©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Das Urogenitalsystem (Nieren und Geschlechtsapparat) der Vögel

Mit 17 Abbildungen

Von Dr. HANS KUMERLOEVE

I. Allgemeines

Nach Art der höheren Tiere ist der Vogel in der Regel eingeschlechtlich, also männlich oder weiblich bestimmt. Diese Einseitigkeit ist das Ergebnis einer alternativen Entwicklung, die durch die Befruchtung des Eies festgelegt und ausgelöst wird. Aus embryonalen Anlagen, denen zunächst beide Möglichkeiten innezuwohnen scheinen, differenzieren sich je nach dem Geschlecht sehr unterschiedliche Organe bzw. Organsysteme heraus, die unmittelbar oder mittelbar im Dienste der Fortpflanzung des Vogels und seiner Art stehen. Der Gesamtentwicklung ist dieser Vorgang in derart folgenreicher Verknüpfung, bestimmend und zugleich selbst beeinflußt, einbezogen, daß er sich weitgehend auf nahezu alle anatomisch-morphologischen, physiologischen und psychologischen Seiten des neuen Organismus auswirkt. Mit anderen Worten: der ganze Körper ist dem Faktum Geschlecht unterworfen, und entsprechend sind Wesen und Verhalten des Vogels männlich oder weiblich determiniert. Gewöhnlich werden hierbei, dem amerikanischen Forscher Riddle folgend, drei Merkmalsgruppen unterschieden:

a) primäre Geschlechtsmerkmale, durch die Geschlechtsdrüsen (Gonaden) dargestellt:
beim männlichen Vogel durch die paarigen Hoden (Testes, Testikel),
beim weiblichen Vogel durch den meist nur auf der linken Körperhälfte vorhandenen bzw. funktionsfähigen Eierstock (Ovarium, Ovar);

b) akzessorische (beigeordnete) Geschlechtsmerkmale:
beim Männchen: die beiden Samenleiter (Vasa deferentia) und, sofern vorhanden, das Begattungsglied (Penis),
beim Weibchen: der gewöhnlich nur links entwickelte Eileiter (Oviduct) und, sofern ausgebildet, ein kitzlerartiges Gebilde (Clitoris),
im Zusammenhange damit bei manchen Vogelarten die nach dem Geschlecht verschieden geformte Kloakenöffnung;

c) sekundäre Geschlechtsmerkmale: Sie geben durch unterschiedliche Größe, Färbung, durch Besonderheiten im Gewicht, im Verhalten, in vielen Einzelheiten der Hautbedeckung, des Körperschmuckes usw. bereits äußerlich das Geschlecht an und prägen sich nicht weniger im gesamten Stoffwechsel und im sonstigen „Wesen" des Tieres aus.

In diesem Überblick[1]) sollen uns im wesentlichen nur die primären und akzessorischen Merkmale beschäftigen, dazu — wie der entwicklungsgeschichtliche

[1]) Herrn Prof. Dr. F. Groebbels (Mölln) danke ich herzlich für wertvolle Hinweise, desgl. der Franckh'schen Verlagshandlung (Stuttgart) für frdl. Bereitstellung der Bildstöcke zu den Abbildungen 18, 19, 20, 24, 26, 30, 32 und 34.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Ablauf verständlich macht — das die Ausscheidung lösbarer Abfallstoffe besorgende Nierensystem (Nephros). Zur Veranschaulichung stellen wir uns nacheinander die durch einen Längsschnitt geöffnete Leibeshöhle eines auf dem Rücken liegenden männlichen bzw. weiblichen Vogels (Kopf nach oben orientiert) vor. Nach vorsichtiger Durchtrennung einiger Gefäße und Mesenterien und nach Herausnahme des umfangreichen Verdauungstraktes ergibt sich beim Männchen im allgemeinen folgendes Bild:

IIa. Morphologie des männlichen Urogenitalapparates

In Vertiefungen und Wölbungen der Darmbein- und Beckenregion eingebettet, kopfwärts (kranial) nahezu bis zu den Lungen — von denen es durch das Zwerchfell (Diaphragma pulmonale) geschieden ist —, schwanzwärts (kaudal) bis zu den hinteren Kreuzbein- (synsakralen) Wirbeln reichend, liegt als gewöhnlich braunrot getöntes gestrecktes Gebilde das Urogenitalsystem, d. h. die entwicklungsgeschichtlich bedingte nachbarliche Gemeinschaft von primären und teilweise auch akzessorischen Geschlechtsorganen einerseits und von den Nieren anderseits. Es setzt sich im wesentlichen aus den folgenden Teilen zusammen (Abb. 18):

In der genannten Ausdehnung erstreckt sich beiderseits der Mittellinie je eine mehr oder minder deutlich in drei Lappen geteilte und durch Längsfurchen aufgespaltene Niere. Genauer wird sie als Nachniere (Metanephros) bezeichnet. Im Endteil der Vorderlappen tritt jederseits, oft erst im Mittellappen gut sichtbar werdend, ein glatter, weißlicher Harnleiter (Ureter) zutage. Er nimmt auch aus den beiden nachfolgenden Nierenlappen Sammelrohre auf, zieht — meist seitlich (lateral) etwas ausbiegend — abwärts und mündet auf einer Papille in die Kloake. Eine Harnblase fehlt, ist aber auf embryonalen Stadien nachweisbar.

Vorwiegend in den Zwischenräumen und Vertiefungen des Nachnierenkomplexes verlaufen die Blutgefäße:
in der Mittellinie die relativ englumige Aorta abdominalis, die jederseits einer Arteria femoralis (A. cruralis) und weiter abwärts einer Arteria ischiadica den Ursprung gibt;

in Höhe der proximalen Nierenlappen die mehr oder minder breite und weiche Vena cava posterior (V. c. caudalis), die gewöhnlich die beiden graurötlichen Nebennieren (Glandulae suprarenales) ganz oder teilweise zu überdecken pflegt. Die V. c. posterior entsteht durch Vereinigung je einer rechten und linken Vena iliaca communis, die ihrerseits wieder aus dem Zusammentritt mehrerer Venen hervorgehen. Der Lauf der V. c. posterior ist unverkennbar nach rechts gerichtet: sie vereinigt sich sehr bald, nämlich in Höhe der Leber, mit der linken und rechten Leberpfortader (Vena portae s. V. hepatica magna) zur unteren Hohlvene (Vena cava inferior), die als unpaarer Stamm dem rechten Vorhof des Herzens zustrebt. Diese asymmetrische Struktur ist für die Entwicklung der Keimdrüsen bei den allermeisten Vögeln offenbar nicht ohne Belang, weniger im männlichen als im weiblichen Geschlecht.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Als rundliche oder längliche, nicht selten bohnenförmige Gebilde liegen die beiden Hoden den vorderen Nierenlappen und der Vena cava inferior, mehr oder weniger auch den zuleitenden Venen, der Aorta und linksseitig der Nebenniere auf. Ihre Färbung wechselt zwischen weißlich und graugelblich, bei Pigmentierung kann sie nahezu schwarz sein. Mediokaudal schließt sich jedem Hoden eine oft nur schwer sichtbare Gewebsstruktur an, die sich rasch zu einem feinen weißen Kanal verengt. Dieser zieht, mehr oder minder gerade, gewunden oder geschlängelt kaudalwärts, begleitet schließlich lateral den Harnleiter und endet neben diesem ebenfalls in der Kloake. Dort, wo er der dunklen Vena iliaca communis bzw. Vena iliaca interna aufliegt, ist er makroskopisch unschwer zu erkennen. Es ist der Samenleiter (Vas deferens), dem die Abführung der reifen Samenfäden (Spermatozoen, Spermien) obliegt. Bei einigen Vogelgruppen (Sperlingsvögel, Tauben, Gänse u. a.) erweitert er sich kurz vor der Einmündung in die Kloake zum sogenannten „Samenbläschen" (Vesicula seminalis), dem spezifische Drüsen fehlen.

IIb. Morphologie des weiblichen Urogenitalapparates

Betrachten wir demgegenüber den Urogenitalapparat eines weiblichen Vogels, so ist der Eindruck insofern anders (Abb. 19), als für gewöhnlich nur e i n e Keimdrüse, nämlich der linke Eierstock, entwickelt ist. Je nach seinem funktionellen Zustand überdeckt dieser einen mehr oder minder großen Teil der Nieren, Nebennieren und Blutgefäße und greift nicht selten weit auf die rechte Körperseite über, es sei denn, daß auch hier eine Geschlechtsdrüse bzw. ein Eierstock vorhanden ist. Bei manchen Greifvögeln (R a p t a t o r e s) ist solches die Regel, und Junge dieser Arten sind dann nicht immer auf den ersten Blick anatomisch als Weibchen erkennbar. Doch auch in diesen Fällen kann als sicheres Merkmal gelten, daß nur der linke Eileiter entwickelt ist. Als mehr oder minder gefalteter Strang zieht er vom unteren Eierstockbereich bis zur Kloake hinab, den linken Harnleiter und andere Stränge und Gefäße teilweise überdeckend. Zur Zeit der Eiablage kann er derart darmähnlich aussehen, daß er als „Legdarm" bezeichnet wird. Als weißliche bzw. grau oder cremefarben getönte Gebilde heben sich Eierstock und Eileiter vom braunroten Nierengewebe ab.

III. Akzessorische Geschlechtsorgane, Kloake, Begattung

Wie erwähnt, können akzessorische Geschlechtsmerkmale zusätzlich im Bereich der Kloake ausgebildet sein. Diese besteht aus folgenden Abschnitten, die durch Ringfalten voneinander abgesetzt erscheinen:

Coprodaeum: gewissermaßen das erweiterte Ende des Mastdarmes,
Urodaeum: der mittelste und kleinste Abschnitt mit den Ausmündungen der Harnleiter und Geschlechtsausführgänge,

Proctodaeum: als Produkt des äußeren Keimblatts (Ektoderm) am weitesten außen liegend, trägt es, sofern vorhanden, das Geschlechtsglied (Penis).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bereits die Kloakenöffnung kann geschlechtliche Differenzierungen aufweisen, wie sie z. B. bei der Taube bekannt sind. Beim jungen Täuber pflegt der rückseitige (dorsale) Rand der Öffnung stärker als der bauchseitige (ventrale) entwickelt zu sein, beim Weibchen ist es umgekehrt. Viel auffälliger sind Penisbildungen, die allerdings nur wenigen Gruppen eigen sind. Anders als bei den Reptilien ist der Vogelpenis postembryonal stets asymmetrisch, unter Bevorzugung der linken Seite ausgebildet, was als Folge des Fehlens eines rechten Eileiters angesehen wird.

