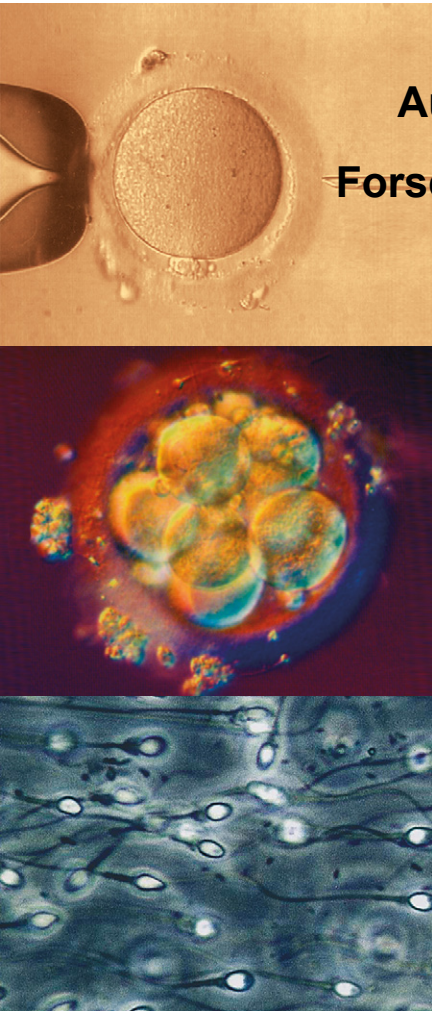


Journal für

Reproduktionsmedizin und Endokrinologie

– Journal of Reproductive Medicine and Endocrinology –

Andrologie • Embryologie & Biologie • Endokrinologie • Ethik & Recht • Genetik
Gynäkologie • Kontrazeption • Psychosomatik • Reproduktionsmedizin • Urologie



**Auf dem Weg der Samenzelle in die Eizelle entdeckt die
Forschung immer noch neue Phänomene und Hindernisse**

Michelmann HW, Schwartz P, Hinney B, Rath D

J. Reproduktionsmed. Endokrinol 2006; 3 (1), 39-44

www.kup.at/repromedizin

Online-Datenbank mit Autoren- und Stichwortsuche

Offizielles Organ: AGRBM, BRZ, DVR, DGA, DGGEF, DGRM, D-I-R, EFA, OEGRM, SRBM/DGE

Indexed in EMBASE/Excerpta Medica/Scopus

Krause & Pachernegg GmbH, Verlag für Medizin und Wirtschaft, A-3003 Gablitz



ENDO FERTI FORUM

ENDOKRINOLOGIE & FERTILITÄT
FÜR KLINIK & PRAXIS

20.-21. März 2026

Universitätsmedizin Mainz

Einladung zu unserer wissenschaftlichen Veranstaltung Endo-Ferti-Forum

Brücke(n) zwischen Unikliniken und Praxen an Rhein und Main(z)

– die aus dem bisherigen Format „Ferti Forum“ ab 2026 hervorgeht –



Freuen Sie sich auf spannende Vorträge und den lebendigen Austausch mit Kolleg:innen und Expert:innen aus Klinik und Praxis. Freitagabend laden wir Sie herzlich zu einem entspannten Empfang ein – eine perfekte Gelegenheit, Kontakte zu knüpfen und den Tag genussvoll ausklingen zu lassen.

Wissenschaftliche Leitung: Univ.-Professorin Annette Hasenburg, Dr. Susanne Theis, Universitätsmedizin Mainz, Sanitätsrat Dr. Werner Harlfinger, BVF Rheinland-Pfalz Dr. Rüdiger Gaase, BVF Hessen Dr. Klaus J. Doubek

Schirmherrschaften: Prof. Nicole Sänger, Uniklinik Bonn, Prof. Jan-Steffen Krüssel, Uniklinik Düsseldorf, Dr. Annette Bachmann, Uniklinik Frankfurt am Main, Prof. Christine Skala, Uniklinik Köln

Weitere Informationen
& Anmeldung unter



Auf dem Weg der Samenzelle in die Eizelle entdeckt die Forschung immer noch neue Phänomene und Hindernisse

P. Schwartz¹, B. Hinney², D. Rath³, H.-W. Michelmann²

Über die ersten Schritte der Gameteninteraktion, d. h. die Bindungsart der Spermatozoen an der Zona pellucida und deren Penetration, existieren widersprüchliche Interpretationen in der Literatur. Rasterelektronenmikroskopische (REM-) Bilder über diese Prozesse helfen bei der Veranschaulichung oder bei den Erklärungsversuchen zur Lösung dieser Kontroversen. Zu Beginn der Gameteninteraktion sind die Corona-radiata-Zellen locker um die Zona pellucida angeordnet. Kanalähnliche Interzellularspalten zwischen ihnen erleichtern den Spermatozoen den Weg zur Zona pellucida. Der erste Kontakt zwischen Spermatozoen und Zona findet auf unterschiedliche Art und Weise statt. Am häufigsten ist eine flache, tangentiale Anheftung mit nachfolgendem Eindringen des Spermatozoons in die Zona. Es gibt jedoch auch ein vertikales Penetrieren, das immer dann auftritt, wenn Cluster von Spermatozoen auf der Zona gebunden sind. Es binden sowohl Spermatozoen mit als auch ohne Akrosomenreaktion. Auch nach einer erfolgten Befruchtung binden noch weitere Spermatozoen an die Zona. Entgegen den Aussagen in der Literatur machen wir nicht nur enzymatische und/oder mechanische Prozesse für den Vorgang der Penetration der Samenzelle durch die Zona pellucida verantwortlich, auch die Zona pellucida scheint an diesem Vorgang beteiligt. Aus REM-Bildern kann der Eindruck entstehen, daß an die Zona gebundene Spermatozoen, inklusive ihrer Schwänze, von der filamentös erscheinenden, extrazellulären Matrix der Zona pellucida umschlossen und so in die Zona integriert werden. Nach unserer Meinung kann es neben einem enzymatischen und mechanischen Vorgang noch ein drittes unterstützendes Phänomen geben, das es ermöglicht, daß ein Spermatozoon die extrem elastische und stabile Zona pellucida durchdringt. Eine Beteiligung der Zona pellucida an diesem Vorgang legen nach unserer Interpretation die REM-Aufnahmen nahe.

