr. 740 \times .] b Gefangen 8. 12. 53. Länge: 38 cm. (Fixation: Sublimat-Eisessig. Dicke: 10 μ . Färbung: Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 740 \times .)

einer platten Schicht ausgezogen. Nur an vereinzelten Stellen ist es noch kubisch.

Die *Muskulatur der Ovarialtasche* ist unregelmäßig geschichtet, so daß die Wand an einigen Stellen aus wenigen Schichten zu bestehen scheint, an anderen aus mehreren. An vielen Stellen (Abb. 20) lassen sich folgende Richtungen in den einzelnen Schichten erkennen: Zuinnerst liegt eine meistens dicke Schräg- oder Längsschicht. In dieser Schicht können die Muskelfasern manchmal senkrecht auf der Innenfläche stehen. Die

mittlere Schicht stellt eine Ringschicht dar, die äußerste eine Längsschicht. Diese Schichtung wird jedoch, wie gesagt, mehrmals unterbrochen.

In der Taschenwand verlaufen zahlreiche *Nerven*, die anscheinend ein langgestrecktes Netz bilden. Sie liegen vorwiegend in den mittleren Schichten der Wand oder an deren Grenzen, sind aber in allen Höhen der Wand anzutreffen. Die *Blutgefäße* werden an Querschnitten in sehr verschiedenen Mengen gefunden, vorwiegend in den äußeren Schichten der Wand. Nach Injektion kann man den Verlauf der Blutgefäße schon

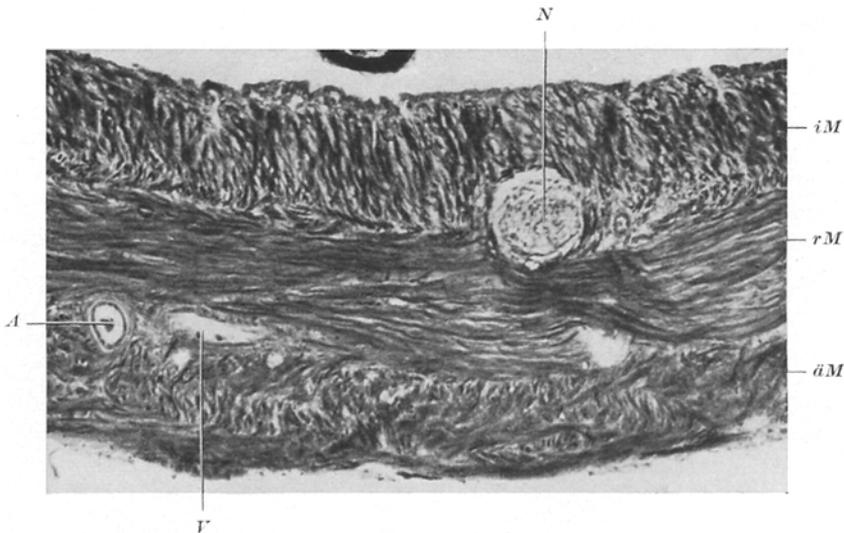


Abb. 20. Querschnitt durch die Wand einer Ovarialtasche. Länge: 40 cm. (Fixation: Sublimat-Eisessig. Färbung: Azan. Vergr. 270 ×.) *A* Arterie; *äM* äußerste Längsmuskelschicht; *iM* innerste Schräg- bzw. Längsmuskelschicht; *rM* Ringmuskelschicht; *V* Vene; *N* Nerv.

makroskopisch in der Außenwand der Tasche erkennen. Ihre Zahl ist so geringfügig, daß ihnen eine wesentliche Bedeutung für Ernährung und Beatmung der Eier bzw. Embryonen kaum zukommen dürfte. Hierfür ist die reiche Kapillarisation der inneren Falten verantwortlich (s. oben).

Im Bereich der Hauptblutgefäße ist die Wand der Ovarialtasche verdickt, die Schichtung aufgelöst. Hier liegen unregelmäßige, hauptsächlich in der Längsrichtung ziehende *Muskelbündel*. An dieser Stelle ist auch die Muskulatur der Falten verankert. Zwischen den Muskelbündeln befinden sich große, *lymphatische Spalträume* in offener Verbindung mit den Lymphräumen des Stromas (Abb. 15). STUHLMANN (1887), der bei *Zoarces* ebenfalls lymphatische Spalträume beobachtet hat, vermutet eine Beziehung zur Viviparität. Derartige Spalträume kommen auch an anderen Stellen vor, sind dort aber viel kleiner und nur vereinzelt.

3. Ovidukt.

Der gemeinsame kurze Ovidukt ist dorsoventral abgeplattet und bildet eine Querspalte an der Ausmündungsstelle zwischen After und Urogenitalpapille. In seiner Wand treten Längsfalten auf, die an den Seiten am stärksten sind. Im Ovidukt setzt sich das Epithel der Ovarialtasche fort. An manchen Stellen sind die Zellen durch Ausdehnung abgeplattet, an anderen Abschnitten aber hoch.

Das *Epithel des Eileiters* wird von lockerem Bindegewebe unterlagert, das die Hauptmasse des Oviduktes ausmacht. Auf den kranialen Abschnitt des Eileiters setzt sich die *Muskulatur* der Ovarialtasche fort. Sie ist hauptsächlich longitudinal ausgerichtet und zunächst nur von spärlichen zirkulären Fasern begleitet. Kaudal verläuft sie mehr radiär und nimmt gleichzeitig rasch an Stärke ab, um bald ganz zu verschwinden. Der kaudale, größte Abschnitt des Oviduktes ist gänzlich muskelfrei und besteht nur aus Bindegewebe, das im kranialen wie im kaudalen Teil des Oviduktes von zahlreichen Blutgefäßen und Blutkapillaren durchsetzt ist. Vor allem ist die Blutversorgung in dem kaudalen Teil und der hinteren Wand reichlich.

Anordnung und Verlauf der Muskelfasern der Ovarialtasche lassen darauf schließen, daß sie die Larven beim Ablachen aus dem Ovar treiben. Der radiäre Verlauf im kranialen Ovidukt muß dabei den Anfangsteil des Eileiters trichterförmig erweitern, was durch die Falten des Oviduktes erleichtert werden dürfte.

4. Harnblase.

Die Beschreibung des *Harnleiters* vom Männchen gilt auch für den des Weibchens. *Die Harnblase des Weibchens* ist in ihrer Größe ziemlich konstant. Nach meinen Messungen läßt sich eine regelmäßige Veränderung nicht feststellen (Tabelle 1, Abb. 7). Die mittlere Länge der Blase beträgt etwa 3,1 cm und 6,8% der Körperlänge, die Breite etwa 1 cm.

Der Bau der Blasenwand entspricht weitgehend den beim Männchen anzutreffenden Verhältnissen. Die sehr dicke muskulöse Wand ist innen sehr faltenreich, Längsfalten und Balken sind gut ausgebildet (Abb. 8a). Auch der Feinbau der Harnblasenwand des Weibchens zeigt keine grundsätzliche Abweichungen von den Verhältnissen beim Männchen. Die histologische Beschreibung der Blase eines männlichen Apriltieres gilt deshalb auch zum größten Teil für die des Weibchens. Doch sind beim Weibchen nie so viele Chromatophoren wie beim Männchen vorhanden.