Der einfachste, an Schildkröten erinnernde Typus findet sich beim Kiwi (A p t e r y x) und den Steißhühnchen (T i n a m u s): ein einheitlicher Körper mit dorsaler Samenrinne, das Ganze spiralig nach links gedreht. Höher entwickelt erscheint der Penis beim Kasuar (C a s u a r i u s), Nandu (R h e a), Emu (D r o m a e u s), bei Gänsen und Enten (A n s e r e s) sowie bei der Gattung C r a x. Hier ist er aus einem festen und einem ausstülpbaren Teil zusammengesetzt. Der aus zwei an der Basis verwachsenen Corpora fibrosa bestehende feste Teil besorgt die Verankerung des Gliedes in der weiblichen Kloake, während der sich handschuhartig ausstülpende Blindschlauch bis zum Eileiter reicht. Eine dem fibrösen Abschnitt dorsal aufliegende Samenrinne setzt sich etwa bis zur Mitte des weichhäutigen Teils fort. Da das linke Corpus fibrosum das rechte an Volumen übertrifft, ist auch diesem Penistyp eine Spiraldrehung nach links eigen. Noch anders ist das Begattungsglied der Strauße (S t r u t h i o) geformt (Abb. 20). Zu den beiden fibrösen Körpern und der dorsalen, kurz vor der Spitze endenden Rinne ist ein ventrales Corpus elasticum getreten. Hingegen fehlt ein ausstülpbarer Blindschlauch. Bei jeder Entleerung wird das rund 20 cm lange, nach vorn unten und zugleich nach links gekrümmte dicke Organ ausgeschachtet. Vielleicht war bei den Ahnen aller rezenten Vögel ein Begattungsglied entwickelt, so daß dessen Wegfall bei den allermeisten Gruppen als Reduktionsvorgang angesehen werden kann. Bei Störchen (C i c o n i a e), Reihern (A r d e a e), Flamingos (P h o e n i c o p t e r i d a e) und Trappen (O t i d a e) sind noch geringe Reste vorhanden. Die Erektion des Gliedes wird in erster Linie durch Lymphe, die sich in paarigen Lymphbildungsräumen sammelt, bewirkt; doch kann z. B. beim Strauß auch Blut beteiligt sein. Durch Schwellung der beiden Randwülste schließt sich die Dorsalrinne zu einem Rohre, das die männlichen Geschlechtsprodukte erst an bzw. nahe der Spitze austreten läßt. Beim Strauß dient sie allerdings eher der Harnableitung, während ein tiefer liegender enger Abschnitt die eigentliche Samenrinne darstellt.

Bereits bei den Embryonen der genannten Arten und Gruppen ist der spätere Penis als Geschlechtshöcker deutlich nachweisbar. Im weiblichen Geschlecht erfährt jener keine Weiterbildung, sondern bleibt — z. B. bei der Ente — als kleine Clitoris erhalten.

Von obigen Ausnahmen abgesehen, paaren sich die Vögel ohne Zuhilfenahme eines Begattungsgliedes. Das Männchen preßt seinen Unterleib und damit seine Kloake fest auf diejenige des Weibchens, so daß — da

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

sich das Proctodaeum beider Partner vorher ausgestülpt hat — der Samen (Sperma) von männlichen unmittelbar in das weibliche Urodaeum übertreten kann. Die Ausmündung der Samenleiter auf Papillen befördert diesen Vorgang und läßt die Spermien in der Regel ziemlich ungefährdet in die Eileiteröffnung eindringen. In die Rückwand der Kloake, und zwar des Proctodaeums, mündet als drüsiger Blindsack die Bursa Fabricii, ein in seiner Funktion noch nicht sicher erkanntes Gebilde. Es ist beiden Geschlechtern eigen und schrumpft mit fortschreitendem Lebensalter allmählich ein.

IV. Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates

Um Struktur und Funktion des Urogenitalsystems und damit die Zusammenhänge zwischen primären und akzessorischen Geschlechtselementen einerseits und den Nieren andererseits zu verstehen, ist ein kursorischer entwicklungsgeschichtlicher Abriß geboten. Er läßt uns mit den Nieren beginnen, die mit die ersten gut ansprechbaren Gewebsdifferenzierungen des Embryos darstellen. Streng genommen handelt es sich um eine Folge von 3 Organen, die als Vorniere (Pronephros), Urniere (Mesonephros) und Nachniere (Metanephros) unterschieden werden:

Die als Pronephros zusammengefaßten sekretorischen Zellstränge bzw. -gänge (Tubuli) treten bereits in sehr jungen Stadien auf. Beim Huhnembryo erstrecken sie sich von der 5. bis zur 15. oder 16., d. h. über 11 oder 12 Somiten. Sehr frühzeitig verfallen sie der Rückbildung — wahrscheinlich sind sie homolog der dauernden Niere von Branchiostoma (Amphioxus)[2]) —, und zwischen dem 4. und 8. Bebrütungstage schwinden die letzten Spuren. Inzwischen haben sich aus dem kaudal, etwa von der 13./14. bis 30. Somite bestehenden Zellreservoir zunehmend neue Tubuli herausdifferenziert und damit dem Mesonephros den Ursprung gegeben. Indem sie einerseits die sogenannten Malpighischen Körperchen bilden und andererseits mit einem feinen, durch Einfaltung des Coelomepithels gebildeten Kanal zur Kloakenanlage Verbindung gewinnen, werden sie zur Sekretion und Ableitung löslicher Stoffwechselprodukte befähigt. Als Ergebnis ist rechts und links der Mittellinie je ein relativ voluminöses Nierenorgan entstanden, das nach seinem Entdecker auch Wolffscher Körper genannt wird. Entsprechend werden die beiden ableitenden Kanäle als Wolffsche Gänge bezeichnet. Dieses System wird, wenigstens im Hauptteil, als homolog zur endgültigen Niere der Fische und Amphibien angesehen. Bei den Reptilien und mehr oder minder auch bei den Vögeln ist es über einen Großteil des Embryonallebens hinweg tätig. Erst nach dem 15. Bebrütungstage (Huhnembryo) setzt die Rückbildung ein. Zwei bis drei Wochen nach dem Ausschlüpfen ist sie im wesentlichen beendet.

Daß die Wolffschen Körper und Gänge — obwohl ihre bisherige Funktion von den Nachnieren und Harnleitern übernommen wird, was die Rückbildung zweifellos fördert — gleichwohl nicht völlig verschwinden, hängt mit einem sehr wichtigen Umstand zusammen: damit nämlich, daß sie im männlichen Geschlecht als Nebenhoden (Epididymis) und als Samenleiter (Vasa deferentia) in den Dienst der Fortpflanzung treten. Dieser Funktionswechsel schaltet in besonderem Maße Keimdrüsen und

[2]) Auch bei Fischen (z. B. Cyprinodonten) können sie persistieren; vergleiche D. Krauter, Zool. Anz. 148, 1/2, 1952.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Nieren zum Urogenitalsystem zusammen, nachdem bereits die Urogenitalverbindungen vorhergegangen sind.

Im weiblichen Geschlecht hingegen wird die Ableitung der Geschlechtsprodukte — nach ursprünglich paariger Anlage — von einem einzigen Gang besorgt, der keine Verbindung zur Urniere besitzt. Dieser, der Eileiter, gewinnt deshalb auch keinen unmittelbaren Anschluß an das Ovar, sondern endet mit freier, häutiger Öffnung in der Leibeshöhle. Insofern ist hier der Zusammenschluß zum Urogenitalsystem mehr mittelbar bzw. aus räumlicher Nachbarschaft gegeben. Als Parovarien (Parophoron, Epoophoron) und Wolffsche Gangreste erhalten sich mesonephrale Strukturen u. U. über Jahre (s. Abb. 19).

Ähnlich dem Verhältnis Vorniere zu Urniere entsteht auch die Nachniere vom 5. Bebrütungstage ab als modifizierte räumliche Fortsetzung des Mesonephros. Entsprechend nehmen die Harnleiter ihren Ursprung aus Zellmaterial der Wolffschen Gänge. Daß die Nachnieren nicht „nierenförmig" im Sinne vieler Säugernieren sind, lassen die Abb. 18 und 19 erkennen. Im großen und ganzen liegen sie symmetrisch zur Mittellinie, bisweilen so nahe beieinander, daß sie teilweise (Reiher, manche Tauben, Papageien, Waldhühner, viele Sperlingsvögel) oder ganz (Colymbus) verschmelzen können. Ihre Unterteilung in 3 verschieden große Lappen kann mehr oder minder undeutlich sein (viele Passeres, einige Kuckucksvögel und Segler) oder nahezu völlig fehlen (Micropus, Sitta). Manche Arten haben jederseits nur 2 Nierenlappen (z. B. Dromaeus, Puffinus, Buceros, zahlreiche Anseres), oder es sind deren 4 bis 5 ausgebildet (einige Limicolen, Möwen, Alken u. a.). Auch Asymmetrien kommen vor. Die gesamte Ventralfläche ist von einem festen Peritoneum überzogen — insofern gehören die Nieren nicht zur eigentlichen Leibeshöhle —, das zusätzlich erschwert, die Nieren bzw. das Urogenitalsystem unbeschädigt aus der Beckenregion herauszulösen. Im allgemeinen besitzen Wasser- und Sumpfvögel größere Organe als Land- und Luftvögel. Der Anteil der Nieren kann bis 2,6 Prozent des Körpergewichts betragen.

Ähnlich den Reptilien, besonders bei Eidechsen und Schildkröten, weist auch die Vogelniere einen Pfortaderkreislauf, d. h. eine nochmalige Aufspaltung des Venensystems auf. Die Nebennieren gehören trotz ihrer eng nachbarlichen Lage an der oberen Medianseite der beiden am weitesten kopfwärts gelegenen (kranialen) Nierenlappen nicht zum Urogenitalsystem. Im Aufbau, nicht in der Größe sind Unterschiede je nach dem Geschlecht vorhanden. Als Inkretorgane sind sie für die Eierstocksfunktion von großer Bedeutung.

Nicht weniger stufenweise als beim Nierensystem geht auch die Ausbildung des Geschlechtsapparates vor sich, zudem aber ungleich divergenter, je nach der sexuellen Determinierung beim Befruchtungsvorgang. Immerhin zeigen die Keimdrüsen in ihren Frühstadien derart viel Gemeinsames, daß sie zunächst einheitlich betrachtet werden müssen.