Schlüsselwörter: Rasterelektronenmikroskopie, REM, Eizell-Samenzell-Interaktion, IVF, Befruchtung, Oozyte, Mensch

How does the Spermatozoon Penetrate the Zona Pellucida? In literature, there are conflicting statements about the first steps during gamete interaction; i.e. the binding of spermatozoa on the zona pellucida and its penetration. Scanning electron microscopy (SEM) pictures of these processes may help to clarify the situation. During gamete interaction, corona radiata cells are widely dispersed around the zona. Intercellular spaces, like channels between granulosa cells, permit the way of spermatozoa to the zona. In the course of fertilisation, different forms of attachment of the spermatozoon to the zona occur. Most frequently, there is a flat, tangential attachment of the sperm head to the surface of the zona, followed by intrusion into the zona in this horizontal position. However, vertical binding with penetration by the tip of the head first also occurs. In oocytes, in which large numbers of clusters of bound spermatozoa are visible, vertical binding and penetration is usual. Binding occurs with spermatozoa which have or have not undergone an acrosomal reaction. Further sperm binding takes place even on fertilised oocytes and early embryos. In contrast to other reports, not only enzymatic and/or mechanical processes seem to be responsible for the penetration of the zona by the spermatozoon. It is our interpretation that the zona pellucida itself is involved in the process of gamete interaction. In SEM pictures, it looks as if spermatozoa, including the tails which are attached to the zona, are engulfed by zona material. In addition to enzymatic and/or mechanical processes, we are postulating another mechanism that enables the spermatozoon to penetrate the extremely elastic and firm zona pellucida. On the basis of SEM pictures, it is our assessment that the zona pellucida is directly involved in this process. **J Reproduktionsmed Endokrinol 2006; 3 (1): 39–44.**

Key words: scanning electron microscopy, SEM, oocyte-sperm interaction, IVF, fertilisation, oocyte, human

Der Vorgang der Gameteninteraktion im Rahmen der Befruchtung läuft wie eine Kaskade ab [1]. Er beinhaltet die Kapazitation der Spermatozoen, die Erkennung der Oozyte durch die Spermatozoen, die Bindung von Samenzellen an die Eizelle, die akrosomale Reaktion, die Penetration der Zona, des perivitellinen Raumes und des Oolemmas sowie die Fusion des Spermatozoenkopfes mit dem Zytoplasma.

Die Forschung über die Abläufe während der Befruchtung hat nicht nur eine lange Geschichte, sondern auch eine kaum zu überschauende Flut an Literatur hervorgebracht. Es gibt ungezählte, gute Publikationen über die biochemischen Prozesse, die während dieser Kaskade ablaufen [2], doch es existieren bisher wenige Veröffentlichungen, die die ersten Schritte während der Fusion von Ei- und Samenzelle, d. h. die Penetration der Zona pellucida durch die Samenzelle, nicht nur exakt beschreiben, sondern auch bildlich darstellen. Noch vor 25 Jahren schrieb Bavister [3], daß es unbekannt sei, wie

Spermatozoen die Zona pellucida durchdringen: „...we do not yet know the mechanism by which mammalian spermatozoa penetrate the zona pellucida.“

In der Zwischenzeit hat das Wissen über diese Vorgänge zugenommen. Nach Aussage der meisten Publikationen bohrt sich das Spermatozoon mit Hilfe eigener Kraft und enzymatischer Prozesse (Akrosomenreaktion) durch die Zona [4]. Doch offensichtlich ist dieser Penetrationsvorgang nicht so einfach. Nach Edwards und Brody [5] ist bisher nicht geklärt, ob beide Vorgänge überhaupt ausreichen, damit das Spermatozoon die extrem elastische und stabile Zona pellucida penetrieren kann. Der Axialdruck eines Spermatozoons ist allein sicher nicht in der Lage, die Zona mit ihrem dreidimensional angeordneten Gitternetz zu durchdringen. Aus der intrazytoplasmatischen Spermatozoeninjektion (ICSI) ist bekannt, daß selbst die extrem spitze Injektionskapillare nur mit Mühe durch die sehr feste und elastische Zona gestochen werden kann. Auch die enzymatische Wirkung des Akrosins kann beim Eindringen des Spermatozoons nur eine untergeordnete Rolle spielen. Bedford [6] analysierte alle Argumente für oder gegen die allgemeine Auffassung, daß die Spermatozoenpenetration mit Hilfe eines durch Lyse und Vorwärtsbewegung entstandenen Lochs in der Zona stattfindet. Er kam zu dem Schluß, daß die Freisetzung von akrosomalem Lysin keinen lokalen Effekt auf die Zona hat und daß das Durchdringen der Zona nur durch mechanische Kräfte bewirkt wird.

Eingegangen: 13.09.2005; akzeptiert nach Revision: 14.02.2006

Aus dem ¹Institut für Anatomie, Universität Göttingen, der

²Universitäts-Frauenklinik Göttingen und dem ³Institut für Tierzucht, Mariensee

Korrespondenzadresse: Prof. Dr. med. Hans Wilhelm Michelmann, Universitäts-Frauenklinik Göttingen, D-37099 Göttingen; E-Mail: hwmichel@med.uni-goettingen.de

Die vorliegende Arbeit versucht, einen Beitrag zu der kontroversen Diskussion über die Vorgänge der Penetration der Zona pellucida durch die Samenzelle beizusteuern. Dazu wurde die in der PubMed-Datenbank gelistete Literatur ausgewertet und die Ergebnisse wurden mit den eigenen, durch Rasterelektronenmikroskopie (REM) gewonnenen Erkenntnissen verglichen [7].