Wie erwähnt, sind die Größenveränderungen der weiblichen Harnblase geringer als beim Männchen, dementsprechend auch die jahreszeitlichen Veränderungen der Falten und des Epithels. Im allgemeinen ist das Epithel etwas niedriger. Im April zeigen die Harnblasen beider Geschlechter etwa das gleiche Aussehen. Im Laufe des Sommers wird das Epithel etwas höher, die Zylinderzellen sezernieren nur geringfügig, um im Herbst wieder die „normale“ (April-) Form einzunehmen.

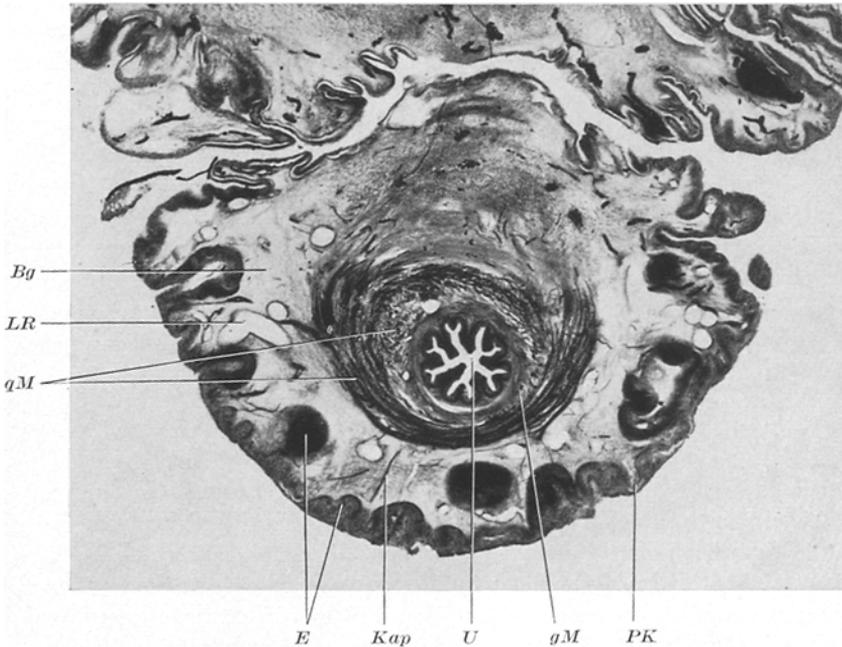


Abb. 21. Querschnitt einer weiblichen Urogenitalpapille. Gefangen 19. 9. 53. Länge: 50 cm. [Fixation: Alkohol-Formol-Eisessig. Dicke: 50 μ . Färbung: Trichrom nach GOMORI (1950). Vergr. 17 \times .] *Bg* Bindegewebe; *E* Epidermis; *gM* glatte Muskulatur; *Kap* Blutkapillaren; *LR* Lymphräume; *PK* Papillenkörper; *qM* quergestreifte Muskulatur; *U* Urethra.

Die Veränderungen in anderen Abschnitten der Blase, z. B. hinsichtlich Größe und Gestalt der Falten, sind nur gering. Bindegewebe, Muskulatur, Blutversorgung und Verteilung dieser Gewebsarten verhalten sich wie beim Männchen.

5. Urogenitalpapille.

Die sog. Urogenitalpapille des Weibchens ist, wie oben erwähnt, kürzer, spitzer und dünner als die des Männchens und enthält nur die Urethra. Das Epithel der Harnblase setzt sich in das der Urethra fort. In der distalen Hälfte der Urethra wird es etwas höher. Apikal tragen

die Zellen Zytoplasmafortsätze. Die Zellgrenzen sind verhältnismäßig deutlich, Kittlinien sind wie beim Männchen vorhanden. Dieses Epithel hört kurz vor der Mündung auf und wird von der Epidermis abgelöst. Wie beim Männchen setzt sich die glatte *Muskulatur* der Blasenwand als innere schwache Längsschicht und äußere kräftigere Ringmuskelschicht in die Papille fort.

Lockeres Bindegewebe nimmt in gleicher Verteilung wie beim Männchen den größten Teil der Papille ein. Es enthält ein *System von quergestreifter Muskulatur*, das sich durch die ganze Länge der Papille erstreckt und an den Seiten am stärksten ausgebildet ist, ohne jedoch die Stärke des Muskelsystems beim Männchen zu erreichen. Die quergestreifte Muskulatur der weiblichen Papille entspricht dem Teil der männlichen Papille, der dort die Urethra umgibt (Abb. 21). *Elastische Fasern* kommen in der Papille nur spärlich vor. Die *Nervenstämme* laufen hauptsächlich seitlich zwischen den Muskelzügen. Die *Blutversorgung* der Papille ist auch beim Weibchen auffallend stark. Bluträume und Lymphräume sind aber bei weitem nicht in dem Ausmaß wie beim Männchen vorhanden. Die Oberfläche der Papille ist noch stärker gefaltet als beim Männchen. Im Aufbau der *Epidermis* besteht gegenüber dem Männchen kein Unterschied; *Sinnesknospen* fehlen.

C. Zur Fortpflanzungsbiologie.

Die anatomische Untersuchung ergibt, daß Urethra und Vas deferens bei *Sebastes* getrennt nach außen münden, daß ferner die Harnleiter bei beiden Geschlechtern in die Blase münden, die damit eine echte Harnblase darstellt. Beim Männchen ist die Harnblase jedoch starken Größenveränderungen unterworfen, die mit dem geschlechtlichen Jahreszyklus parallel laufen. Das größte Ausmaß der Blase wird zur Zeit der Hodenreife erreicht. Die Blase ist außerdem innen sehr faltenreich und ihr zylindrisches Epithel trägt die Kennzeichen einer sehr starken apokrinen Sekretion zur Zeit der Kopulation. Die Blase von *Sebastes* erfüllt also eine Funktion bei der Fortpflanzung. Man könnte sie funktionell einer Art Prostata vergleichen, zumal im Hinblick auf ihre starke Sekretions-tätigkeit zur Zeit der Kopulation. Die Annahme von KOTTHAUS, sie sei eine Vesicula seminalis, die als Samenblase funktioniere, wird durch die Feststellung der anatomischen Verhältnisse und durch die histologischen Untersuchungen, bei denen niemals Spermatozoen in der Harnblase gesehen wurden, nicht bestätigt. Es lag daher das Bedürfnis vor, sich über den Verbleib der Spermatozoen zu unterrichten und den Entwicklungsablauf im Ovar nach Möglichkeit vom Beginn an zu verfolgen.

I. Material und Methoden.

Zum Nachweis von Spermatozoen wurden von angelandetem Material Opalblau-Ausstrichpräparate des Blaseninhaltes nach der Methode von BRESSLAU-ZEIGER (1928) (vgl. ROMEIS 1943, § 2167) gewonnen.

Ovarienausstriche wurden auf folgende Weise angefertigt: Die Ovarialtasche wurde aufgeschnitten, so daß das Stroma frei lag. Dies und die Innenfläche der aufgeschnittenen Tasche wurden mit einem sauberen Objektträger berührt, dazu ein Tröpfchen der Opalblaulösung gegeben. Die weitere Behandlung erfolgt wie bei der Herstellung der Blasenpräparate. Von jedem Ovar wurde ein Präparat aus dem kranialen, eines aus dem kaudalen Teil angefertigt. Gleichzeitig wurden die Eier aus diesen Ovarien in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Binokular untersucht und dann in 4—7%igem Formol für eventuelle spätere Untersuchungen aufbewahrt. Totalfärbungen der Eier wurden mit alkoholischer Boraxkarminlösung, Hämatoxylin nach HANSEN und Gallocyenin durchgeführt.