Etwa nach 67stündiger Bebrütung läßt sich im Huhnembryo beiderseits der künftigen Wirbelsäule auf oder in unmittelbarer Nachbarschaft der Urniere eine Differenzierung des Coelomepithels abgrenzen. 6 bis 24 Stunden später

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

enthält diese mehr oder minder zahlreiche helle Zellen mit nach Größe und Chromatinverteilung auffallenden Kernen. Letztere, von runder oder sphärischer Gestalt, blasig strukturiert und von einer deutlichen Membran umgeben, sind im Durchmesser 9 bis 12 µ groß, während die runden oder ovalen Zellkörper zwischen 14 und 22 µ variieren. Sie werden als Urkeim- oder Urgeschlechtszellen (primäre Gonozyten) bezeichnet und geben Anlaß, jene beiden Coelombezirke als Genitalleisten (Keimwülste, Gonadenanlagen) anzusprechen. Die Herkunft dieser Gonozyten bzw. die Art, wie sie in den Keimwülsten in Erscheinung treten, bewegt seit langem den wissenschaftlichen Meinungsstreit. Nach einer Auffassung sollen diese großen Zellen aus den besonders differenzierten Coelombezirken hervorgehen. Jene würden sich damit als wirkliches „Keimepithel" erweisen. Neuere Untersuchungen, zunächst von Swift (1914), später von Dantschakoff u. a., haben den Nachweis erbracht, daß die Gonozyten nicht hier, sondern außerhalb der Embryonalanlage entstehen. Sehr frühzeitig, nämlich bereits bei der Herausbildung der ersten Somiten, sondern sie sich im Kopfteil des Blastoderms aus dem Verband der Endodermzellen ab. Dies dürfte auf das Bestehen einer sogenannten „Keimbahn", also eines ganz unmittelbaren Zusammenhanges zwischen den Geschlechtszellen der aufeinanderfolgenden Generationen hinweisen. Als Keimsichel umgeben die Gonozyten bogenförmig den embryonalen Kopffortsatz am Primitivstreifen (Abb. 21). Nach Amöbenart, also unter Ausbildung von Scheinfüßchen (Pseudopodien), wandern sie — deshalb „endodermale Wanderzellen" genannt — von hier in die Amnionfalte und in einen virtuellen Spalt zwischen dem inneren (Endoderm) und dem äußeren Keimblatt (Ektoderm) ein. Sobald dieser Hohlraum vom mittleren Keimblatt (Mesoderm) und entstehenden Gefäßen ausgefüllt wird, dringen die Gonozyten in jene ein, wahrscheinlich von Tropismen bzw. geweblichen Affinitäten gelenkt. Manche werden vielleicht auch von vornherein in die Gefäßschlingen eingeschlossen. Damit wird der Blutstrom zum Transportwerkzeug, das die Keimzellen im embryonalen Gefäßsystem kreisen läßt. Während alle anderen, d. h. die somatischen Gewebe, eine rege Umbildungs- bzw. Entwicklungstendenz erkennen lassen, bleiben die Gonozyten in ihrer Struktur zunächst unverändert. Von relativ wenigen „verirrten" abgesehen, sammeln sie sich schließlich, offenbar chemotaktisch angezogen, in den medialen Abschnitten des mesodermalen Darmfaserblattes (Splanchnopleura), kaudalwärts der omphalo-mesenterialen Gefäße. Damit geben sie an der Splanchnopleura zwei Gonadenanlagen den Ursprung. Durch Wachstumsverschiebungen erhalten jene ihre endgültige retroperitoneale Lage im Bereich des Körperfaserblatts (Somatopleura). Und hier fallen die Gonozyten, nachdem sie sich zwischen den kleinkernigen Zellen des Goelomepithels eingenistet haben, dann besonders auf (Abb. 22). Von außen werden die Genitalleisten durch nephrogenes Gewebe begrenzt, nach innen stoßen sie an die Wandung der kaudalen Aorta (A. abdominalis). Und voneinander trennt sie nach vollzogenem Darmschluß das häutige Mesenterium, welches den Darm an der dorsalen Körperwand befestigt (75 bis 90 Stunden). Die Reaktion der Coelomzellen auf die Einwanderung der Gonozyten besteht im Mehrschichtigwerden der Genitalleisten, während sich die Geschlechtszellen mitotisch vermehren. Schon jetzt fällt dabei auf, daß linksseitig — und zwar offenbar unabhängig vom erst später erkennbaren Geschlecht — in der Regel deutlich mehr Gonozyten, etwa zwei- bis fünfmal soviel, eingebettet sind als auf der rechten Seite. Der Grund hierfür ist nicht mit Sicherheit anzugeben. Die unsymmetrische, die linke Seite in mancher Hinsicht begünstigende Gefäßverteilung, die ihrerseits wohl mit der ursprünglichen Linkslage des Embryos in Beziehung steht, dürfte von Bedeutung sein. Vielleicht ist deshalb die rechte Genitalleiste in der Fähigkeit, Gonozyten chemotaktisch anzuziehen, erheblich benachteiligt. So erscheint die linke schon frühzeitig größer (Abb. 23).

Bevor die Entwicklung wesentlich weiterschreitet, differenzieren sich aus dem Gewebe (Mesenchym), das zwischen den Gonadenanlagen und den Urnieren

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

liegt, die Urogenitalverbindungen heraus. In sehr frühem Stadium wird damit die räumliche und wenig später auch funktionelle Verbindung zwischen Organanlagen der Exkretion und der Fortpflanzung hergestellt. In enger geweblicher Korrelation gewinnen nephrogene, nachträglich hohl werdende Stränge Anschluß, so daß beispielsweise beim Huhn 16 Malpighische Körperchen des mittleren Mesonephros mit den künftigen Gonaden verbunden werden. Über die Wolffschen Gänge, die zu den Urnieren treten und zugleich deren Entwicklung anregen, eröffnet sich damit der Ableitungsweg zur Kloake. Im männlichen Geschlecht sind die Urogenitalverbindungen als Rete testis späterhin noch halbwegs abgrenzbar gegenüber der Keimdrüse und dem als Nebenhoden bezeichneten Überrest des Mesonephros. Im weiblichen gehen sie in dem Maße zugrunde, in dem die Urniere überflüssig und damit zurückgebildet wird.

Zwischen dem 5. und 7. Bebrütungstage beginnt das mehrschichtige Coelomepithel der Gonadenanlagen, das sogenannte Keimepithel, zu wuchern und Zellstränge in das unterliegende Mesenchym zu entsenden. Die Weiterentwicklung dieser als „Sexualstränge" bezeichneten Zellstrukturen ist in beiden Geschlechtern sehr unterschiedlich. Und damit erscheint jene erste Periode beendet, in der sich das jeweilige Geschlecht morphologisch und histologisch noch nicht erkennen läßt. Von jetzt an müssen die männlichen und weiblichen Keimdrüsen gesondert betrachtet werden.

V. Keimdrüsenaufbau im männlichen Geschlecht

Im männlichen Geschlecht werden diese Zellstränge der sogenannten 1. Sprossung (Proliferation) in beiden Gonadenanlagen ungefähr gleichmäßig ausgebildet. Sie bestehen aus einem dem Coelomepithel weitgehend ähnlichen Zellmaterial mit wenig auffälligen Zellwänden und ziemlich kleinen, ovalen Kernen (etwa 6—8 × 3—5 µ), dem sogenannten Medullargewebe. Entsprechend heißen die Stränge auch Medullar- oder Samenstränge. In sie wandern die primären Gonozyten, sofern sie nicht beim Sprossungsvorgang mitgeführt werden, ein. Waren sie bisher, wie manche Forscher annehmen, bisexuell — d. h. sowohl die Entwicklung in männlicher als in weiblicher Richtung in sich bergend —, so gibt die Nachbarschaft zu den Medullarsträngen nunmehr einseitig den Ausschlag zur Samenentwicklung (Spermatogenese). Die Medullarstränge bilden sich zu hohlen Schläuchen (Tubuli contorti) um, welche die Gonozyten in sich einschließen. Etwa vom 8./9. Bebrütungstage ab treten beim Hühnerembryo zwischen den Tubuli zunehmend Bindegewebszellen auf. Teilweise umgeben bzw. stützen sie die sich weiter differenzierenden Hodenkanälchen, zum anderen Teile schließen sie, ungefähr vom 13. Tage an, die sogenannten Leydigschen Zwischenzellen ein. Jene, durch relativ umfänglichen Kern mit feinem Chromatinnetz und runden Zellvakuolen gekennzeichnet, werden als Interstitium angesprochen. Am 11. Tage beginnen die Samenstränge bzw. Tubuli zu anastomosieren und damit jenes vielfältig verzweigte Kanalsystem zu entwickeln, das den Vogelhoden durchzieht. Ungefähr 10 Tage später haben sich die ersten Hohlräume (Lumina) gebildet. Vorher schon hat eine sehr lebhafte Vermehrung und zugleich Weiterdifferenzierung der Gonozyten zu Spermatogonien (Spermiogonien) eingesetzt, die sich in den nunmehr allgemein entstandenen Hodenkanälchen (Tubuli seminiferi) wandseitig anordnen. Der restliche Ablauf der Spermatogenese (Spermiogenese) bleibt der postembryonalen Entwicklung vorbehalten. Daß sich die Gonozyten — sie werden nach ihrer Wanderung bzw. Verlagerung in die Medullarstränge auch als Archispermiozyten bezeichnet — in Spermatogonien umformen und damit letzthin die eigentlichen Samenzellen (Spermien, Spermatozoen) liefern, ist nicht unbestritten geblieben. Da Rückbildungs- bzw. Zerfallserscheinungen bei den Gonozyten nicht selten sind, haben manche Forscher den völligen Untergang aller primären großkernigen Zellen angenommen. Neue, also sekundäre Gonozyten würden dann

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

vom Keimepithel gebildet werden, vielleicht unter induktiver Beeinflussung durch die primären Elemente. Diese Auffassung dürfte durch experimentelle Prüfung (Ausschaltung der primären Gonozyten im Primitivstreifenstadium, Versuche von Reagan 1916, Benoit 1930, Willier 1927 folg., Dantschakoff 1927 f.) widerlegt und die Annahme einer Keimbahn damit bewiesen sein. Im männlichen Geschlecht liegt also die Aufgabe der Medullarzellen in erster Linie in der Formung der Hodentubuli. Eine weitere mehr oder weniger deutlich umreißbare Proliferation entfällt, hingegen scheinen hier die sogenannten Sertoli-Zellen (Fußzellen) teilweise oder ganz ihren Ursprung zu nehmen, soweit nicht Archispermiozyten an ihrer Bildung beteiligt sind. Sie besitzen für die heranreifenden Spermien große Bedeutung.

VI. Makroskopisches und mikroskopisches Bild des Vogelhodens

Je nach dem Fortpflanzungszustand — der seinerseits in engster Beziehung zur Jahreszeit steht — unterliegt die Hodengröße durch An- oder Abschwellen der Tubuli und ihrer Keimelemente ganz außerordentlichem Wechsel. Schon Aristoteles wußte von diesem Auf und Ab. Beispielsweise wird angegeben, daß beim Sperling die Hoden vom Winter bis zum Frühling um das 192fache wachsen, beim Buchfinken im Gewicht rund 300fach und im Volumen rund 1125fach, beim Star sogar über 1500fach zunehmen. Ähnlich ist es bei anderen Arten. Die Gestalt der Hoden ist deshalb auch weniger artspezifisch als vom jeweiligen zyklischen Zustand bestimmt. Rundliche Hoden besitzen viele Finkenvögel, oval sind sie z. B. bei Lerchen, Schwalben, Tauben und manchen Hühnern, mehr oder weniger länglich sind sie bei Schnepfenvögeln, Kormoranen, Tauchern, bei Kasuar, Strauß und verwandten Formen, nahezu wurmförmig bei Seglern. Nicht selten ist der linke Hoden größer als der rechte, ein im Hinblick auf die schon frühzeitigen Größenunterschiede nicht überraschender Befund. Umgekehrt ist bei den Sporenkuckucken der rechte Hoden stärker entwickelt. Seltene Ausnahmen betreffen Fälle mit nur einer männlichen Keimdrüse oder mit offenbar fehlenden Hoden. Doch ist hier besondere Sorgfalt geboten, da sich die Testes bei unvorsichtiger Freilegung des Urogenitalapparates mit ablösen können. Kastration ist deshalb meist nicht schwer durchführbar. Bei Ausfall einer Niere ist, zweifellos gekoppelt, auch das Fehlen der entsprechenden Gonade beobachtet worden. Andererseits sind überzählige Hoden bekanntgeworden, z. B. drei funktionsfähige bei einem Regenpfeifer.