Bindungsmuster

Als eine Voraussetzung für die Befruchtung muß sich der ursprünglich kompakte und dicht um die Oozyte liegende Cumuluskomplex auflösen. Dieser Auflösemechanismus der kompakten Cumulusmasse ist ein Prozeß der Eizellreifung, der durch die Synthese von Hyaluronsäure in den Cumuluszellen initiiert wird und nicht von der An- oder Abwesenheit von Spermatozoen abhängt [4]. Die Granulosazellen weichen dadurch auseinander, um so Lücken und Durchgänge zu schaffen. Sie befinden sich nur noch in einem lockeren Verbund und stehen durch

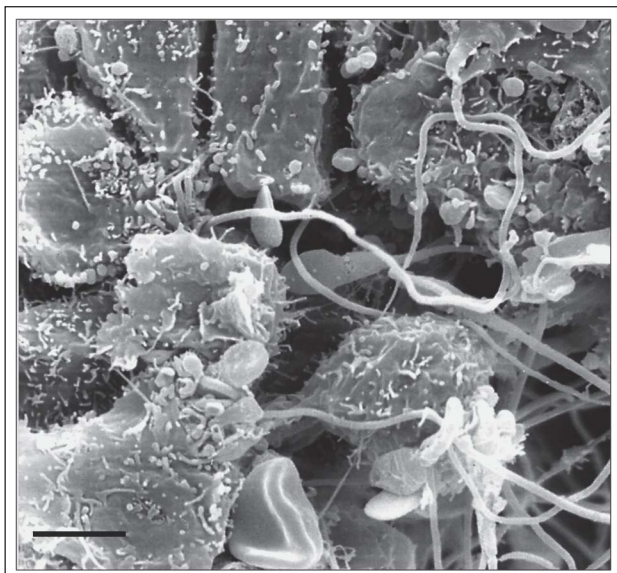


Abbildung 1: Kanalartige Lücken zwischen den Corona-radiata-Zellen leiten die Spermatozoen zur Oozyte (Balken = 5 µm).

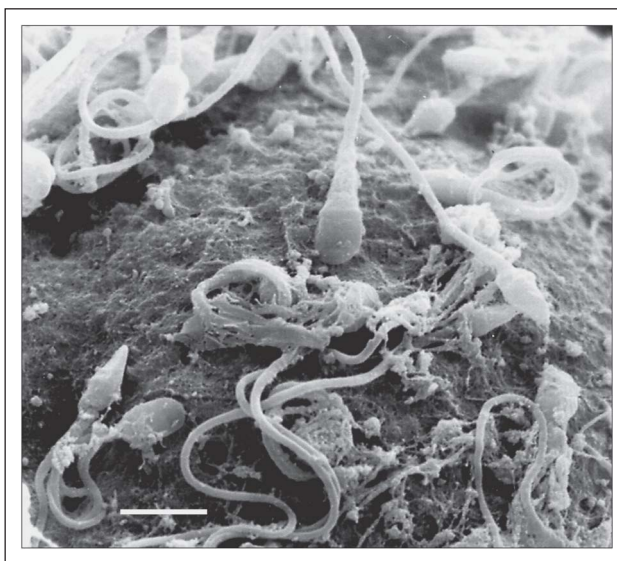


Abbildung 2: Spermatozoen mit und ohne Akrosomenkappe (Balken = 5 µm).

extrazelluläre Fibrillen-Strukturen miteinander in Verbindung. Die Zellen zeigen eine sehr unterschiedliche Morphologie, sind entweder oval oder kubisch und weisen in ihrer vertikalen Position zur Zona pellucida hin (Abb. 1). Um diese zu erreichen, müssen sich die Spermatozoen durch die Zwischenräume einen Weg bahnen. Nur so sind sie in der Lage, die Zona pellucida zu erreichen. Welche genaue Bedeutung die Granulosazellen für die Befruchtung haben, ist bis heute ungeklärt [8].

Laut Lehrmeinung folgt der Spermatozoenbindung an die Zona die akrosomale Reaktion und das Eindringen in die sehr heterogene Struktur der Zona. Auf REM-Bildern sind jedoch auf der Oberfläche der Eizelle gebundene Spermatozoen sowohl mit als auch ohne Akrosomenreaktion nachweisbar. Während einige Samenzellen noch ein intaktes Akrosom zeigen, haben andere dieses bereits verloren. Verglichen mit den Spermatozoen mit intaktem Akrosom sind ihre Köpfe spitzer und schmäler (Abb. 2). Dies bestätigt die Aussagen von Vandevoort et al. [9], daß bei vielen Säugetieren, menschliche und nichtmenschliche Primaten eingeschlossen, eine Zonabindung sowohl vor als auch nach einer Akrosomenreaktion stattfinden kann. Nicht bestätigt werden können die Ergebnisse von Pereda und Coppo [10], die innerhalb der Cumulusmasse keine Spermatozoen ohne Akrosomenreaktion gefunden hatten.

Nachdem das Spermatozoon die Oberfläche der Zona erreicht hat, kann eine Bindung zwischen beiden auf eine sehr heterogene Art und Weise stattfinden. Von lichtmikroskopischen Bildern ist bekannt, daß die Anzahl gebundener Spermatozoen sowie das Bindungsmuster große Unterschiede sowohl innerhalb als auch zwischen Oozyten aufweisen. Dabei macht es keinen Unterschied, ob die Oozyten von verschiedenen oder denselben Frauen stammen [11]. Auch auf REM-Bildern wird diese Heterogenität deutlich. Es gibt keine einheitliche Bindungsform. In der Mehrzahl der Fälle sieht man eine flache, tangentialen Anlagerung des Äquatoralsegmentes des Spermatozoenkopfes mit einer nachfolgenden Verschmelzung in genau dieser Position (Abb. 3). Es gibt jedoch auch die vertikale Bindung mit der Kopfspitze voran (Abb. 4). Besonders an Stellen, an denen eine unüberschaubar große Masse an Samenzellen dicht an dicht nebeneinander an