II. Befunde.

In den Ausstrichen des Blaseninhaltes wurden weder bei Männchen noch bei Weibchen Spermatozoen gefunden, auch nicht in der Zeit, in der die untersuchten Männchen absamten oder schon abgesamt hatten. Deshalb wurden auch die Ovarien ausgestrichen. Die ersten Ausstriche von Eierstöcken stammen vom *Dezember* 1953. In den Ovarien aller (7) untersuchten Weibchen fanden sich Spermatozoen in ziemlich großen Mengen. In den folgenden Monaten durchgeführte regelmäßige Untersuchungen ergaben, daß *bis März* in den meisten Ovarien — bei über 90% der untersuchten Fische — Spermien zu finden sind. Das Resultat dieser Untersuchungen geben Abb. 22 und Tabelle 2 wieder. Das angegebene Verhältnis der Menge der Spermien in jedem Ovar beruht auf einer Schätzung der Häufigkeit von Spermatozoen im Ausstrichpräparat. In den Monaten April—Juni, vor allem Mai—Juni, wurden die Ovarien besonders ausgesucht, in denen noch Spermatozoen zu erwarten waren,

Tabelle 2. Auf die Monate verteilter Prozentsatz der untersuchten Tieren, in deren Ovar Spermien gefunden wurden.

Monate	Viele		Mittel		Wenige		Keine		Zusammen	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
Januar	7	25,9	12	44,5	6	22,2	2	7,4	27	100
Februar	8	18,6	14	32,6	18	41,8	3	7,0	43	100
März	9	19,6	14	30,4	19	41,3	4	8,7	46	100
April	—	—	—	—	10	41,7	14	58,3	24	100
Mai	—	—	—	—	16	37,2	27	62,8	43	100
Juni	—	—	—	—	1	10,0	9	90,0	10	100
Juli	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
August	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
September	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oktober	7	22,6	1	3,2	—	—	23	74,2	31	100
November	16	43,5	3	9,1	3	9,1	11	33,3	33	100
Dezember 1953	4	57,1	3	42,9	—	—	—	—	7	100

da die Embryonen verhältnismäßig wenig entwickelt waren. Den Schätzungen liegen für jeden Monat Proben aus mehreren Fängen (2—7, meistens 3—4) zugrunde. Von jedem Fang wurden 8—12 Tiere jeden Geschlechtes untersucht. Bei den letzten Proben handelt es sich meistens um nur sehr wenige und kümmerliche Spermienreste. Nach diesen Untersuchungen ist anzunehmen, daß die Befruchtung der Eier im März stattfindet.

In den Monaten *November—Dezember* weisen die Hoden graugelbliche Tönung auf, die Ränder ein etwas glasiges Aussehen. Im Inneren sind sie

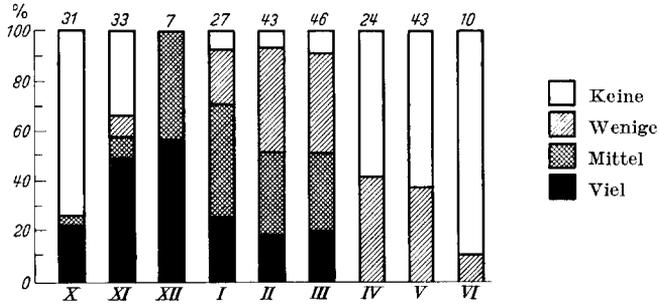


Abb. 22. Spermienfunde im Ovar im Jahre 1954 (Dezember 1953). Vgl. Tabelle 2. Über den Säulen die Anzahl untersuchter Tiere.

aber (Ductus epididymidis und Ductuli efferentes) weiß von Sperma. Anfang Januar zeigen sich Ductus epididymidis und Vas deferens noch immer mit Spermien gefüllt und bilden einen hellen Streifen die Hoden entlang. Gegen Ende des Monats läßt sich das Sperma nur bei ganz wenigen Hoden makroskopisch feststellen. Der größte Teil der Tiere hat schon ganz abgesamt. Allerdings kann man in Hodenausstrichen einiger Tiere vereinzelte Spermien bis weit in den Februar hinein finden. Die Begattung muß also in der Regel bis Ende Januar stattgefunden haben. Da die Spermien nur im Ovar zu finden sind, müssen sie bis zur Zeit der Befruchtung auch dort aufbewahrt werden. In einem Querschnitt durch ein Ovar vom Anfang Dezember habe ich auch histologisch viele Spermien nachweisen können. Sie liegen zwischen den Eiern und sind von Sekret umhüllt (Abb. 23).

Wie die graphische Darstellung (Abb. 22) besagt, sind im *Oktober* wieder Spermien im Ovar zu finden. Die Proben von insgesamt 31 Weibchen aus diesem Monat stammen vom 12., 14. und 22. Oktober. In Ovarien von 8 Tieren — d. h. von fast 26% — sind Spermien, und zwar in jedem Ovar, zahlreich vorhanden. Die Begattung muß bei diesen Tieren also schon stattgefunden haben. Wir dürfen daraus folgern, daß die Begattungszeit im Jahre 1954 im Oktober begann und — wie erwähnt — im letzten Jahr bis in den Januar hinein gedauert hat. Die

Übertragung von Sperma vom Männchen auf das Weibchen, die *Begattung*, findet in der Zeit von Oktober bis Januar statt. Im April nimmt die Zahl der spermienenthaltenden Ovarien rasch ab.

Es wurde ferner versucht, die *Befruchtungszeit* durch *Feststellung der ersten Furchungsstadien* zu ermitteln. Dies scheint in Totalpräparaten (Hämatoxylinfärbung nach HANSEN, alkoholische Boraxkarminlösung mit oder ohne vorausgehende Entfettung, Gallocyanin) außerordentlich schwierig zu sein. Die Boraxkarminfärbung hat sich bei der Beurteilung

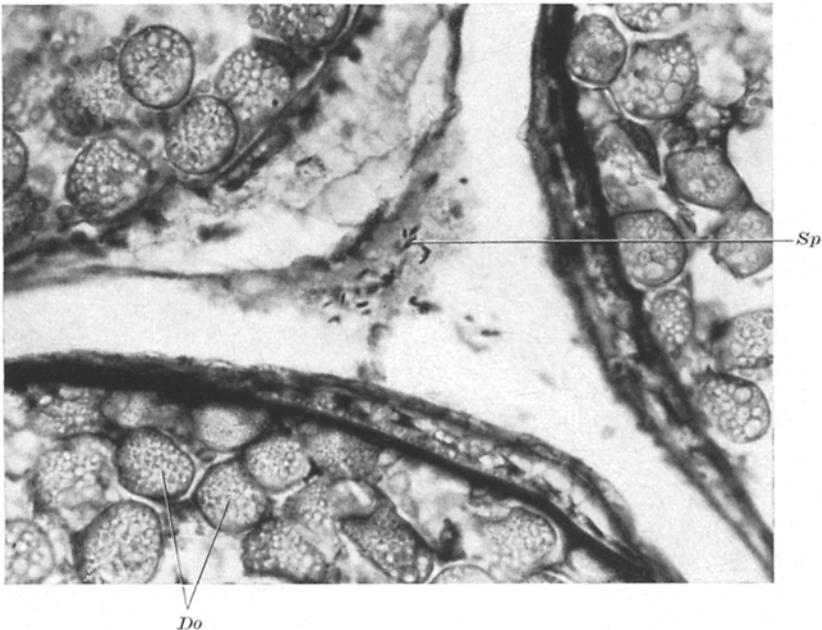


Abb. 23. Schnitt aus einem Ovar. Spermien frei in einer Sekretmasse zwischen den Eiern. Gefangen 8. 12. 53. Länge: 38 cm. (Fixation: Sublimat-Eisessig. Färbung: Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 450 \times .) Do Dotterkugeln; Sp Spermatozoen.

von Keimscheiben und Embryonen als brauchbar erwiesen. Die sehr dotterreichen Eier sind reichlich mit Öltröpfchen versehen. Der Dotter besteht aus kleinen Kügelchen, die die Eier stark trüben und die ersten Entwicklungsschritte nicht erkennen lassen, bis die Entwicklung weit über die ersten Furchungsstadien fortgeschritten ist.