Im mikroskopischen Querschnitt stellen sich die beiden männlichen Keimdrüsen nahezu schlupfreifer Embryonen oder heranwachsender Jungvögel im wesentlichen folgendermaßen dar: ungefähr von gleichem Durchmesser, besteht eine jede aus zahlreichen rundlichen Kanälen, zwischen denen sich wenig Zwischengewebe (Interstitium) verteilt. Durch eine fibröse Hülle, die Tunica albuginea, wird sie umschlossen und zugleich am Nierengewebe bzw. an der Venenwandung befestigt. Jedes Samenkanälchen läßt von außen nach innen eine mehrschichtige Lage von Bindegewebszellen, eine zarte Membran (Membrana propria) und einen unterschiedlich zellreichen Innenbelag erkennen. Dieser besteht in erster Linie aus Spermatogonien und evtl. vorhandenen Reifungsstadien. Später und besonders bei den ziemlich ähnlichen Ruhehoden (Abb. 24) älterer Tiere können solche Entwicklungs-, aber auch Zerfallsprodukte ungleich zahlreicher sein. Und auch die Interstitialzellen erscheinen vermehrt und schlie-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

ßen, sofern es sich um dunkelfarbene Hoden handelt, ganze Gruppen von Pigmenthaufen oder -schollen ein.

Zunehmend weicht hiervon das mikroskopische Bild des aktivierten (Abb. 25) und mehr noch das des eigentlichen Brunst-Hodens ab: Jetzt sind die Tubuli seminiferi derart erweitert und mit Geschlechtsprodukten aller Entwicklungsstadien angefüllt, daß für das Zwischenzellgewebe kaum mehr Platz scheint. Dicht an dicht liegen ganze Bündel reifer Spermien, mit ihren Kopfteilen im Protoplasma der gut ansprechbaren Sertolizellen verankert (Abb. 26), die offenbar gewisse Ernährungsfunktionen erfüllen. Die Schwänze der Samenzellen ragen frei in die Lumina. Bis 100 gehören beim Sperling zu einem Bündel, ein Hinweis auf die außerordentlich große Produktionskraft der männlichen Geschlechtsdrüse. Bei der Haustaube soll ein Samenerguß rund 200 Millionen Samenfäden enthalten, beim Haushahn wurden noch weit größere Werte gefunden. Sobald der Höhepunkt der Fortpflanzungsperiode überschritten ist, setzt eine allgemeine Rückbildung ein. Zunächst erfaßt sie die reifen Spermien, allmählich aber alle Zellelemente, die mehr oder minder am Reifungsprozeß teilgenommen haben. Schließlich bleiben nur mehr Spermiogonien als Grundlage für die nächstjährige Entwicklung übrig. Im gleichen Maße verengen bzw. konzentrieren sich die Kanäle und schrumpft der ganze Hoden zum winterlichen Ruhestadium (Abb. 24) zusammen. Beim Sperling ist dieses gut stecknadelkopfgroß, während dieselbe Gonade im Frühjahr einer kleinen Kirsche gleicht.

VII. Nebenhoden und Samenleiter

Ungefähr dorsomedial eines jeden Hodens geben im Schnittbild die mehr oder minder zahlreichen Nebenhodenkanälchen (Ductuli efferentes) mit ihren deutlich umgrenzten Lumina die Lage des Nebenhodens wieder (Abb. 27). Im Ruhestadium hebt er sich als winziges Gebilde kaum ab. Während der Paarungszeit hingegen erfährt auch er zyklische Veränderungen, nimmt an Umfang zu und setzt sich äußerlich durch graugelbliche Färbung ab. Das überleitende Kanälchennetz (Rete testis) ist zu den Lakunen des Antrum testis zusammengeflossen, das mehreren gewundenen Vasa efferentia den Ursprung gibt. Über den Nebenhodengang werden die Keimprodukte damit zum Samenleiter (Vas deferens) gebracht. Auch dieser nimmt während der Brutperiode erheblich an Länge und in der Dicke der Wandung zu. Zwangsläufig erhöht sich damit die Zahl seiner meist recht regelmäßigen Windungen. Und auch das sogenannte „Samenbläschen" kann sich, sofern vorhanden, zyklisch ausdehnen und mit eintretender Ruhezeit wieder verkleinern.

In der Paarungszeit findet man die Samenleiter und gegebenenfalls auch die Samenbläschen mit Spermien angefüllt. Von hier gelangen sie bei der Copula rasch ins weibliche Urodaeum und damit zum Eingang des Eileiters.

VIII. Keimdrüsenaufbau im weiblichen Geschlecht

Mikroskopisches Bild des Eierstockes

Gegenüber der Entwicklung im männlichen Geschlecht verläuft die 1. Sprossung (Proliferation) hier insofern grundlegend anders, als die primären Gonozyten nicht alsbald in die neu gebildeten Sexualstränge einwandern oder von diesen mitgezogen werden, sondern nahezu ausschließlich im Coelom verbleiben. Hier erhöhen sie durch mitotische Teilungen die Dicke bzw. den Umfang der Genitalleiste weiterhin erheblich, allerdings für gewöhnlich nur auf der linken Seite, da sie rechts meist nur in ganz geringer Zahl, wenn überhaupt, vorhanden sind. Histologisch sind diese Unterschiede unschwer erfaßbar, und damit ist das Geschlecht des jeweiligen Embryos erkennbar geworden. Die medullären

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Stränge erfahren in der Folgezeit, vielleicht weil ihnen der gewebliche korrelative Kontakt zu den eigentlichen Keimzellen hier abgeht, bedeutende Veränderungen. Die Mehrzahl macht eine lakunenartige Aufspaltung durch, die früher oder später mit fettiger Degeneration verbunden ist.

Inzwischen hat aber, etwa vom 9. Bebrütungstage ab, der für die weiblich bestimmte Gonade typische Vorgang eingesetzt: nämlich die 2. Sprossung (2. Proliferation), d. h., eine verhältnismäßig umfängliche Zellwucherung, an der Gonozyten und Coelomzellen gemeinsam beteiligt erscheinen. Das Ergebnis sind die Rindenstränge oder Pflügerschen Schläuche, bestehend aus großkernigen Oogonien als den Nachfolgeprodukten der Gonozyten, und aus kleinkernigen peritonealen Zellen. Bindegewebszüge schieben sich in wechselndem Ausmaß zwischen diese Stränge, die in ihrer Gesamtheit die Rindenschicht (Cortex) des jungen Ovars darstellen. Im mikroskopischen Querschnittsbild tritt jene bei Embryonen oft schon stark hervor (Abb. 28); doch kann sie auch postembryonal noch deutlich hinter dem Medullargewebe zurückstehen (Abb. 29). In der Regel ist der Unterschied zwischen der normalen Cortexbildung auf der linken Seite und deren gänzlichem oder überwiegendem Fehlen auf der rechten sehr auffällig. Während die Rindenschicht des Eierstockes stetig zunimmt, treten die nach innen gedrückten medullären Bestandteile in der bereits angedeuteten Weise zurück. Häufig bleiben nur lakunär aufgespaltene, d. h. von Hohlräumen durchzogene Reste übrig, die mehr oder minder in dem sich aus Bindegewebe, Gefäßen usw. zusammensetzenden „Stroma ovarii" aufgehen. Nicht gerade selten können diese Lakunen noch einzelne oder einige primäre Gonozyten einschließen, die — sofern sie nicht zugrunde gehen oder sich in die sog. „Luteinzellen" umwandeln — lange zu überdauern vermögen. Für gewöhnlich scheinen sie, wohl durch Hemmwirkung der Rindenschicht, ohne Einfluß zu sein. Fällt jedoch die Cortex, etwa durch Krankheitsvorgänge oder durch künstliche Zerstörung im Experiment, aus, so wird die Bahn frei zur Weiterentwicklung gemäß der geweblichen Induktionsfolge: Gonozyten in medullären Strängen oder von solchen geformten Hohlräumen unterliegen der männlichen Differenzierung. Am ehesten kann diese Möglichkeit im rechten Gonadenrudiment realisiert werden (s. später). In korrelativer Induktion mit den Coelomzellen der Keimdrüsenanlage hingegen bleibt den offenbar bisexuellen Gonozyten nur die weibliche Entwicklungsrichtung, dargestellt durch die 2. Proliferation, übrig. Die mit dem Aufbau der Rindenschicht Hand in Hand gehende Umbildung von primären Gonozyten in Oogonien und damit zu Vorstufen der Follikel ist in gleicher Weise angezweifelt worden wie diejenige der Gonozyten in Spermatogonien. Die erwähnten Versuche Dantschakoffs u. a. dürften auch hier genügend Beweiskraft im Sinne einer kontinuierlichen Keimbahnentwicklung besitzen. Kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryos machen die Oogonien einige sehr charakteristische Umdifferenzierungen in ihrer Chromosomengarnitur durch, die als „Promeiose" bezeichnet werden. Den männlichen Keimzellen fehlt diese ganz oder nahezu. Und nach dem Ausschlüpfen liegt das Schwergewicht in der raschen Ausdehnung und Faltung der Cortex und in zunehmender Zergliederung der Pflügerschen Schläuche in zahlreiche kleine Eichen bzw. Oozyten I. Ordnung. Indem sich die Sprossungsprodukte des Coeloms als Granulosa- oder Follikelepithelzellen um die großkernigen Oozyten legen und diese allseitig umgeben, entstehen die ersten kleinen Follikel, die sog. Primordialfollikel (Abb. 30). Mit zunehmendem Alter des Eierstockes tritt zwischen den Follikeln immer mehr Interstitium in Erscheinung, das sich z. T. aus Medullarsträngen der 1. Proliferation, wohl zusätzlich aus nicht verbrauchten Granulosazellen der 2. Sprossung und aus bindegewebiger Grundsubstanz zusammensetzt. Im Querschnitt ergibt sich das in Abb. 30 wiedergegebene Bild. Dorsolateral bis -medial schließen sich die Reste des Parovariums an, die hier — im Unterschied zum Nebenhoden des männlichen Geschlechts — weitestgehend zurücktreten. Mit fortschreitendem Wachstum zeigt sich der Eierstock zunehmend gefaltet und zerklüftet.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