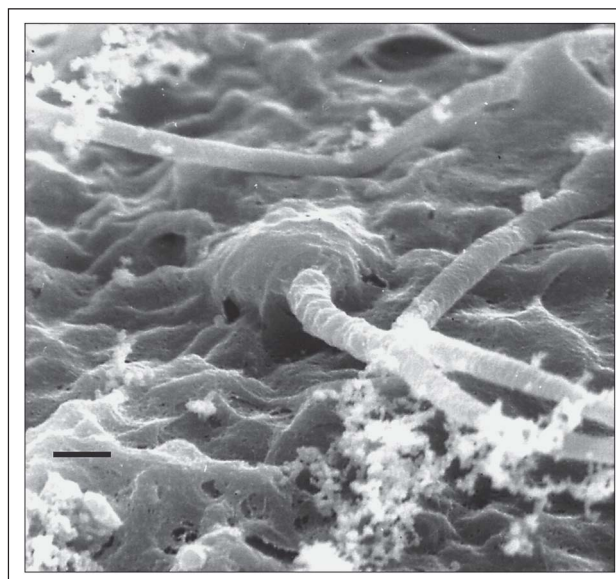


Abbildung 3: Tangentiale Bindung eines Spermatozoons auf der Zona pellucida (Balken = 1 µm).

der Zona gebunden ist, kann man diese Art der Bindung am häufigsten sehen (Abb. 5a und 5b). Diese Clusterbildung von Spermatozoen scheint IVF-spezifisch zu sein, da in diesen Fällen eine unnormale große Anzahl von Samenzellen *in vitro* in das Kulturmedium zum Eizell-Cumuluskomplex hinzugegeben wird. *In vivo* ist eine derartig zahlreiche Anhäufung von Spermatozoen auf REM-Bildern nicht nachweisbar [12].

In Eizellen mit einer netzartigen, porösen Zona verschwinden die Spermatozoen häufig in solchen Poren, sodaß nur noch die Schwänze sichtbar sind (Abb. 6).

Die Aussage von Tulsiani et al. [13], daß befruchtete Eizellen keine weiteren an der Zona pellucida gebundenen Spermatozoen aufweisen, kann so nicht bestätigt werden. In eigenen Untersuchungen konnte beim Menschen [14] und beim Schwein [15] sowohl an befruchteten Eizellen als auch an präimplantatorischen Embryonen eine Vielzahl gebundener Spermatozoen nachgewiesen werden. An frühen *In-vivo*-Embryonen des Schweins steigt die Zahl gebundener Samenzellen mit der Zeitdauer, die diese Embryonen im Ovidukt verbringen. Während an der Zygote im Durchschnitt nur $4,7 \pm 7,6$ Spermatozoen gezählt wurden, stieg diese Zahl auf im Durchschnitt $21,3 \pm 15,6$ Samenzellen pro Blastozyste. Die Spermatozoen hatten sich nicht nur lose angeheftet, sondern waren so tief in die Zona eingedrungen, daß nur noch ihre Schwänze sichtbar waren. Damit ist die Aussage von Hoodbhoy und Dean [16] nicht richtig, daß an frühe Embryonen keine Samenzellen mehr binden. Im Gegensatz zu den *In-vivo*-Embryonen zeigten die *In-vitro*-Embryonen keine Zunahme von gebundenen Spermatozoen mit zunehmender Embryonalentwicklung. Solch eine Zunahme war auch nicht zu erwarten, da die Eizellen für eine *In-vitro*-Fertilisation nur maximal 18 Stunden mit den Spermatozoen zusammenblieben. Danach fand ein Mediumwechsel statt, bei dem die Zygoten aus der Spermasuspension entfernt wurden. Es gab einen weiteren Unterschied zu den *In-vivo*-Embryonen. Im Gegensatz zu ihnen war bei den *In-vitro*-Embryonen die Interaktion zwischen Ei- und Samenzellen nur sehr locker, ohne ein tiefes Eindringen der Spermatozoen (Abb. 7a und 7b).

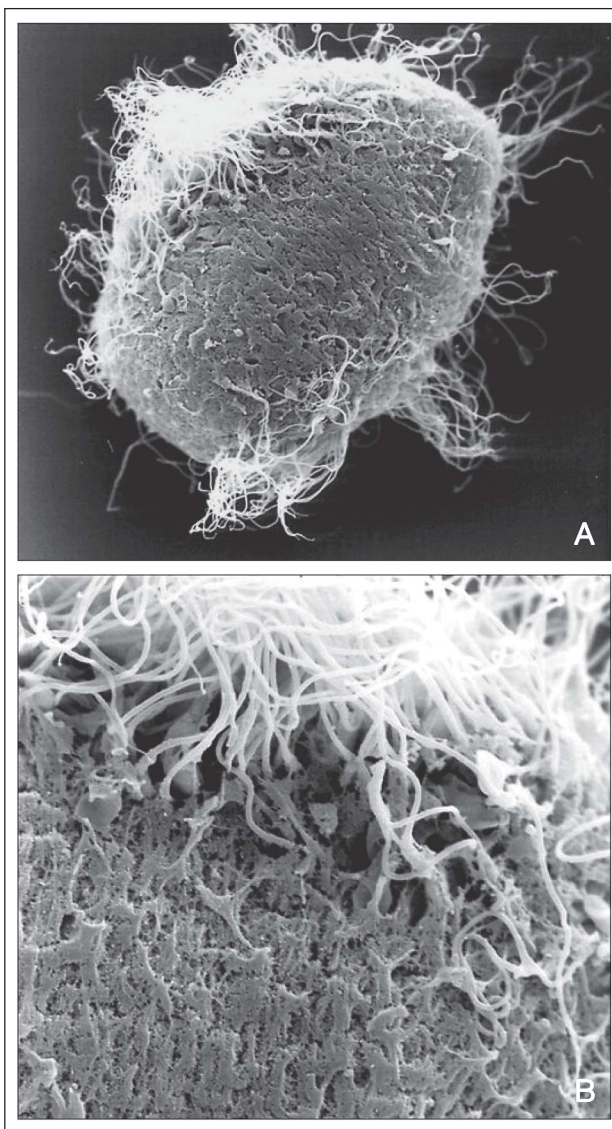


Abbildung 5a und 5b: Clusterförmiges Vorkommen von Spermatozoen in vertikaler Bindung.