Keimscheiben wurden erst im März beobachtet, und zwar in der ersten Hälfte des Monats nur bei wenigen Tieren, in der zweiten Hälfte aber bei den meisten. Für Übersichts- und Vergleichszwecke wurden die Eier laufend untersucht und nach dem Entwicklungsstadium in 5 Gruppen geteilt, und zwar: 1. Eier ohne sichtbare Keimscheibe; 2. Eier mit Keimscheibe; 3. Eier mit Embryonen ohne Augenpigment;

4. Embryonen mit Augenpigment, aber ohne Pigment an anderen Körperteilen und 5. weiter entwickelte Embryonen.

Das Ergebnis dieser Untersuchungen ist in der graphischen Darstellung Abb. 25 und Tabelle 3 niedergelegt. Beinahe die Hälfte der untersuchten Exemplare weist im März schon eine Keimscheibe auf, zum Teil auch Embryonen (Stadium 3). Im April sind nur noch Embryonen von Stadium 3 und 4, je 50%, zu finden. Im Mai sind schon $\frac{3}{5}$ der Embryonen schlupffrei oder sehr weit entwickelt. Die anderen $\frac{2}{5}$ gehören dem Stadium 4 an mit Ausnahme von 2 Exemplaren, die sich

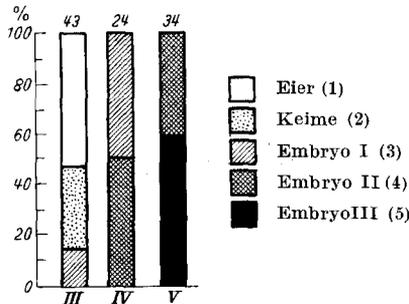


Abb. 24. Verhältnis von Eiern zu Keimscheiben zu Embryonen I—III; März—Mai 1954. Über den Säulen die Anzahl der untersuchten Fische. Die Zahlen in Klammern verweisen auf die im Text beschriebenen Stadien.

noch im Stadium 2 und 3 befinden. In einer Probe am 11. Juni hatten schon alle Tiere abgelaicht, nur wenige Larvenreste waren noch in einigen Ovarien vorhanden. Aus diesen Untersuchungen und dem raschen Abnehmen von Spermienfunden im Ovar im April (Abb. 22) ergibt sich, daß Hauptbefruchtungszeit in diesem Jahre im Monat März gelegen haben muß; wahrscheinlich erfolgten die ersten Befruchtungen schon im Februar.

Begattung befruchtet werden und dann auf einem frühen Furchungsstadium in eine Ruheperiode eintreten (wie z. B. beim Reh), um die weitere Entwicklung erst später fortzusetzen. Gegen diese Annahme spricht aber erstens, daß die Eier zur Zeit der Begattung noch lange nicht reif sind, und zweitens, daß die Spermienfunde im Ovar in den Monaten Dezember — März mit der anlaufenden Embryonalentwicklung im Ei abnehmen.

Es wäre allerdings auch denkbar, daß die Eier schon kurz nach der

Allerdings wurden Spermien während der ganzen Embryonalentwicklung und in der Laichzeit in einem Teil der Ovarien festgestellt. Das

Tabelle 3. Das Verhältnis von Eiern zu Keimscheiben zu Embryonen I—III; März—Mai 1954.

	Entwicklungsstadium	März		April		Mai	
		Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
Eier	1	23	53,4	—	—	—	—
Keimscheibe . .	2	14	32,6	—	—	1	2,9
Embryo I	3	6	14,0	12	50,0	1	2,9
Embryo II . . .	4	—	—	12	50,0	12	35,3
Embryo III . . .	5	—	—	—	—	20	58,9
Total		43	100,0	24	100,0	34	100,0

ist um so auffallender, als man erwarten könnte, daß überflüssige Spermatozoen nach der Befruchtung der Eier sehr rasch zugrunde gehen. Dies läßt sich vielleicht auf folgende Weise erklären: Die Spermien müssen eine längere Zeit befruchtungsfähig im Ovar aufbewahrt werden und es ist gut möglich, daß diese physiologische Konservierung etwas über die Befruchtungszeit hinaus dauert.

Mit KOTTHAUS, LÜLING und anderen Autoren kann ich als *bevorzugte Laichzeit* den Mai angeben.

In ganz wenigen Fällen zeigen die Entwicklungsstufen in demselben Ovar erhebliche Unterschiede. In der Regel finde ich die gleichen Stadien in demselben Ovar. Erwähnt sei, daß im Winter und Frühjahr einige Weibchen mit Eierstöcken beobachtet wurden, die für diese Zeit zu wenig entwickelt waren. Auch war dies bei Tieren der Fall, die offensichtlich früher gelaicht hatten, aber aus irgendwelchem Grunde in diesem Jahr nicht oder sehr verspätet zur Entwicklung gekommen waren.

D. Diskussion.

Nach den vorliegenden Untersuchungen verläuft der geschlechtliche Jahreszyklus des Rotbarsches folgendermaßen:

Anfang Juni sind die frischabgelaichten *Ovarien* stark durchblutet, schlaff und dunkelviolet. Die Zurückbildung geht dann ziemlich rasch vor sich. Im Juli sind die Eierstöcke wieder „normal“, wenn auch klein; mit unbewaffnetem Auge sind keine Eier zu erkennen. Die Wände der Ovarialtasche sind außerdem meistens ziemlich dunkel und wolkig pigmentiert. In der Pigmentierung bestehen große individuelle Unterschiede. Vielleicht handelt es sich dabei um Unterschiede zwischen den beiden von LUNDBECK (1940) und KOTTHAUS (1949 und 1950) beschriebene Formen (s. auch später). Die Ovarien sind in der folgenden Ruheperiode klein und nehmen erst im Oktober wieder etwas an Größe zu. Die Eier kann man dann mit bloßem Auge wieder erkennen.

In den folgenden Monaten werden die Ovarien und die Eier wieder größer. Die Pigmentierung wird weniger deutlich, die Eierstöcke bekommen eine gelbe Farbe. In der zweiten Hälfte des Februars und im März haben sie die größte Ausdehnung und füllen fast die ganze Leibeshöhle aus. Jetzt werden die bisher ziemlich festen Eierstöcke weicher. Im März sind sie von fließender Konsistenz (s. auch LÜLING 1951).