IX. Makroskopisches Bild des (linken) Eierstockes

Auch äußerlich ist dieser Vorgang, der offenbar in erster Linie durch die allgemeine Raumenge bedingt wird — raumsparende Körperkonstruktion ist eine unerläßliche Voraussetzung für das Flugvermögen —, gut zu verfolgen. Junge Eierstöcke können halbwegs mit Rechtecken verglichen werden, deren Längsachse ungefähr parallel zur Mittellinie des Körpers verläuft. Durch Stränge der lakunären Medullarzone, die keine Abgrenzung gegenüber dem Rete zulassen, sind sie unter partieller Zwischenschaltung des Parovariums mit dem kranialen Nierenlappen und der Ventralwandung der Vena cava posterior fest verbunden. Die Entfernung eines Ovars, also die Kastration eines weiblichen Vogels, ist deshalb in der Regel schwierig und erfaßt nicht immer die gesamte Geschlechtsdrüse. Regeneration ist deshalb nicht selten möglich. Weiter kaudal tritt die linke Vena iliaca communis nebst zuleitenden Venen an die Stelle der V. c. posterior. Nach allen Seiten, besonders ventral durch den „auf"liegenden Magen, kranial durch das Zwerchfell und medial durch das Mesenterium beengt, wird der wachsende Eierstock zwangsläufig zur Faltenbildung gebracht. Im ganzen lassen sich 3 Wachstumsperioden unterscheiden:

eine erste nach abgeschlossener Cortexbildung, in welcher die Keimdrüse nach allen Seiten zunimmt;

eine zweite, die beim Huhn am 17. bis 19. Bebrütungstage einsetzt und in welcher das Breitenwachstum überwiegt;

schließlich von der Mitte des 2. Monats ab eine dritte mit dominierendem Dickenwachstum. Kurz nach dem Schlüpfen prägt sich durch Abbiegung des kranialen Abschnitts eine tiefe primäre Querfurche aus (Abb. 31), der früher oder später sekundäre Furchen folgen.

Etwa vom 3. Monat an lassen sich auf der Oberfläche Follikel erkennen. Deren Zahl ist sehr beträchtlich: Beispielsweise wurden bei halbjährigen Dohlen über 25 000 Follikel gezählt. Nach erreichter Geschlechtsreife — d. h. bei vielen kleineren Vögeln bereits im zweiten Kalenderjahre, bei Störchen erst nach 3 bis 4, bei großen Adlern nach 5 bis 6 Jahren — und mit nahender Paarungszeit verändern die heranwachsenden Follikel die Struktur des Eierstocks weitgehend. Dessen Oberfläche immer stärker kalottenförmig ausbuchtend und zerteilend, hängen schließlich einige große gestielte Follikel an der Gonade, diese und nahezu den gesamten Urogenitalapparat überdeckend und oft noch weit in das Becken hinabreichend. Ihre Zahl ist verhältnismäßig klein und beträgt bei der Dohle, die gewöhnlich 5 bis 6 Eier legt, kaum mehr als 20. Durch die verschieden weit entwickelten Follikel hat der Eierstock ein traubiges Aussehen erhalten, hinter dem die Querfurchen zurücktreten bzw. vorübergehend verschwinden (Abb. 19).

Nach dem Follikelsprung, der die Ablage der Eier einleitet, bleibt im Eierstock eine entsprechende Anzahl von Kelchen (Calices) zurück, die

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

mehr oder minder begründet als Corpora lutea gedeutet und mit den gleichnamigen Gebilden der Säugetiere verglichen werden können. Zunächst leere Hüllen vorstellend, werden sie bald atretisch und sind bei Dohlen schon nach 10 bis 12 Tagen kaum mehr äußerlich sichtbar. Entsprechend rasch und durchgreifend verläuft der Rückbildungsprozeß der gesamten Keimdrüse, der — in Parallele zum Brunsthoden gleicher Situation — alle in den Reifungsablauf gelangten Follikel erfaßt. Mit der Schrumpfung des Eierstocks treten auch die Querfalten wieder in Erscheinung. Immerhin ist dessen Gestalt und mehr noch seine Oberflächenstruktur vom Zustand vor der erstmaligen Eiablage meist deutlich unterschieden. Bei der Dohle wird dieses Ruhestadium bereits rund 3 Wochen nach Brutbeginn erreicht.

X. Eileiter

Als Ausführungsorgan für die aus den Follikelhüllen entlassenen reifen Eichen fungiert der linke Eileiter (Oviduct).

Im Gegensatz zu den Samenleitern ist er nicht unmittelbar mesonephralen Ursprungs, sondern stellt die Weiterbildung des nach seinem Entdecker benannten Müllerschen Ganges dar. Dieser fällt im Huhnembryo zuerst als ein dünner Streifen hyperplastischen Coelomepithels seitlich des Wolffschen Ganges auf. Am 5. Bebrütungstage formt sich im vordersten Bereich eine Einstülpung, die offen bleibt und im künftigen Eileiter zur Öffnung (Ostium abdominale) des Trichters (Infundibulum) wird. Damit ist der Anstoß für die ganze Epithelplatte gegeben, sich einzustülpen und kaudalwärts weiterzuwachsen, bis am 7. Tag die Kloakenanlage erreicht ist. Indem sie sich vom Bauchfell (Peritoneum) ablöst, dem Wolffschen Gang anschmiegt und im Innern allmählich ein Lumen ausbildet, wird sie zum eigentlichen Müllerschen Gang. In beiden Geschlechtern wird dieser paarig angelegt, doch setzt beim männlichen Vogelkeim schon frühzeitig — im Huhnembryo am 8. Bebrütungstage — die Rückbildung ein, die hier etwa am 18. Tage beendet ist. Ausnahmsweise können sich Reste erhalten. Im weiblichen Tier kommt es, wie gezeigt, nur auf der linken Seite zur Entwicklung eines funktionsfähigen Eileiters, und auch nur dann, wenn der zugehörige Eierstock normal strukturiert ist. Der rechte Müllersche Gang hingegen unterliegt, etwa vom gleichen Zeitpunkt an der Regression und erhält sich postembryonal, wenn überhaupt, nur in einem Reststück im Bereich der Kloake.

Am ausgebildeten Eileiter lassen sich, besonders während der Zeit der Eiablage, 5 Abschnitte unterscheiden (Abb. 19). Die ansehnliche Öffnung (Ostium) eines dünnwandigen Trichters (Infundibulum) liegt mehr oder weniger unmittelbar dem kaudalen und kaudolateralen Teil des Eierstocks an. Der Trichter führt in die mit Schleimhaut ausgekleidete Tube, die unter allmählicher Verengung in den voluminös drüsenreichen Eiweißteil übergeht. Hier werden auf das sogenannte Gelbei die Eierklarschichten abgelagert: beim Hühnerei eine innere, mittlere und äußere. Wahrscheinlich haben auch die Hagelschnüre (Chalazen) hier ihren Ursprung. Nunmehr verengt sich der Eileiter erneut zum Isthmus, dessen Drüsen ein bald zu Fasern erstarrendes und damit die Schalenhaut lieferndes Sekret produzieren. Im kaudal anschließenden Uterus, dessen muskel- und zottenreiche Wandung zahlreiche Kalkdrüsen birgt, wird hauptsächlich die Kalkschale erzeugt und deren Färbung, falls eine solche vorhanden ist,

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

besorgt. An beiden Enden dieses Abschnittes verstärkt sich die Ringmuscularis schließmuskelartig. Den Endteil bildet die muskulöse Vagina, die seitlich vom Harnleiter mit ziemlich breiter Öffnung in die Dorsalwand des Urodaeums der Kloake mündet. Ihre Drüsen sondern Schleim ab, der die Eiablage erleichtert. Besonders in seinem Maximalzustand ist der Oviduct zwangsläufig in mehr oder minder umfängliche Windungen gelegt. Beim Huhn z. B. ist er im Ruhezustand etwa 18 cm, während der Eiablage hingegen ungefähr 80 cm lang. Nach Abschluß der jeweiligen Legeperiode macht er die übliche Rückbildung durch, aus der er als verhältnismäßig schlichtes Rohr hervorgeht. Wie beim Ovar ist dann aber auch bei ihm ein deutlicher Unterschied gegenüber dem Jugendzustand unverkennbar. Eine Bauchfell-Duplikatur hält den Eileiter an der dorsalen Wand der Leibeshöhle.

XI. Rechtes Gonadenrudiment bzw. rechter Eierstock

Wie schon in früherem Zusammenhang ausgeführt, fehlt bei den allermeisten Vögeln — sehr im Gegensatz zu den ihnen sonst in vieler Hinsicht verwandten Reptilien — für gewöhnlich der rechte Eierstock.

Dadurch, daß die rechte Genitalleiste des genetisch weiblichen Embryos nur sehr wenige oder fast keine Gonozyten aufnimmt, kann sich hier keine Rindenschicht bilden. Infolgedessen setzt sich die Keimanlage im wesentlichen nur aus medullaren Strängen zusammen, die sich, nicht anders wie links, allmählich lakunös aufspalten. Als rechtsseitiges Gonadenrudiment können sie sich in dieser Form u. U. jahrelang erhalten. Nicht selten werden sie mit zunehmendem Alter, mehr oder minder gemeinsam mit dem rechten Parovarium, von Bindegewebszügen kapselartig umschlossen. Makroskopisch sind sie dann kaum oder überhaupt nicht mehr nachweisbar, während das Rudiment zur Zeit des Schlüpfens und Wochen oder Monate danach oft noch recht deutlich in Erscheinung tritt (Abb. 31). Schließen die Medullarstränge jedoch vollwertige Gonozyten ein, so kann es zu mehr oder minder tubuli-artigen Differenzierungen kommen (Abb. 32), denen eine männliche Potenz innewohnt[3]). Wird nämlich der linke Eierstock oder wenigstens seine Rindenschicht durch nekrotisierende Krankheitsvorgänge ausgeschaltet oder wird solches im Versuch durch Exstirpation vorgenommen, so kann sich rechts eine „kompensatorische" Drüse männlicher Struktur entwickeln. Im Extremfall kann ein normaler Hoden entstehen und damit eine völlige Geschlechtsumkehr (sex reversal) verbunden sein. Enthält das Rudiment neben Medullarzellen auch Rindengewebe, so ist die Bildung eines Ovotestis, also einer Zwitterdrüse, möglich.