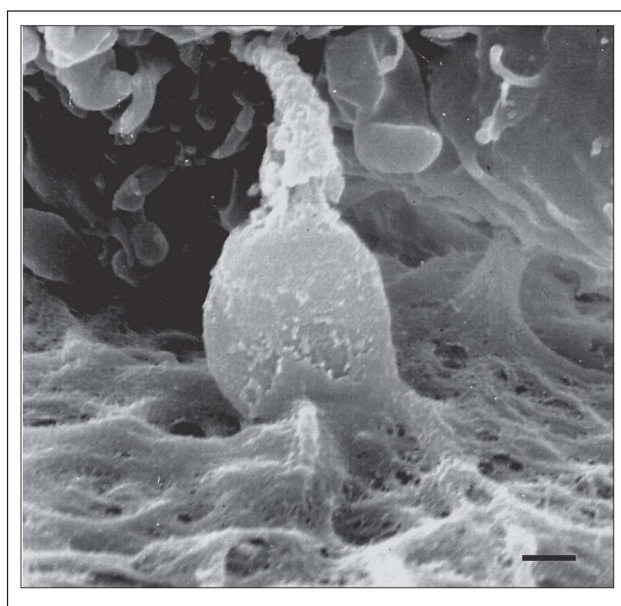


Abbildung 4: Vertikale Bindung eines Spermatozoons auf der Zona pellucida (Balken = 1 µm).

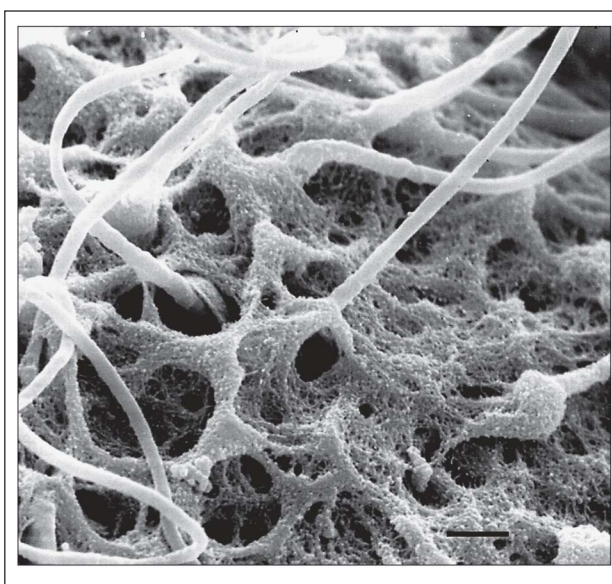


Abbildung 6: Vertikale Bindung von Spermatozoen auf der Zona pellucida. Der Spermatozoenkopf liegt in der porösen Oberfläche der Zona (Balken = 2 µm).

Zwei Theorien

Es ist auffällig, daß selbst in sehr ausführlichen Review-artikeln, in denen im Detail auf alle Vorgänge während der Eizell-Spermatozoen-Bindung eingegangen wird, die Penetration der Zona pellucida durch die Samenzelle nur oberflächlich abgehandelt wird [17]. Als Standarderklärung wird fast immer angeführt, daß die Penetration der Zona sowohl durch Bewegung als auch durch Proteasen und Glykosidasen vollzogen wird [18].

Nach Bedford [19] ist es aber als sicher anzusehen, daß die bei der Akrosomenreaktion freigesetzten Enzyme die Zona pellucida an der Bindungsstelle nicht auflösen. Dies steht im Widerspruch zu Hardy et al. [20] und Yamagata et al. [21], die eine enzymatische Reaktion beschreiben. Bedford [19] vertritt die Ansicht, daß sich das Spermatozoon allein durch mechanische Kraft durch die Zona bohrt, während nach Sutovsky et al. [22] die Penetration des Spermatozoons allein durch proteolytische Aktivitäten von akrosomalen Proteasomen gewährleistet wird. Vertreter beider Denkrichtungen führen unzählige

Beweise an, warum die Enzymtheorie bzw. das mechanische Modell richtig sein sollen [23].

Zur Frage der Mechanik der Spermatozoenpenetration in und durch die Zona pellucida liefern REM-Aufnahmen aufschlußreiche Bilder. Es wird auf diesen deutlich, daß sich Samenzellen nicht ausschließlich durch Druck oder enzymatische Einwirkung ihren Weg durch die Zona bahnen, sondern daß möglicherweise die Zona selbst an der Penetration beteiligt ist. Nach ihrer Bindung an die Zona werden die Spermatozoen von filamentös erscheinender, extrazellulärer Matrix aus Zonamaterial umschlossen (Abb. 8, 9).

Auch beim Schwein ist dieser Vorgang zu beobachten (Abb. 10). Bei diesem Tier, nicht jedoch beim Menschen, kann zusätzlich auch eine enzymatische Reaktion beobachtet werden, die zu einer Lyse der Zonaoberfläche führt (Abb. 11).

Die Tatsache, daß sowohl das Spermatozoon als auch die Zona pellucida an der Penetration der Samenzelle durch