Wie KOTTHAUS und LÜLING angegeben und meine Untersuchungen bestätigt haben, werden die Eier hauptsächlich in diesem Monat (März) befruchtet. Es bleibt offen, ob sie innerhalb der Bindegewebshülle und des Follikel epithels befruchtet werden oder erst nach dem Austreten aus diesen Hüllen. Sollten die Eier wesentlich früher befruchtet werden (s. auch S. 157), so müßte das geschehen, während sich die Eier noch innerhalb der beiden Membranen befinden, solange die Ovarien noch fest sind. Ich neige deshalb zu der Ansicht LÜLINGS, daß sie erst befruchtet

werden, wenn die Ovarien fließend werden, d. h. wenn die Eier aus den Hüllen treten. Das Ovarialgewebe ist erst Ende Februar und im März ganz „flüssig“, also in der Zeit, wenn die ersten jungen Keimscheiben festgestellt werden. Deshalb meint EIGENMANN (1894) auch, daß die Eier bei *Cymatogaster* nach der Befreiung aus den Follikeln befruchtet werden. Intrafollikuläre Entwicklung ist bei *Gambusia* (RYDER 1885) und *Glari-dichthys* (PHILIPPI 1909) beobachtet worden, wo die Eier ohne Eihaut in den Follikeln liegen. Dagegen haben ovipare *Cyprinodonten* stark ausgebildete Eischalen. Die leeren Eifollikel des Rotbarsches im März deuten jedenfalls darauf hin, daß die Befruchtung bei diesem viviparen Teleostier entweder unmittelbar vor oder bald nach der Befreiung der Eier aus ihren ovariellen Hüllen, also Ende Februar und Anfang März stattfindet. Die Embryonalentwicklung läuft im April weiter, die Larven werden im Mai ausgestoßen.

Im Februar finden wir die neuabgesamten männlichen Tiere. Ihre Hoden sind sehr klein und schmal, beinahe drahtförmig, von bräunlicher oder graugelblicher Farbe. Die Harnblase ist ziemlich groß, der Inhalt aber verhältnismäßig gering. Den März hindurch bleiben die Hoden und die Harnblase klein und von derselben Beschaffenheit. Aber etwa gegen Ende April werden sie wieder etwas heller und größer. Erst im Mai ist ein erheblicher Unterschied zu bemerken. Gegen Ende des Monats Mai und vor allem im Juni sind die Hoden groß, weiß, außerdem sehr weich und verletzlich geworden. Im Juli bleiben sie noch groß, nehmen aber gegen Ende des Monats etwas an Größe ab. Im August sind sie dann meistens kleiner. In diesem Monat finden wir die ersten reifen Spermien in den Hoden. Der Rotbarsch hat also nicht die größten Hoden zur Zeit der Begattung, wie man erwarten könnte und wie es bei den Knochenfischen die Regel zu sein scheint, sondern im Sommer kurz nach der Laichzeit des Weibchens. Das Maximum der Hodengröße fällt beim Rotbarsch, wie die histologischen Untersuchungen gezeigt haben, weder in die Zeit der Begattung, noch in die Zeit der Spermienreife, da sich dann noch keine reifen Spermatozoen in den prallen Hoden finden. Auch LÜLING, dem schon die großen Hoden bei einer Anlandung Anfang Juni auffielen, findet bei diesem Material histologisch keine Spermatozoen. LÜLING glaubt, daß es sich hier entweder um eine besondere Rotbarschpopulation handelt, oder wahrscheinlicher um Tiere, die aus irgendwelchen Gründen nicht zur Begattung gekommen sind und deshalb zu dieser Zeit „hypertrophierte Genitalien“ besitzen. Ob es eine besondere norwegische Rotbarschpopulation gibt oder nicht, soll hier nicht beurteilt werden. Das Merkmal „pralle Hoden“ ist jedenfalls ein „normaler“ Zustand von etwa Ende Mai bis Juli.

Im September sind die Hoden etwas gelblich geworden. Beim Durchschneiden sind sie aber innen ganz weiß und der Samen fließt aus den Ductuli efferentes und dem Ductus epididymidis heraus. Histologische Schnitte aus diesem Monat zeigen, daß das Samenkanälchenepithel (Sertolizellen) schon zum Teil regeneriert ist, sich also im Ruhestadium befindet, obwohl die Ductuli efferentes und der Ductus epididymidis noch Spermien enthalten (s. S. 130). Die Harnblase hat sich indessen vergrößert, ihr Inhalt hat zugenommen.

Im Oktober, zu Beginn der Begattungszeit, sind die Hoden — vor allem in dem kranialen Teil — beträchtlich dünner geworden und sehen graugelblich aus. Das Vas deferens ist jetzt ganz prall mit Spermien gefüllt, ebenso der Ductus epididymidis, der dadurch als heller Streifen am Hoden entlang zu erkennen ist. Bei Druck auf den Hoden oder das Vas deferens tritt Sperma aus letzterem aus. Die Harnblase hat eine beträchtliche Größe erreicht.

Während der Begattungszeit in den folgenden Monaten werden die Hoden allmählich dünner. Ihre Ränder gewinnen ein glasiges Aussehen, ihre Farbe ist graugelb und der Ductus epididymidis hebt sich als heller Streifen deutlicher gegen den dunkleren Hintergrund ab. Im Januar entleert sich der Ductus epididymidis; damit verschwindet der helle Streifen. Die Hoden werden wieder sehr dünn und erhalten Farbe und Gestalt der frischabgesamten Organe. Die Harnblase ist während der Begattungszeit sehr groß und meist reichlich mit Sekret gefüllt.

Wir sehen, daß der *Geschlechtszyklus bei den beiden Geschlechtern nicht parallel* verläuft, wie es der Regel bei den Knochenfischen entspricht. Weiterhin wurde gezeigt (S. 157), daß die Begattung im Oktober bis Januar stattfindet, wenn die Eierstöcke ziemlich klein und die Eier noch unreif sind. Die Spermatozoen müssen deshalb im Ovar bis zur Zeit der Befruchtung der reifen Eier im März aufbewahrt werden.

Dieses ungewöhnliche Verhalten wurde schon von EIGENMANN (1894) bei *Cymatogaster aggregatus* (Embiotocidae) beschrieben. Bei diesem Fisch werden die Spermien bis zu 6 Monaten im Ovar aufbewahrt. Die Kopulation erfolgt im Juni oder Juli, die Befruchtung der Eier aber erst im Dezember. Über das Zustandekommen dieser zeitlichen Verschiebung der Geschlechtsreife schreibt EIGENMANN für *Cymatogaster* folgendes (S. 420): „The normal or former period for maturation of the oviparous ancestors of *Cymatogaster* very probably coincided with the present time of copulation, or nearly with the present time of extrusion of the young; the eggs, however, which should be fertilized by these spermatozoa, have just been set free in the shape of living young. They, therefore, remain in the ovary in a dormant condition till the *next* series of eggs become mature, which they fertilize.“

Geht man von der Tatsache aus, daß die Vorfahren des Rotbarsches ovipare Fische waren, deren Eier beim Ablaihen befruchtet wurden, dann kann die Verschiebung dadurch zustande gekommen sein, daß die Hodenentwicklung beschleunigt wurde und die Begattung deshalb

stattfindet, bevor die Eier reif sind, oder dadurch, daß die Ovarien in der Entwicklung gehemmt werden und die Befruchtungsreife auf einen späteren Zeitpunkt verschoben wird. Dies könnte durch Änderung der hydrographischen Verhältnisse zustande kommen, zumal die Geschlechter in bestimmten Jahreszeiten fast vollständig getrennt leben. So bestehen die Rotbarsch-Anlandungen in der Zeit vom Ende der Begattung bis zum Ausschlüpfen der Larven vorwiegend aus Weibchen. Die prozentuale Verteilung der Geschlechter bei den angelandeten Fischen gewinnt von diesem Gesichtspunkt aus neues Interesse, zumal nach meinen Beobachtungen auch Unterschiede der Verteilung durch die Fangorte bedingt zu sein scheinen. So sah ich bei 3 Fängen vor der nord-norwegischen Küste im Mai nur etwa 5% Weibchen. Bei Fängen um Island fand ich in der gleichen Zeit etwa 60% Weibchen.