Daß etwas Cortex bzw. einige Follikel rechtsseitig vorhanden sind und beharren, ist nicht gerade selten. Ausnahmsweise kann es auch zur Bildung eines mehr oder minder ansehnlichen rechten Eierstocks bei Arten kommen, denen ein solcher in der Regel völlig fehlt. Und schließlich gibt es einige Gruppen, besonders aus der Ordnung der Greifvögel (Raubvögel, Accipitres), bei denen die Entwicklung eines rechten Eierstocks häufiger ist als seine Abwesenheit. In erster Linie gehören hierzu die Arten der Gattung A c c i p i t e r , also Habichte und Sperber (Abb. 33), etwas zurück stehen Falken (F a l c o), Weihen (C i r c u s) u. a.

[3]) Über Ausschüttung weiblichen Hormons durch Medullargewebe vgl. E. W o l f f u. K. H a f f e n (Compt. Rend. Soc. Biol. 146, 1952), desgl. Jl. exp. Zool. 119, 1952; B. M i n t z u. E. W o l f f , Jl. exp. Zool. 126, 1954.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Erstmals beim Habicht wurde der Nachweis geführt (Stieve, 1925), daß abgelegte Eier auch aus dem rechten Eierstock stammen können (Abb. 34). Da ein rechter Eileiter nicht existiert, muß der Transport in solchen Fällen vom linken Eileiter übernommen werden. Ganz ausnahmsweise ist dem rechten Eierstock auch ein funktionsfähiger rechter Eileiter beigeordnet (Chappellier, 1913).

Die Tatsache, daß der rechte Eierstock in der Regel fehlt, bei einigen Vogelarten aber wohlausgebildet und sogar funktionsfähig sein kann, ist nur sehr schwer befriedigend zu erklären. Auf die asymmetrische Verteilung der Gefäße im Gonadenbereich und deren offenbar einseitige Rückwirkung auf die Verteilung der Gonozyten und die Cortexbildung wurde bereits hingewiesen. Das damit frühzeitig begründete Übergewicht der linken Gonade mag im Verein mit der Raumenge, dem Druck von Leber und Magen und nicht zuletzt der breiten Vena cava posterior die Entwicklung auf der rechten Seite abstoppen. Vielleicht ist der Umstand, daß die Vena cava posterior durch ihre „Rechtstendenz" die rechte Gonadenanlage ungleich stärker als die linke beeinflußt, von wesentlicherer Bedeutung als bisher vielfach angenommen wurde. Wahrscheinlich dürfte auch nicht zufällig sein, daß am ehesten der linke Hoden der voluminösere ist. Daß nicht wenige Greifvögel auch einen ansehnlichen rechten Eierstock besitzen, könnte vielleicht durch den Umstand bedingt sein, daß hier die Leberlappen annähernd gleich groß entwickelt sind, während sonst der rechtsseitige ganz bedeutend überwiegt (Stieve). Vielleicht ist jener ungleichmäßigen Massen- und Gewichtsverteilung innerhalb der Leibeshöhle ein Großteil der Druckwirkung zuzuschreiben, die offenbar in erster Linie für die gewöhnlich unsymmetrische Ausbildung des weiblichen Geschlechtsapparates verantwortlich ist. Stammesgeschichtlich dürfte die Rückbildung des rechten Eierstocks derjenigen des zugehörigen Eileiters vorausgegangen sein. „Da der rechte Eileiter bei den Accipitres stets rudimentär bleibt, müssen auch diese von Vorfahren abgeleitet werden, die des rechten Ovars ermangelten" (Stresemann).

XII. Zwitterbildungen

Auf die aus dem rechten Gonadenrudiment unter besonderen Umständen erwachsenden Zwitterbildungen, die zur Geschlechtsumkehr führen können, wurde bereits hingewiesen. Als mehr oder minder zwittrig können auch die Fälle persistierender Müllerscher Gänge (oder eines von diesen) in männlichen Vögeln angesehen werden. Darüber hinaus sind hier und da Eierstock und Hoden beieinander und mit unterschiedlich entwickelten Ausführgängen gefunden worden. Derartige Vögel können äußerlich wie eingeschlechtlich aussehen, andererseits aber auch Mosaikzwitter mit einer Mischung männlicher und weiblicher Gefiederbestandteile sein. Und schließlich können die sekundären Geschlechtsmerkmale entsprechend der Verteilung der beiden gegengeschlechtlichen Gonaden auf beide Körperseiten getrennt verteilt sein, d. h. der Körper wird wie durch eine mittlere Ebene in eine männliche und eine weibliche Hälfte geteilt. Man bezeichnet dies als Gynandromorphismus. Derartige Fälle sind vornehmlich beim Gimpel (Pyrrhula pyrrhula) bekannt geworden: durch die unterschiedliche Färbung der beiden Geschlechter sind sie hier besonders auffällig. Fast ausnahmslos weist die linke Seite einen Eierstock und weibliche, d. h. graue Färbung, die rechte einen Hoden und männliche, d. h.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

leuchtend rote Färbung auf. Halbseitenzwitter mit umgekehrter Verteilung verdienen, wie die voranstehenden Betrachtungen erkennen lassen, ganz besondere Beachtung.

Vornehmlich benutztes Schrifttum:

Benoit, J.: Organes uro-génitaux. Reproduction. In: P.-P. Grassé: Traité de Zoologie. Tome VI: Oiseaux. Paris 1950

Blanchard, B. D.: The White-crowned Sparrows (Zonotrichia leucophrys) of the Pacific seaboard: environment and annual cycle. Univ. Calif. Publ. Zool. 46, 1, 1941.

Blanchard, B. D. and M. M. Erickson: The cycle in the Gambel Sparrow. Univ. Calif. Publ. Zool. 47, 11, 1949.

Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch: Handbuch d. vergleich. Anatomie d. Wirbeltiere. Bd. 5, 6. Wien 1933/38.

Broman, I.: Embryonale Penisanlagen bei penislosen Vögeln. Morphol. Jahrb. 86, 1941.

Dantschakoff, V.: Der Aufbau des Geschlechts beim höheren Wirbeltier. Jena 1941.

Domm, L. V.: New experiments on ovariotomy and the problem of sex inversion in the fowl. Jl. exp. Zool. 48, 1, 1927.

Dulbecco, R.: Azione dei raggi del radio sullo sviluppo della gonade e sui caratteri somatici del sesso nell'embrione di pollo. Mem. Accad. Naz. dei Lincei Ser. VIII, vol. II, fasc. 1, 1948.

Groebbels, F.: Der Vogel, Bd. 2: Geschlecht und Fortpflanzung. Berlin 1937.

Kumerloeve, H.: Vergleichende Untersuchungen über das Gonadensystem weiblicher Vögel. I—IV. Zs. f. mikrosk.-anat. Forsch. 21, 22, 24, 25, 1930/31.

Kumerloeve, H.: Harn-Geschlechtssystem. In: Naturgeschichte der Vögel, herausgegeb. v. R. Berndt u. W. Meise, Stuttgart 1956 (i. Dr.).

Kumerloeve, H.: Über Halbseitenzwitter in der Vogelwelt. Ornith. Mitt. 5, 7, 1953.

Lillie, F.: The development of the chick. New York 1927.

Riddle, O.: Factors in the development of sex and secondary sexual characteristics. Physiol. Reviews 11, 1, 1931.

Stampfli, H. R.: Histologische Studien am Wolffschen Körper (Mesonephros) der Vögel und über seinen Umbau zu Nebenhoden und Nebenovar. Rev. Suisse Zool. 57, 1950.

Stieve, H.: Beobachtungen über den rechten Eierstock und den rechten Legdarm des Hühnerhabichts (Falco palumbarius L.) und einiger anderer Raubvögel. Morphol. Jahrbuch 54, 1925.

Stresemann, E.: Aves. In: Kükenthal, Handb. d. Zoologie, 7, 2, Lief. 3. Berlin 1927/34.

Taschenberg, O., in J. F. Naumann: Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Neuaufl. von C. R. Hennicke. Gera-Untermhaus 1905, Bd. 1.

Wodzicki, K.: Beobachtungen über das Vorkommen des rechten Eileiters bei der Hausente. Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr. B, 2, 1934.

Weitere benutzte Arbeiten sind in den obigen Publikationen beigegebenen Literaturverzeichnissen aufgeführt. Vgl. ferner u. a.: Baily, R. E., The Auk 70, 4, 1953; Davies, J., Journ. Anat. 84, 2, 1950; desgl. Condor 55, 3, 1953; Knouff, R. A. and Hartmann, F. A., Anat. Record 109, 1951; Nuesch, H., Verh. Naturforsch. Ges. Basel 61, 1950; Scheib-Pfleger, D., Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 147, 9/10, 1953; Wolff, E., Année Biol. 55, 1951.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

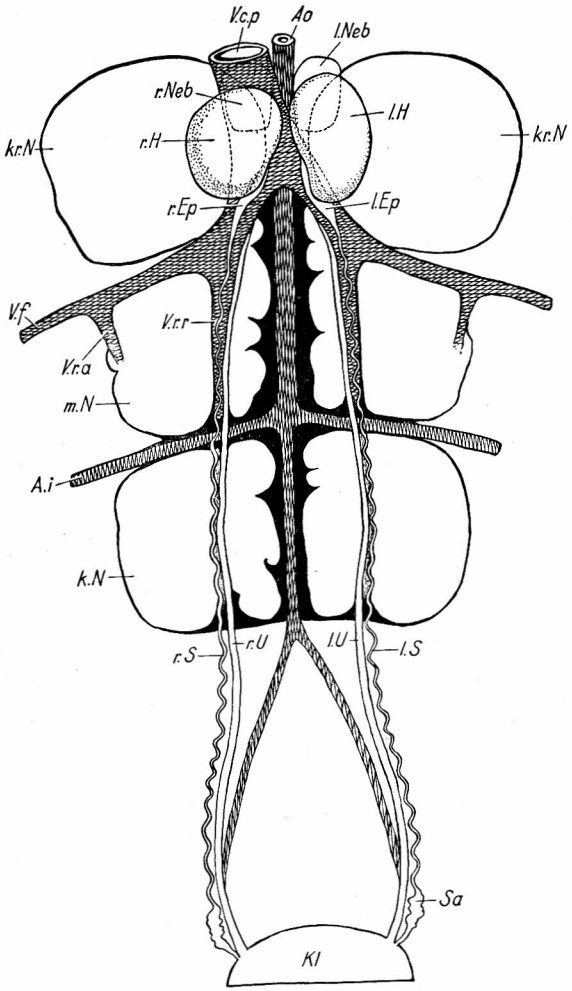


Abb. 18. Männliches Urogenitalsystem (leicht schematisiert). (Nach Kumerloeve aus Berndt-Meise, Naturgesch. d. Vögel I, i. Druck.) — r. H rechter Hoden; l. H linker Hoden; r. Neb rechte Nebenniere; l. Neb linke Nebenniere; kr. N kraniale Nierenlappen; m. N mediale Nierenlappen; k. N kaudale Nierenlappen; r. Ep rechter Nebenhoden; l. Ep linker Nebenhoden; r. S rechter Samenleiter; l. S linker Samenleiter; r. U rechter Harnleiter; l. U linker Harnleiter; Sa rechtes und linkes Samenbläschen; Ao Aorta abdominalis; A. i rechte und linke Arteria ischiadica; V. c. p Vena cava posterior; V. f rechte und linke Vena femoralis; V. r. r rechte und linke Vena iliaca interna (V. renalis revehens); V. r. a rechte und linke Vena renalis advehens (V. r. portalis); Kl Kloake.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