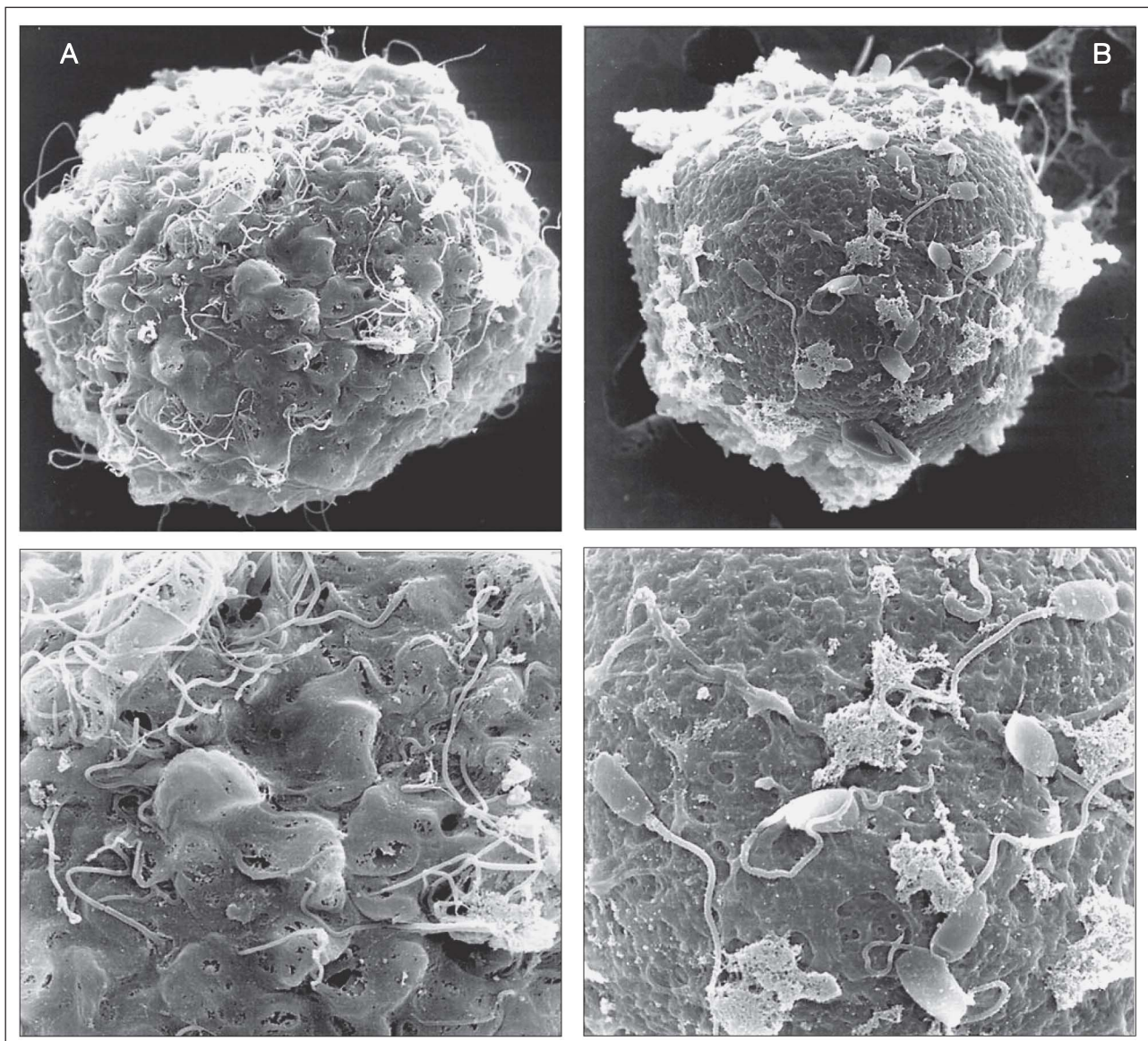


Abbildung 7a und 7b: Spermatozoenbindung an einer *In-vivo*- (7a) und *In-vitro*-Blastozyste (7b) vom Schwein.

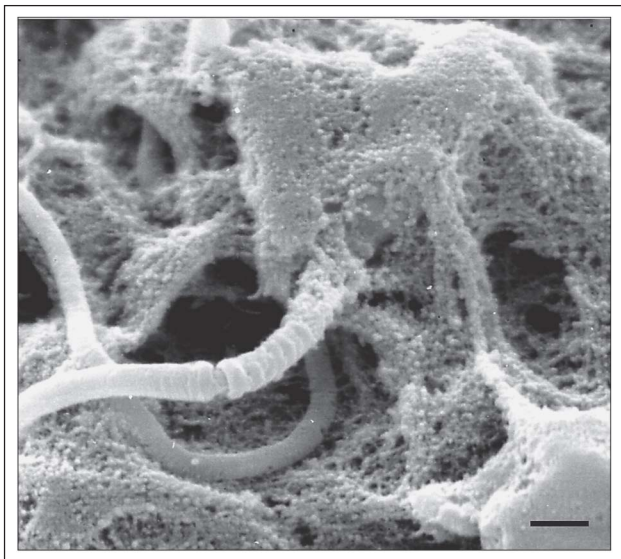


Abbildung 8: Mit granulösem Zonamaterial überwucherter Kopf eines Spermatozoons in der Zona pellucida (Balken = 1 µm).

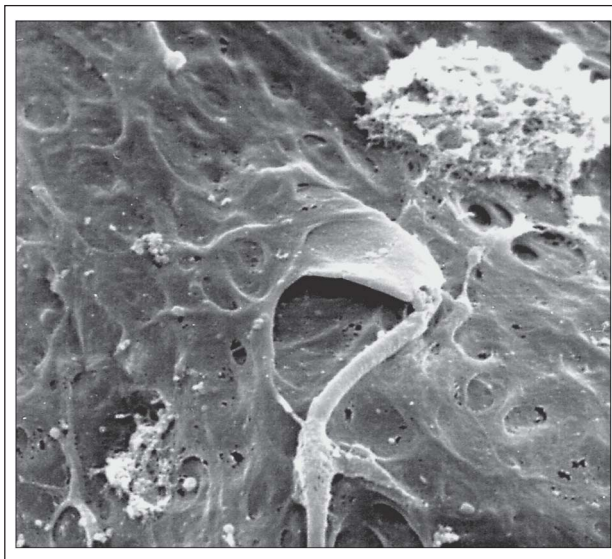


Abbildung 10: Zonamaterial einer Schweineoozyte überwuchert ein Spermatozoon.