Es besteht kein Zweifel, daß die *Harnblase des Männchens* zum Fortpflanzungsgeschäft in Beziehung steht. Die Größenveränderung der Blase und die starke sekretorische Tätigkeit des Epithels zur Zeit der Begattung deuten darauf hin. Die Annahme von KOTTHAUS, daß die Blase eine Vesicula seminalis sei, ist nicht haltbar. Auch LÜLING bezweifelt diese Ansicht. Da er zu keiner eigenen Auffassung über die Funktion der Blase kommt, gibt er ihr den Namen „Blase am Rektum“, der absichtlich nichtssagend ist. Die Einmündung der Ureteren zeigt, daß die Blase eine echte Harnblase ist. Ihr apokrines Sekret, das bei der Begattung zusammen mit den Spermien übertragen werden kann, könnte die Beweglichkeit und den Stoffwechsel der Spermatozoen beeinflussen, wie es von den Absonderungen der Anhangsdrüsen des männlichen Genitalapparates bei gewissen Fischen und den Säugetieren bekannt ist. Auch beim Rotbarsch ist der Samen im Vas deferens zähflüssig. Bei der langen Wartezeit der Spermatozoen im Ovar wird man ohnedies an eine physiologische Konservierung denken müssen. Vielleicht auch dienen Harn und Sekret nur zur Erleichterung der Spermienübertragung etwa nach dem Prinzip einer Wasserstrahlpumpe.

Der histologische Bau der *Urogenitalpapille des Männchens* kennzeichnet sie als ein *Kopulationsorgan*, wie zu erwarten war und auch von anderen Autoren angenommen wurde. Die starke Blutversorgung, die lockere Struktur des Bindegewebes, die Faltung der Oberfläche und die Anwesenheit quergestreifter Muskulatur sprechen dafür, daß sie erigibel ist. Die Muskulatur kann zur Erektion (Verlängerung bzw. Verkürzung) der Papille oder zum Auspumpen des Samens bzw. Blaseninhaltes dienen. Vermutlich ist beides eng miteinander verbunden und mehr oder weniger durch den Verlauf der Muskelfasern und ihrer Kontraktion bedingt (s. auch GÖRTTLER 1932).

Die von LUNDBECK (1940) und KOTTHAUS (1949 und 1950) beschriebenen Rotbarschformen, Tiefen- oder Schnabelbarsch und die

echte Form, wurden bei der Untersuchung nicht berücksichtigt. Aber gegen Ende der Serienuntersuchungen (im Oktober) ist mir besonders aufgefallen, daß erhebliche Unterschiede in der *Pigmentierung der inneren Organe* vorhanden zu sein scheinen. So ist die Pigmentierung des Ovars und der männlichen Harnblase beim Tiefenbarsch stärker. Außerdem scheinen die männlichen Harnblasen dieser Form im Oktober größer zu sein. In einer Anlandung vom 12. Oktober, die überwiegend aus Tiefenbarsch bestand, wurden Spermien in 6 Ovarien von 10 untersuchten Tieren festgestellt. In zwei späteren Anlandungen, vom 14. und 22. Oktober, die hauptsächlich die echte Form enthielten, wurden Spermatozoen bei jeder Anlandung nur in einem Ovar bei 9 bzw. 12 untersuchten Tieren ermittelt. Diese spärlichen Beobachtungen vermögen aber nicht festzustellen, ob hier bedeutende Unterschiede vorhanden sind. Ihre Erweiterung ist wünschenswert.

Die *Zeit der Begattung*, Anfang Oktober bis Mitte Januar, ist von dem Auftreten der Keimscheiben im März durch einen Zeitraum von $1\frac{1}{2}$ —5 Monate getrennt. In dieser Zeit finden sich reichlich *Spermatozoen im Ovar*. Ob der Zeitraum vor der Befruchtung oder nach der Befruchtung, aber vor dem Entwicklungsbeginn überbrückt wird, konnte nicht zweifelfrei festgestellt werden. Die späte Eireifung (Ende Februar bis Anfang März) spricht dafür, daß die Verzögerung vor der Befruchtung liegt.

Die Frage, ob der Rotbarsch zeitweise nach Männchen und Weibchen *getrennte Schwärme* bildet, ist von großem fischereibiologischen Interesse. Sie konnte von mir nur berührt werden. Das zur Verfügung stehende Material zeigt eine deutliche Abhängigkeit der Geschlechterzusammensetzung von Jahreszeit und Fangplatz. Bei dieser Frage ist aber zu berücksichtigen, daß die beiden Formen des Rotbarsches sich auch hierin unterscheiden können.

Zusammenfassung.

Das topographische und makroskopische Verhalten und die mikroskopische Anatomie des Genitalapparates, der Harnblase und Urethra des Rotbarsches werden untersucht.

Männchen. Die paarigen *Hoden* haben ein gemeinsames Vas deferens. Vas deferens und Urethra münden getrennt auf einer Urogenitalpapille. Die tubulös gebauten Hoden besitzen eine dreieckige Querschnittsform. Sie erreichen ihre maximale Größe im Juni—Juli; zur Zeit der Kopulation sind sie wieder etwas geschrumpft. Die samengefüllten Ductuli efferentes und der Ductus epididymidis bilden im Herbst ein „*Hodenmark*“. Reife Spermatozoen findet man vom August an. Das Samenkanälchenepithel, das schon im Herbst zum Teil regeneriert ist, besteht aus Sertolizellen. *Glatte Muskelzellen* sind im Bindegewebe der Hoden reichlich vorhanden. Ductus epididymidis und Ductuli efferentes werden

von demselben Epithel ausgekleidet. Im September ist das Epithel kubisch bis zylindrisch mit ovoidem basalem Kern; stellenweise zeigt es Merkmale einer schwachen sekretorischen Tätigkeit. Im April ist die Spermatogenese wieder sehr lebhaft geworden; Stützzellen sind dann kaum mehr zu sehen und das Epithel des Ductus epididymidis und der Ductuli efferentes ist unregelmäßig gestaltet. Es setzt sich in das des Vas deferens fort. *Ductus epididymidis* und *Ductuli efferentes* werden von einer Schicht glatter Muskelfasern umgeben. Die Muskulatur des *Vas deferens* ist nur im kranialen Teil vorhanden bis zur Höhe der Einmündungsstelle der Blase in die Urethra.

Die Wand des *Harnleiters* besteht aus Zylinderepithel und glatter Muskulatur mit längsverlaufenden Fasern.