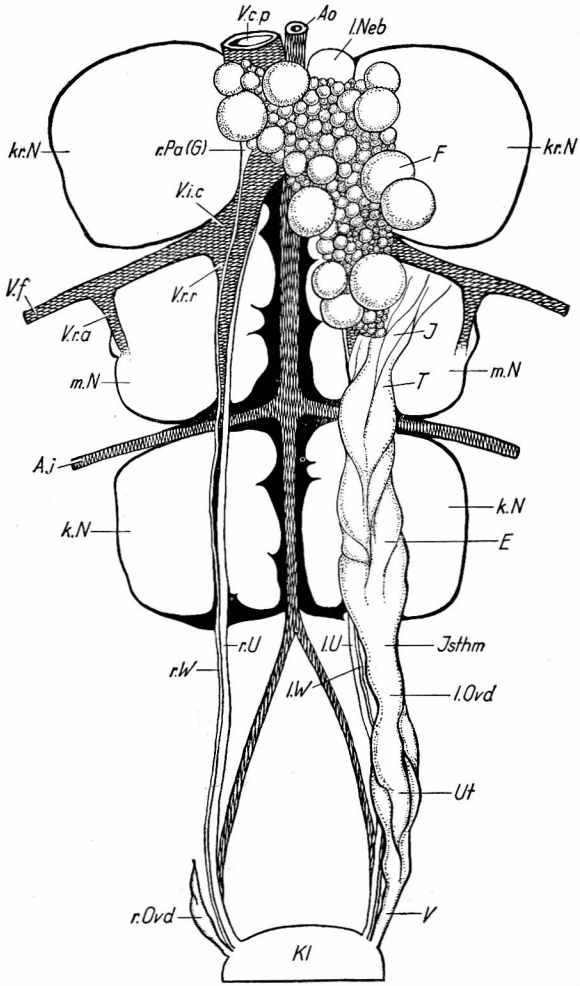


Abb. 19. Weibliches Urogenitalsystem (leicht schematisiert). (Nach Kumerloeve aus Berndt-Meise, Naturgesch. d. Vögel I, i. Druck.) — F. Follikel des (linken) Eierstocks; r. Pa(G) rechtes Parovarium, u. a. auch Reste der rechten Gonadenanlage; r. Ovd Rudiment des rechten Eileiters; l. Ovd (linker) Eileiter; I Infundibulum des Eileiters; T Eileitertube; E Eiweißabschnitt des Eileiters; Ut Uterus; V Vagina; r. W rechter Wolffscher Gang; l. W linker Wolffscher Gang; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 18.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

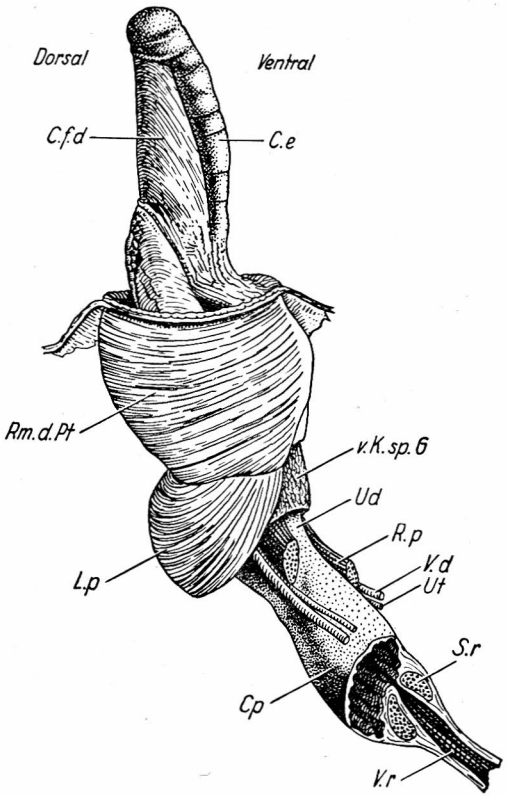


Abb. 20. Penis und Kloakenregion des Straußes (nach Grimpe 1930 aus Berndt-Meise I).

C. f. d	rechtes Corpus fibrosum
C. e.	Corpus elasticum
Rm. d. Pf.	Ringmuskulatur der Penistasche (Sphincter vestibuli)
v. K. sp. G.	Ventrales Kissen spongiösen Gewebes
L. p.	Levator penis (Hebermuskel)
Ud	Urodaeum
R. p.	Retractores penis (Rückziehmuskeln)
V. d.	Vasa deferentia
Ut	Ureteren (Harnleiter)
Cp	Coprodaeum
S. r.	Sphincter recti
V. r.	Vestibulum recti

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

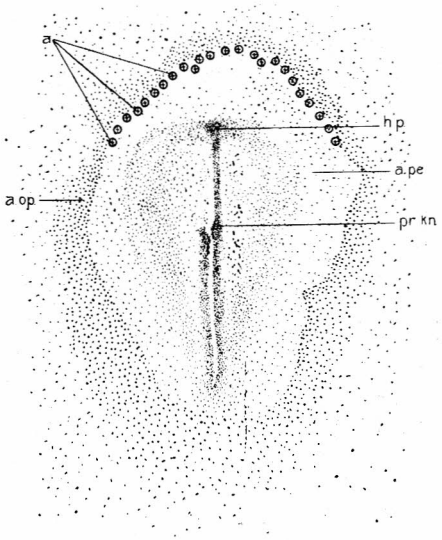
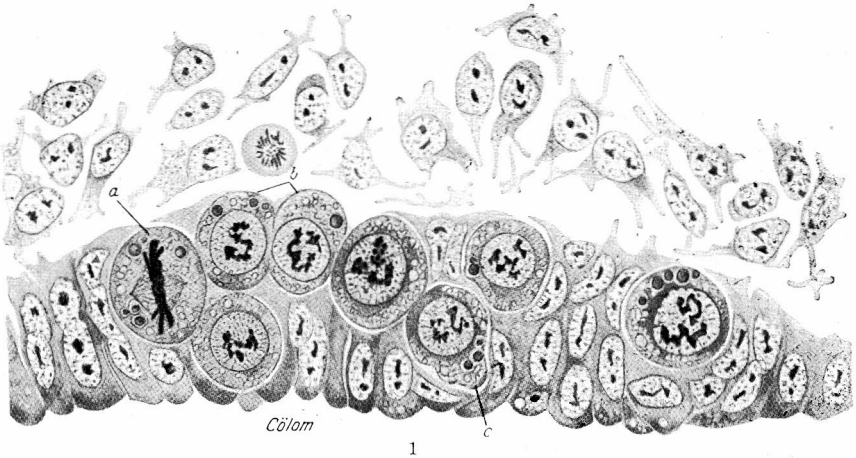


Abb. 21. Huhnembryo im Primitivstreifenstadium; Kopffortsatz bogenförmig von Urgeschlechtszellen umgeben (nach S w i f t 1914). — a Urgeschlechtszellen; a. op. Area opaca; a. pe. Area pellucida; h. p. Kopffortsatz; pr. Kn. Hensenscher Knoten.



1

Abb. 22. Gonadenanlage eines drei Tage alten Huhnembryos: Epithelzellen mit eingewanderten primaren Gonozyten a, b und c (nach D a n t s c h a k o f f 1941).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

rechte Körperseite



linke Körperseite

Abb. 23. Die beiden Gonadenanlagen eines Huhnembryos am 4. Bebrütungstage: die linke stärker entwickelt (nach D a n t s c h a k o f f 1941).

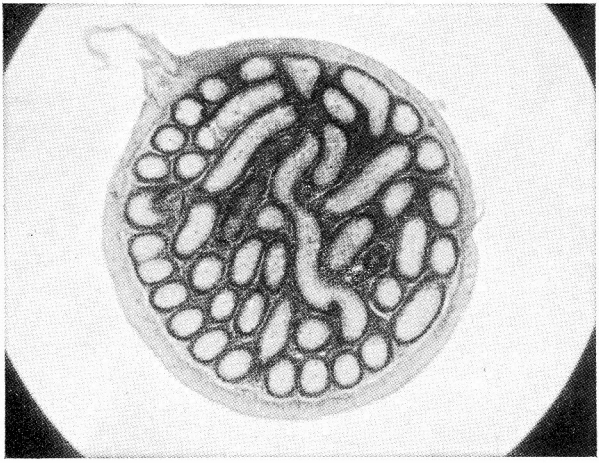


Abb. 24. Hoden von Zonotrichia leucophrys im Querschnitt: inaktives Stadium, Ruhezustand (nach B l a n c h a r d 1941 aus B e r n d t - M e i s e I).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

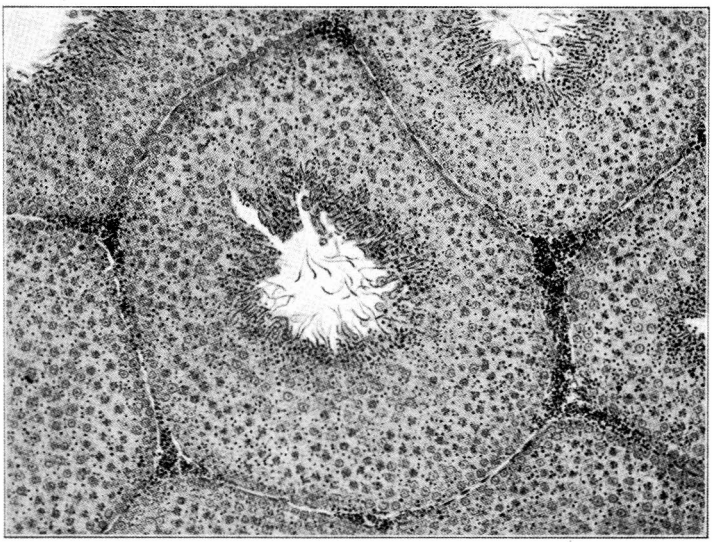


Abb. 25. Hoden eines Ganserts im Querschnitt: Beginn der Hochbrunst, mit verschiedenen Reifungsstadien und Spermien (nach S t i e v e 1922).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