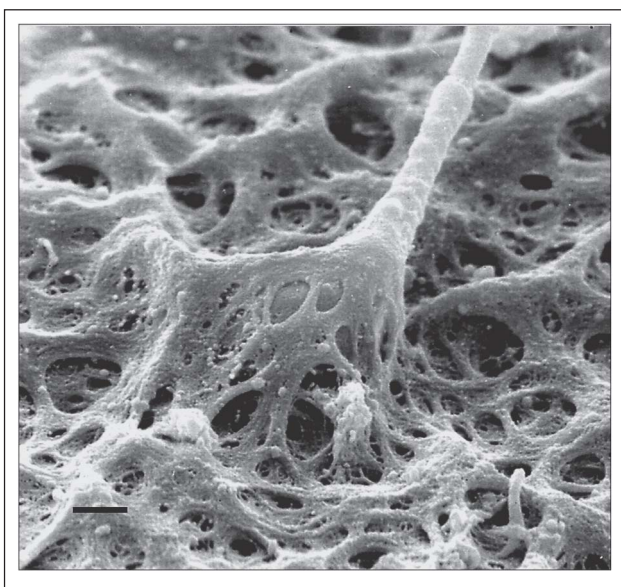


Abbildung 9: Filamentös erscheinende, extrazelluläre Matrix überwuchert den Kopf eines Spermatozoons auf der Zona pellucida (Balken = 1 µm).

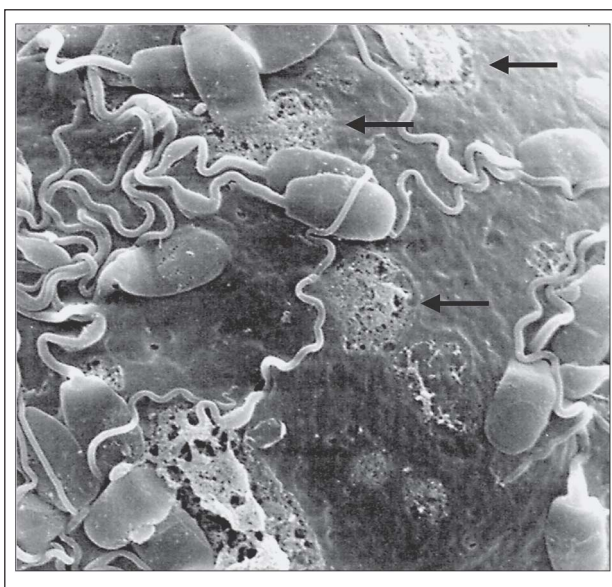


Abbildung 11: Enzymatische Lyse (Pfeile) auf der Zona pellucida einer Schweineoozyte.

die Zona beteiligt sind, steht im Gegensatz zu den beiden bisher üblichen Theorien über die Zonapenetration. Unabhängig von der Art der Bindung (vertikal/tangential) werden die Spermatozoen von den perlschnurartigen, extrazellulären Fibrillen des Zonamaterials umschlossen und in die Zona integriert.

Dieser Vorgang ähnelt dem Beginn der Entstehung der sog. „fertilisation cones“ oder „incorporation cones“, wie sie seit langem bei den Echinodermen (Seeigel, Seesterne etc.) [24, 25], aber auch bei Fischen [26–28], bei *Xenopus* [29] und bei Beuteltieren [30, 31] bekannt sind. Beim Seeigel wird das Spermatozoon mit Hilfe dieses Befruchtungshügels in die Eizelle hineingezogen. In diesem Hügel findet eine massive Aktinpolymerisation statt. Vom Zentrosom ausgehende Mikrotubuli lassen das Spermatozoon langsam in die Eizelle „herabsinken“.

Die Eintrittsstelle des Spermatozoons in das Oolemma von Säugetieren wird ebenfalls als „fertilisation cone“ be-

zeichnet. Es ist der Ort des Fusionsprozesses beider Gametenmembranen. Durch diese Fusion bildet sich eine durchgehende Oozytenmembran, die das darunterliegende Spermatozoon einschließt [32]. So bildet sich eine leichte Erhöhung, die sich in den perivitellinen Raum wölbt. Im Gegensatz zu den Vorgängen auf dem Oolemma ist bei Säugetieren solch ein Vorgang auf der Oberfläche der Zona pellucida bisher nicht beschrieben worden.

Schlußfolgerung

Zusammenfassend bleibt festzuhalten, daß es neben einer enzymatischen und mechanischen Durchdringung noch eine dritte „Kraft“ geben könnte, die es ermöglicht, daß ein Spermatozoon die extrem elastische und stabile Zona pellucida durchdringen kann. Eine Beteiligung der Zona pellucida an diesem Vorgang kann aufgrund der REM-Aufnahmen nicht mehr ausgeschlossen werden.

Literatur:

1. Beier HM. Die molekulare Biologie der Befruchtungskaskade und der beginnenden Embryonalentwicklung. *Ann Anat* 1992; 174: 491–508.
2. Talbot P, Shur BD, Myles DG. Cell adhesion and fertilization: steps in oocyte transport, sperm-zona pellucida interactions, and sperm-egg fusion. *Biol Reprod* 2003; 68: 1–9.
3. Bavister BD. Recent progress in the study of early events in mammalian fertilization. *Dev Growth Differ* 1980; 22: 385–402.
4. Allen CA, Green DP. The mammalian acrosome reaction: gateway to sperm fusion with the oocyte? *Bioessays* 1997; 19: 241–7.
5. Edwards RG, Brody SA. Principles and practice of assisted human reproduction. W.B. Saunders Company, Philadelphia, 1995.
6. Bedford JM. Mammalian fertilization misread? Sperm penetration of the eutherian zona pellucida is unlikely to be a lytic event. *Biol Reprod* 1998; 59: 1275–87.
7. Schwartz P, Hinney B, Nayudu PL, Michelmann HW. Oocyte-sperm interaction in the course of IVF: a scanning electron microscopy analysis. *RBM Online* 2003; 7: 83–8.
8. Van Soom A, Tanghe S, De Pauw I, Maes D, De Kruif A. Function of the cumulus oophorus before and during mammalian fertilization. *Reprod Domest Anim* 2002; 37: 144–51.
9. Vandevort CA, Yudin AI, Overstreet JW. Interaction of acrosome-reacted macaque sperm with the macaque zona pellucida. *Biol Reprod* 1997; 56: 1307–16.
10. Pereda J, Coppo M. An electron microscopic study of sperm penetration into the human egg investments. *Anat Embryol (Berl)* 1985; 173: 247–52.
11. Magerkurth C, Töpfer-Petersen E, Schwartz P, Michelmann HW. Scanning electron microscopy analysis of the human zona pellucida: influence of maturity and fertilization on morphology and sperm binding pattern. *Hum Reprod* 1999; 14: 1057–66.
12. Nottola SA, Macchiarelli G, Familiari G, Stallone T, Sathananthan AH, Motta PM. Egg-sperm interactions in humans: ultrastructural aspects. *Int J Anat Embryol* 1998; 103: 85–101.
13. Tulsiani DRP, Yoshida-Komiya H, Araki Y. Mammalian Fertilization: a carbohydrate-mediated event. *Biol Reprod* 1997; 57: 487–94.
14. Michelmann HW, Bogdan A, Hinney B. Micromorphometry and spermatozoa binding patterns of fertilized and unfertilized human oocytes after in-vitro fertilization. *Hum Reprod* 1995; 10: 3154–60.
15. Rath D, Töpfer-Petersen E, Michelmann HW, Schwartz P, Ebeling S. Zona pellucida characteristics and sperm-binding patterns of in vivo and in vitro produced porcine oocytes inseminated with differently prepared spermatozoa. *Theriogenology* 2005; 63: 352–62.
16. Hoodbhoy T, Dean J. Insights into the molecular basis of sperm-egg recognition in mammals. *Reproduction* 2004; 127: 417–22.
17. Miller DJ. A sperm's perspective of fertilization. *Proc Am Soc Anim Sci* 1999. <http://www.asas.org/jas/symposia/proceedings/0918.pdf>. Accessed Aug. 1, 2001.
18. Primakoff P, Myles DG. Penetration, adhesion, and fusion in mammalian sperm-egg interaction. *Science* 2002; 296: 2183–5.
19. Bedford JM. Enigmas of mammalian gamete form and function. *Biol Rev Camb Philos Soc* 2004; 79: 429–60.
20. Hardy DM, Oda MN, Friend DS, Huang TTF. A mechanism for differential release of acrosomal enzymes during the acrosome reaction. *Biochem J* 1991; 275: 759–66.
21. Yamagata K, Murayama K, Kohno N, Kashiwabara S, Baba T. p-Aminobenzidine-sensitive acrosomal protease(s) other than acrosin serve the sperm penetration of the egg zona pellucida in mouse. *Zygote* 1998; 6: 311–9.
22. Sutovsky P, Manandhar G, McCauley TC, Caamano JN, Sutovsky M, Thompson WE, Day BN. Proteasomal interference prevents zona pellucida penetration and fertilization in mammals. *Biol Reprod* 2004; 71: 1625–37.
23. Yanagimachi R. Sperm-egg fusion. *Curr Top Membr Transp* 1988; 32: 3–43.
24. Longo FJ. Gamete interactions and the fate of sperm organelles in fertilized echinoderm eggs. *J Electron Microscop Tech* 1991; 17: 246–65.
25. Kyozuka K, Osanai K. Fertilization cone formation in starfish oocytes: the role of the egg cortex actin microfilaments in sperm incorporation. *Gamete Res* 1988; 20: 275–85.
26. Kille RA. Fertilization of the lamprey egg. *Exp Cell Res* 1960; 20: 12–27.
27. Hart NH, Becker KA, Wolenski JS. The sperm entry site during fertilization of the zebrafish egg: localization of actin. *Mol Reprod Dev* 1992; 32: 217–28.
28. Kudo S, Sato S. Fertilization cone of carp eggs as revealed by scanning electron microscopy. *Dev Growth Differ* 1985; 27: 121–8.
29. Boyle JA, Chen H, Bamburg JR. Sperm incorporation in *Xenopus laevis*: characterisation of morphological events and the role of microfilaments. *Zygote* 2001; 9: 167–81.
30. Taggart DA, O'Brien HP, Moore HD. Ultrastructural characteristics of in vivo and in vitro fertilization in the grey short-tailed opossum, *Monodelphis domestica*. *Anat Rec* 1993; 237: 21–37.
31. Breed WG, Leigh CM. Morphological changes in the oocyte and its surrounding vestments during in vivo fertilization in the dasyurid marsupial *Sminthopsis crassicaudata*. *J Morphol* 1990; 204: 177–96.
32. Longo FJ. Fine structure of the mammalian egg cortex. *Am J Anat* 1985; 174: 303–15.

Mitteilungen aus der Redaktion

Besuchen Sie unsere Rubrik

☒ Medizintechnik-Produkte



Neues CRT-D Implantat
Intica 7 HF-T QP von Biotronik



Artis pheno
Siemens Healthcare Diagnostics GmbH



Philips Azurion:
Innovative Bildgebungslösung

Aspirator 3
Labotect GmbH



InControl 1050
Labotect GmbH

e-Journal-Abo

Beziehen Sie die elektronischen Ausgaben dieser Zeitschrift hier.

Die Lieferung umfasst 4–5 Ausgaben pro Jahr zzgl. allfälliger Sonderhefte.

Unsere e-Journale stehen als PDF-Datei zur Verfügung und sind auf den meisten der marktüblichen e-Book-Readern, Tablets sowie auf iPad funktionsfähig.

☒ Bestellung e-Journal-Abo

Haftungsausschluss

Die in unseren Webseiten publizierten Informationen richten sich **ausschließlich an geprüfte und autorisierte medizinische Berufsgruppen** und entbinden nicht von der ärztlichen Sorgfaltspflicht sowie von einer ausführlichen Patientenaufklärung über therapeutische Optionen und deren Wirkungen bzw. Nebenwirkungen. Die entsprechenden Angaben werden von den Autoren mit der größten Sorgfalt recherchiert und zusammengestellt. Die angegebenen Dosierungen sind im Einzelfall anhand der Fachinformationen zu überprüfen. Weder die Autoren, noch die tragenden Gesellschaften noch der Verlag übernehmen irgendwelche Haftungsansprüche.

Bitte beachten Sie auch diese Seiten:

[Impressum](#)

[Disclaimers & Copyright](#)

[Datenschutzerklärung](#)