Die *Harnblase* ist starken jahreszeitlichen *Größenveränderungen* unterworfen mit einem Maximum im Dezember und einem Minimum im April—Mai. Ihre Innenfläche ist sehr faltenreich. Die kräftige Wandmuskulatur besteht aus einer inneren Längsschicht und einer äußeren Ringschicht. Das hochzylindrische mit Kittlinien versehene Blasenepithel zeigt im Herbst, wenn die Blase am größten ist (September bis Dezember), also zur Zeit der Kopulation, eine starke apokrine *Sekretions-tätigkeit* und die Harnblase funktioniert wahrscheinlich nach Art einer Prostata. Auf das Vorkommen von *Parasiten* (*Sporozoa*) im Harnblasenepithel (bei beiden Geschlechtern) wird hingewiesen.

In der Epidermis der *Urogenitalpapille* fehlen Sinnesknospen. Das subepitheliale Bindegewebe, das den größten Teil der Papille einnimmt, enthält im kranialen Umfang der Papillenbasis ein dichtes Maschenwerk elastischer Fasern. Innerhalb eines Systems spiralgig verlaufender *quer-gestreifter Muskelfasern* befindet sich ein meist blutgefülltes Lakunensystem. Vermutlich sind diese Systeme für die Erektion der Papille und die Übertragung des Spermas auf das Weibchen von Bedeutung. Im basalen Abschnitt der Papille setzt sich die Muskulatur der Harnblasenwand um die Urethra fort.

Weibchen. Die paarigen *Ovarien* liegen jederseits in einer vom Ende des gemeinsamen Ovidukts gebildeten *Ovarialtasche* und gehören zu dem Eierstockstyp mit parovarialem Eileiter. Ihr Stroma ist nur an einem schmalen Streifen mit der Wand verwachsen. An den Eizellen sind folgende *Eimembranen* nachweisbar: *Zona radiata*, *Membrana vitellina*, Follikelepithel und kapillarreiche Bindegewebshülle. Das Kapillarsystem der Bindegewebshülle des Eies ist fraglos für den Stoffaustausch der Eier bzw. Embryonen verantwortlich.

Die *Ovarialtasche* ist dick und muskulös, ihr Epithel meistens kubisch, bei großer Ausdehnung des Ovars flach. *Lymphräume* in der Wand im Bereich des Hilus stehen in offener Verbindung mit denjenigen des Stromas.

Das *Epithel des Ovidukts* ist eine Fortsetzung des Epithels der Ovarialtasche. Muskulatur ist im kranialen Teil des Eileiters vorhanden. Die Blutversorgung ist im kaudalen Teil und in der hinteren Wand am reichlichsten.

Die *Harnblase* ist kleiner als beim Männchen und beteiligt sich nicht an der Größenveränderung. Ihr Feinbau ähnelt dem der Blase des Männchens.

Die sog. *Urogenitalpapille* ist der des Männchens vergleichbar, doch beschränkt sie sich auf die Urethra. Die quergestreifte Muskulatur und das Blut- und Lymphsystem sind schwächer ausgebildet.

Zur Fortpflanzungsbiologie. Um das *Verbleiben der Spermatozoen* festzustellen, wurden während eines Jahres laufend Ausstriche von dem Blaseninhalt beider Geschlechter und den Ovarien untersucht. *Weder bei Männchen noch bei Weibchen waren jemals Spermien in der Harnblase nachweisbar.* In den Ovarien wurden *Spermatozoen* vom Oktober bis Juni festgestellt, sehr wenige indessen vom April an. Die Hoden erreichen ihre maximale Größe im Sommer, die Spermien sind aber erst im Herbst reif. Da die Männchen im Januar abgesamt haben, findet die *Begattung im Oktober bis Januar* statt. Anfang Juni haben die Weibchen in der Regel abgelaiht. Die Eier reifen unter starker Entwicklung des ovariellen Stromas heran und erreichen ihre volle Reife Ende Februar bis Anfang März. Die Eientwicklung wird kurz dargestellt und in 5 Stadien geteilt und mit dem Verbleiben der Spermatozoen verglichen. Auf Grund der Untersuchung ist die Annahme begründet, daß die *Befruchtung im März* stattfindet. Die *Larven* werden im Mai ausgestoßen.

Die jahreszeitlichen Änderungen von Ovarien und Hoden werden miteinander verglichen. Wahrscheinlich werden die Eier erst *nach ihrer Befreiung aus den Eihüllen* befruchtet. Die Veränderungen der Geschlechtsorgane und der Harnblase weisen einstimmig darauf hin, daß die *Kopulation in den Monaten Oktober bis Januar* stattfindet und daß die *Entwicklung im März beginnt*. Dies steht in Einklang mit den durchgeführten Spermiennachweisen. Es könnten fortpflanzungsbiologische Unterschiede zwischen den beiden Rotbarschformen (LUNDBECK 1940, KOTTHAUS 1949 und 1950) bestehen. Zur Klärung soll bei weiteren Untersuchungen die Zusammensetzung der Anlandungen nach Fangplätzen und Fangzeiten berücksichtigt werden.

Literatur.

BALFOUR, A.: On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates. *J. Anat. a. Physiol.* 10, 17—48 (1876). — On the structure and development of the vertebrate ovary. *Quart. J. Microsc. Sci.* 18 (1878). — BALFOUR, F. M.: On the phenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum. *Quart.*