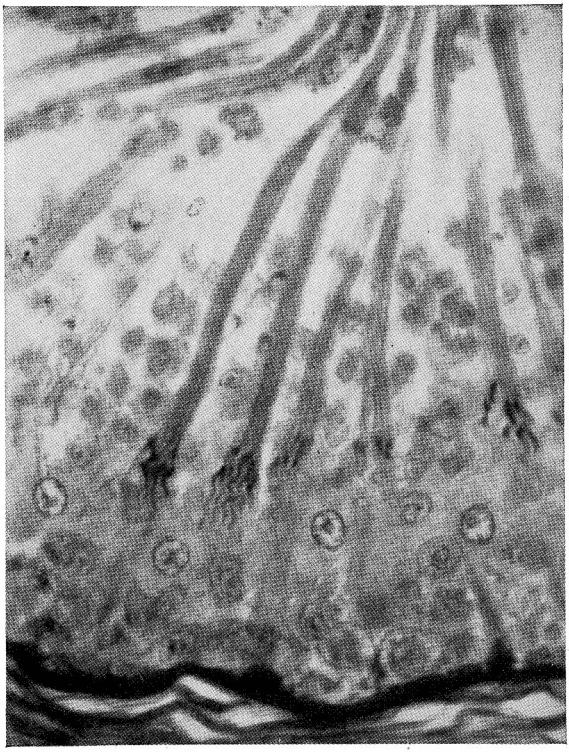


Abb. 26. Hoden von Zonotrichia leucophrys im Querschnitt: Spermienbündel mit den Kopfteilen an bzw. in Sertolizellen (nach Blanchard und Erickson 1949 aus Berndt-Meise I).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

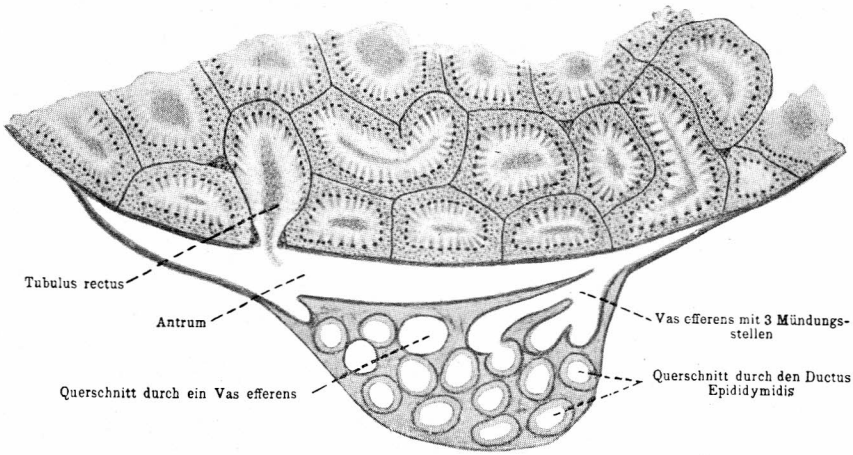


Abb. 27. Nebenhoden und benachbarter Hodenteil eines Haussperlings, Passer domesticus, im Querschnitt (nach A l v e r d e s 1924).

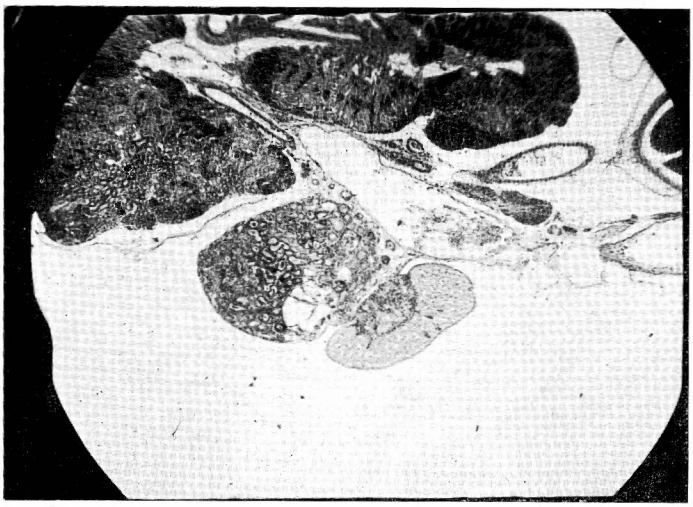


Abb. 28. Eierstock eines Sperberembryos (Accipiter nisus) im Querschnitt: Medullarstränge und Rindenschicht deutlich geschieden, Parovarium noch voluminös. (Nach K u m e r l o e v e 1931.)

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

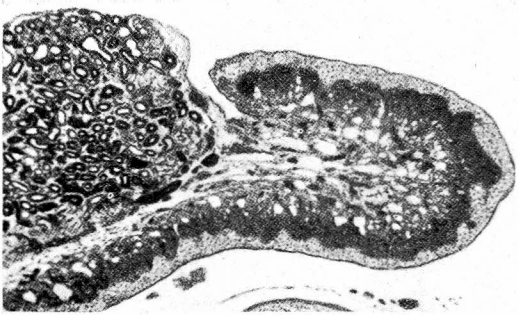


Abb. 29. Eierstock eines schlüpfenden Huhnkückens. Medullarschicht stark, Rindenschicht erst schmal entwickelt (nach Dantschakoff 1941).

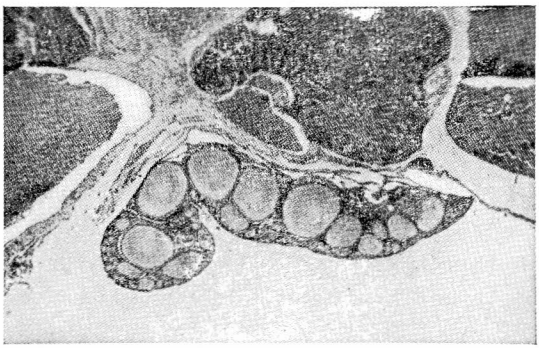


Abb. 30. Eierstock einer jungen Amsel (Turdus merula) im Querschnitt. Parovarium nur mehr winzig (nach Kumerloeve 1931 aus Berndt-Meise I).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

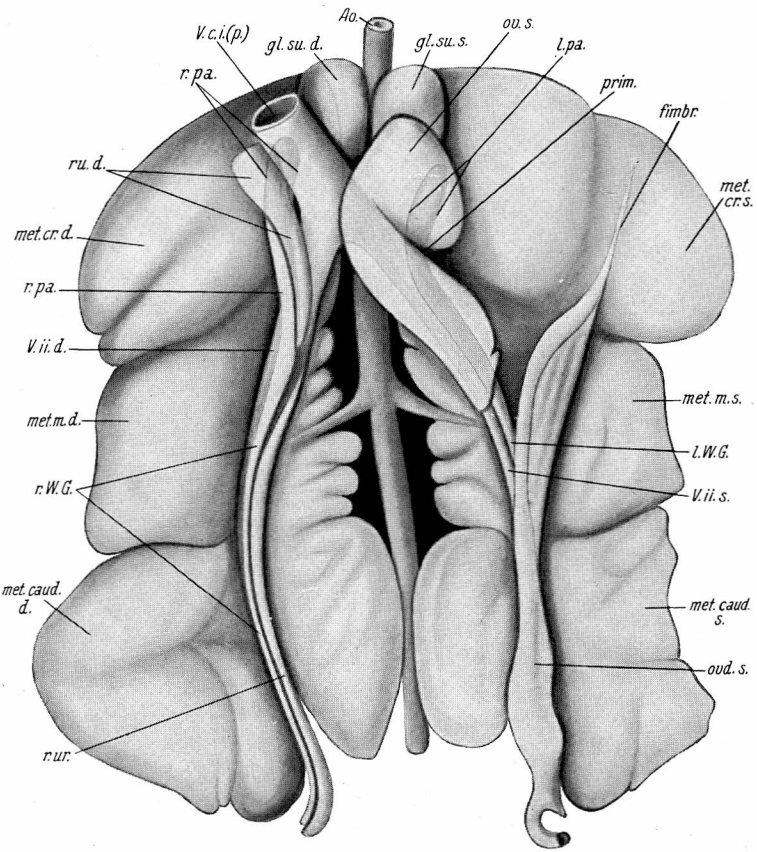


Abb. 31. Urogenitalapparat einer 2 Tage alten weiblichen Taube. Eierstock mit Primärfalte, rechtes Gonadenrudiment noch ansehnlich, beide Parovarien und Wolffsche Gänge deutlich (nach Kumerloeve 1930).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"



Abb 32. Weibliche Nebelkrähe (Corvus c. cornix): Teilbild aus dem quergeschnittenen rechten Gonadenrudiment mit „hodenähnlichen" Strukturen (nach K u m e r l o e v e 1931 aus B e r n d t - M e i s e I).



Abb. 33. Junger Sperber (Accipiter nisus): Querschnitt durch die gleichmäßig entwickelten beiden Eierstöcke (nach K u m e r l o e v e 1931).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bildtafel

zu: Dr. H. Kumerloeve, „Das Urogenitalsystem der Vögel"

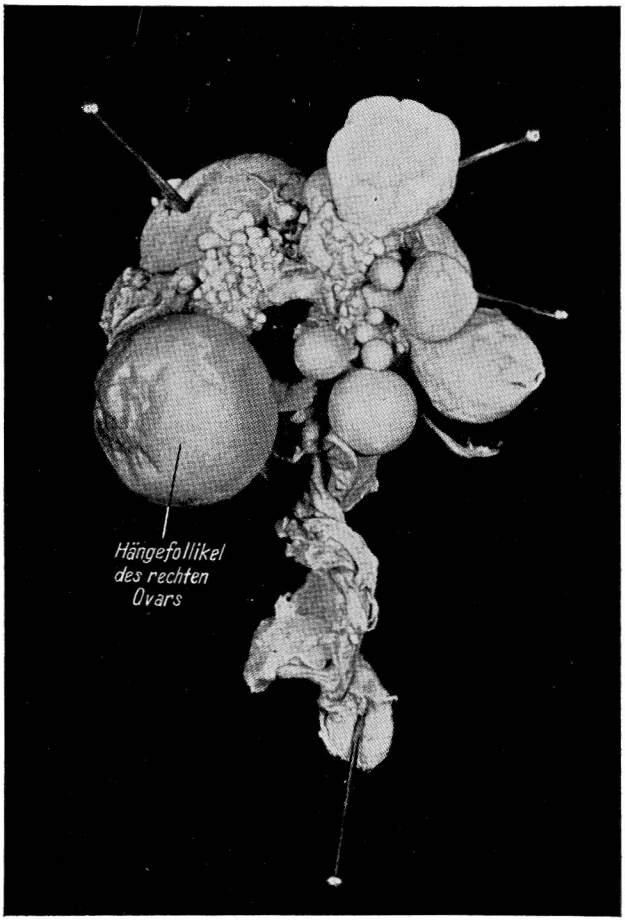


Abb. 34. Habichtsweib (Accipiter gentilis): Beide Eierstöcke funktionsreif, der rechte mit Hängefollikel, kurz vor dem Follikelsprung (nach K u m e r l o e v e 1931 aus B e r n d t - M e i s e I).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Veröffentlichungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Osnabrück

Jahr/Year: 1955

Band/Volume: 27

Autor(en)/Author(s): Kumerloeve Hans

Artikel/Article: Das Urogenitalsystem (Nieren und Geschlechtsapparat) der Vögel 86-101