J. Microsc. Sci. N. S. 18 (1878). — BALLOWITZ, E.: 1. Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoën. Anat. Anz. 1, 363 (1890): — Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoën. Teil III: Fische, Amphibien und Reptilien. Arch. mikrosk. Anat. 36, 225—283 (1886). — BIGELOW, H. B., and B. WELSH: Fishes of the Gulf of Maine. 116. Rosefish (*Sebastes marinus* Linnaeus). Bull. U.S. Bur. Fish. 40, 304 (1924). — BROCK, J.: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jb. 4, 505—572 (1878). — BROEK, A. J. P. VAN DEN: Gonaden und Ausführungsgänge. In L. BOLK u. Mitarb., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 6, S. 1—154. 1933. — BROEK, A. J. P. VAN DEN, G. J. V. OORDT u. G. C. HIRSCH: Harnorgane. In L. BOLK u. Mitarb., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 5, S. 683—854. 1935. — COLLETT, R.: Meddelelser om Norges fiske i Aarene 1875—1878. Forhandlingar i Videnskabselskabet i Christiania, Aar 1879 (1880), Nr 1, 7 (1879). — CUNNINGHAM, J. T.: On the histology of the ovary and the ovarian ova in certain marine fishes. Quart. J. Microsc. Sci. 40 (1898). — *Deutschland Jahrbuch* 1953. Herausgeg. von K. MEHNERT u. H. SCHULTE. — EGGERT, B.: Die Geschlechtsorgane der Gobii-formes und Blenniiformes. Z. wiss. Zool. 139, 249—517 (1931). — EHRENBAUM, E., H. LÜBBERT u. A. WILLER: Handbuch der Seefischerei Nordeuropas, *Sebastes marinus* L. Rotbarsch, Bd. 2, S. 177. 1936. — EIGENMANN, C. H.: On the viviparous fishes of the Pacific coast of North America. Bull. U. S. Fish Commiss. 12, 381—478 (1894). — Sex-Differentiation in the viviparous Teleost *Cymatogaster*. Arch. Entw. mechan. 4, 125—179 (1897). — ESSENBERG, J. M.: Sex-differentiation in the viviparous Teleost *Xiphophorus Halleri* Heckel. Biol. Bull. 45 (1923). — FELIX, W., u. A. BÜHLER: Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. In O. HERTWIG, Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. 3, Teil 1. 1904—1906. — FRANZ, V.: Die Eiproduktion der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.). Wiss. Meeresunters., Abt. Helgol. 9, 63—143 (1909). — FRIESS, E.: Untersuchungen über die Geschlechtsumkehr bei *Xiphophorus Halleri* Heckel. Roux' Arch. 129, 255—355 (1933). — GERHARDT, U.: Kloake und Begattungsorgane. In L. BOLK u. Mitarb., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere Bd. 6, S. 267—350. 1933. Geschlechtsorgane der Tiere. In Handwörterbuch der Naturwissenschaft, II. Aufl., Bd. 4, S. 1170—1195. 1934. — Die accessorischen Geschlechtsdrüsen. In L. BOLK u. Mitarb., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 5, S. 855—894. 1938. — GLASER, G.: Beiträge zur Kenntnis des Lymphgefäßsystems der Fische. Z. Anat. 100, 433—511 (1933). — GOERTTLER, K.: Die Konstruktion der Wand des menschlichen Samenleiters und ihre funktionelle Bedeutung. (Als Beispiel eines eigenartigen, unbekanntem Förderungsmechanismus des Inhalts in einem glattmuskeligen Rohr.) Morph. Jb. 74, 550—580 (1934). — GOMORI, G.: A rapid one-step trichrome stain. Amer. J. Clin. Path. 20, 665 (1950). — GOODSCHILD, H. H.: Some observations on the reproduction of „*Sebastes norvegicus*“ (Ascanius). Fishery Invest., Ser. II 7, No 2, App. II, 21—22 (1924). — HALLER, B.: Über den Ovarialsack der Knochenfische. Anat. Anz. 27, 225—238 (1905). — HEBBARD, H., u. M. PARAT: Oogenesis in certain Teleosts with special reference to the chondriome, vacuome and yolk formation. (Proceedings of the Anatomical Society of Great Britain and Ireland.) J. Anat. a. Physiol. 61, 494 (1927). — IHLE, J. E., P. N. VAN KAMPEN, H. F. NIERSTRASZ u. J. VERSLUYS: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1927. — JENKINS, J. T.: The fishes of the British Isles. *Scorpaenidae*. Second Ed. (1936), Reprinted 1950. S. 43—45. 1950. — JENSEN, A. S.: Researches on the distribution, biology and systematic of the Greenland fishes. 1. *Sebastes marinus*. Vidensk. Medd. nat. For. 74, 89—101 (1922). — JUNGENSEN, H. F. E.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg 9 (1889). — KOTTHAUS, A.: Was wir vom Rotbarsch wissen und nicht wissen. Fischereiwelt,

Beih. 1 (1949). — Ökologische und fischereiwissenschaftliche Untersuchungen über den Rotbarsch. III. Rassenuntersuchungen am Rotbarsch. A. Rotbarschformen von der norwegischen Küste. Ber. dtsh. Wiss. Komm. Meeresforsch., N. F. 12, 1, 94—114 (1950). — Zur Fortpflanzungsbiologie des Rotbarsches (*Sebastes marinus*). Dtsche Aquarien- u. Terrarien-Z. 3, 83—84 (1950). — KRAUSE, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Teleostier, Plagiostomen, Zyklotomen und Leptokardier, Bd. 4. Berlin u. Leipzig 1923. — KRÖYER, H.: Danmarks fiske, Bd. I. Kjöbenhavn 1844/45. — Naturhistorisk Tidsskrift, Ny R., Bd. 1, 1844/45. 1838—1840. — LANGER, W. F.: Beiträge zur Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Morph. Jb. 74, 193—307 (1913). — LEYDIG, F.: Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853. — LICKTEIG, A.: Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Z. wiss. Zool. 106, 228—288 (1913). — LÜLING, K. H.: Über Rotbarsch-Verwandte außerhalb des Nordatlantiks. Fischereiwelt 1950, H. 7, 101. — Zur intraovariellen Entwicklung und Embryologie des Rotbarsches (*Sebastes marinus* L.). Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 71 (1950/51). — LUNDBECK, J.: Rotbarsch — Goldbarsch — Tiefenbarsch. Dtsch. Fischereidrsch. 63, H. 2, 32—33 (1940). — MAURER, F.: Hautdecke der Tiere. In Handwörterbuch der Naturwissenschaft, II. Aufl., Bd. 5, S. 374—388 (1934). — NUSSBAUM, M.: Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. mikrosk. Anat. 18, 1—121 (1880). — PHILIPPI, E.: Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleostier *Glaridichthys januaris* und *Glaridichthys decem-maculatus* in ihrem Einfluß auf Lebensweise, makro- und mikroskopische Anatomie. Zool. Jb., Abt. Morph. 27, 1—94 (1909). — RASMUSSEN, B.: Uerne. In Norges dyreliv., Bd. 3, H. 21, S. 219. 1949. — RABL, H.: Integument der Anamnier. In L. BOLK u. Mitarb., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1, S. 271—374. 1931. — RAUTHER, M.: Fische. In Handwörterbuch der Naturwissenschaften, II. Aufl., Bd. 4, S. 1—53. 1934. — Echte Fische: Integument. In H. G. BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 6, S. 2—184. 1940. — REGAN, C. T.: Fishes. Scleroparei. In Natural History, II. Aufl., S. 275. London 1946. — ROMEIS, B.: Taschenbuch der Mikroskopischen Technik, 14. Aufl. 1943. — ROSEN, D. E., and M. GORDON: Functional anatomy and evolution of male genitalia in poeciliid fishes. Zoologica (New York) 38, 1—47 (1953). — RYDER, J. A.: On the development of viviparous osseous fishes. Proc. U. S. Nat. Mus. 8, 128—156 (1885). — On the intraovarian gestation of the redfish (*Sebastes marinus*). Bull. U. S. Fish. Commiss. 6, 92—94 (1886). — SMITT, F. A.: A history of Scandinavian fishes. The Norway Haddock *Sebastes marinus*, S. 148—152. Stockholm u. Berlin 1893. — STUELMANN, F.: Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter *Zoarces viviparus* Cuv. Abh. Ges. Naturwiss. 10 (1887). — SAEMUNDSSON, B.: Karfaaettin. In Islansk dýr I. Fiskarnir (Pisces Islandiae). Reykjavík 1926. — TÄNING, A. V.: On the breeding places and abundance of the red fish (*Sebastes*) in the North Atlantik. J. du Conseil. 16, 85—95 (1949). — ULMANN, R.: Über die Rektal- und Urogenitalpapillen der Teleostier. Biol. spisy vysoké školy zvérol. Brno, Českoslov. Republ. 2 (1923). — WALDEYER, W.: Eierstock und Ei. Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870. — WEBER, M.: Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morph. Jb. 12, 366—406 (1887). — WEIDENREICH, F.: Gefäßsystem. In L. BOLK u. Mitarb., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 6, S. 375—450. 1933. — VII. Lymphgefäßsystem. In L. BOLK u. Mitarb., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 6, S. 745—854. 1933.

Dr. JAKOB MAGNÚSSON,

Reykjavík/Island, Atvinnudeild Háskólans Fiskideild, Borgartúni 7.