

EIN BEITRAG ZUR STRUKTUR UND MIKROSKOPISCHEN INNERVATION DER HARDERSCHEN DRÜSE DER VÖGEL*

VON

A. STAMMER

Institut für Allgemeine Zoologie und Biologie der József Attila-Universität Szeged, Ungarn
(Dir.: Prof. Dr. A. ÁBRAHÁM)

An der hinteren ventralen Oberfläche des Augapfels findet sich bei allen Vögeln die zum dritten Augenlid, der Nickhaut (*Membrana nictitans*), gehörende Hardersche Drüse, deren Form und Grösse überaus verschieden ist. Betreffs ihrer anatomischen Erscheinung finden sich genaue Angaben in dem Handbuch von BOLK (4), PLATE (8), KÜKENTHAL (12). — Aus den Arbeiten von MAC LÉOD (6), PETERS (7), SLONAKER (9) und HOFFMANN (5) sind auch Informationen bezüglich der Ontogenese, der histologischen Struktur der Drüse und der Beschaffenheit ihres Sekretes zu entnehmen, über ihre Innervation ist dagegen nichts bekannt. Daher ist das Bestreben, ihre mikroskopische Innervation gründlich kennen zu lernen, berechtigt, und zwar um so mehr, als die physiologisch unterschiedene, doppelte Innervation der Drüsen in ihren morphologischen Grundlagen auch bis heute von keinem einzigen Forscher hat überzeugend bewiesen werden können. Auf Grund unserer bisherigen vergleichenden Untersuchungen* über die Innervation des Auges scheinen uns die makroskopischen und mikroskopischen Nervenverbindungen der Harderschen Drüse der Vögel zur Untersuchung der Frage besonders geeignet.

Material und Methoden

Bei der Auswahl des Untersuchungsmaterials waren die verschiedene Lebensweise, sowie die Abweichungen in anatomischer Hinsicht und in der Qualität des Sekrets die leitenden Gesichtspunkte. Es wurden die Harderschen Drüsen der folgenden Vögel untersucht: Von den Hausvögeln *Columba domestica*, *Anas domestica*, *Meleagris gallopavo*, von den Raubvögeln *Buteo lagopus*, *Circus pygarrus* und *Falco cherrug*, von den Wasservögeln *Larus ridibundus*, *Anas platyrhynchos*, *Fulica atra*, *Nycticorax nycticorax* und von den Singvögeln *Alauda arvensis* sowie *Turdus merula*. Die in 10%igem Formalin fixierten Drüsen wurden zu 10–20 μ dicken Schnitten aufgearbeitet und mit den Modifikationen der Bielschowskyschen Methode von ÁBRAHÁM, CAUNA, JABONERO und GROS-SCHULTZE imprägniert und an den 10–15 μ dicken Schnitten von Tauben auch die Cholinesteraseaktivität der Drüse nach Gerebtzoff untersucht.

* Die vergleichende Untersuchung der Innervation des Auges ist ein mit Herrn Professor ÁBRAHÁM gemeinsam bearbeitetes Thema.

Makroskopische Nervenverbindungen

Die Nervenversorgung der Harderschen Drüse ist nicht entschieden. Sie liegt dort, wo das reich verzweigende System der das Auge versehenden vier Gehirnnerven (*Nervus oculomotorius, trochlearis, trigeminus* und *abducens*) in Erscheinung tritt, welches auch im binokularen Präparier-Mikroskop schwer zu verfolgen und bei den einzelnen Arten verschieden ist. Erschwert wird die klare Sicht ferner dadurch, dass auch sie die *Arteria ophthalmica* auf diesem Gebiet ihre Zweige abgibt und die Verzweigungen ihres *Ramus temporalis* sehr oft entlang der Nervenfasern ziehen. CORDS (2), der sich mit der Anatomie der Gehirnnerven der Vögel befasst, erwähnt keine in die Hardersche Drüse eintretende Nerven. SLONAKER (9) dagegen fand beim Sperling, dass aus dem *Ramus inferior* des *Nervus oculomotorius*, und zwar aus dessen einem, im *Musculus obliquus inferior* verlaufenden Aste, der Nerv der Harderschen Drüse hervorgeht. Diesen Befund können wir nicht bekräftigen. Bei mehreren Vogelarten haben wir den *Ramus inferior* des *Nervus oculomotorius* bis zuende verfolgt, der — namentlich bei grösseren Vögeln — auch mit freiem Auge gut wahrnehmbar ist. Es ist schwer vorstellbar, dass ihm ein so feiner Seitenast entspringen und zu der relativ grossen Harderschen Drüse ziehen sollte, dessen Erkennung Schwierigkeiten macht. Allerdings ist fast stets ein an den aus dem Tor der Drüse heraustretenden Drüsenleiter hinanschwenkendes dünnes, blasses Ästchen zu beobachten, welches meistens vom Oculomotoriusast zu verfolgen ist, das wir aber für ein Blutgefäss halten, welches zweifellos ein teilweiser Träger der Nervenversorgung der Drüse, nicht aber ein Ast des *Oculomotorius* ist, wie auch die mikroskopische Untersuchung es bekräftigt. Demnach erhält die Hardersche Drüse der Vögel keinen makroskopisch nachweisbaren Nervenast und die Entscheidung der Frage ist lediglich von mikroskopischen Untersuchungen zu erwarten.

Mikroskopische Innervation

Obzwar die Hardersche Drüse mit freiem Auge sichtbare Nervenäste nicht erhält, ist ihre mikroskopische Nervenversorgung dennoch sehr reich zu nennen. Zur Erkennung dieser reichen Innervation musste der Ursprung der Nervenfasern, die Form ihrer Endigungen und die Abweichung zwischen den Arten klargestellt werden.

Der Ursprung der Nervenfasern

Bei der Untersuchung des Ursprunges der Nervenfasern ist festzustellen, dass sie zum grössten Teil jenen Ganglien entstammen, welche sich in ziemlich grosser Zahl und Form im umgebenden Bindegewebe befinden, während der übrige Teil dem reichen Geflecht der in die Drüse eintretenden Arterie entspringt. Die umfangreichsten Ganglien nehmen im Eingang der Drüse, wo der Hauptausführungsgang und die Hauptarterie zusammentreffen, Platz, doch sind mehr-minder grosse Ganglien in der Bindegewebshülle überall auffindbar und — da gewöhnlich in der Nähe der Ganglien auch eine Arterie anzutreffen ist — hat es den Anschein, als ob die Nervenzellen die in die Drüse eintretenden

und in der Kapsel reich verzweigenden Arterienäste verfolgen würden. Mehrfach sahen wir neben dem in der Drüsensubstanz verlaufenden Blutgefäß auch 2–3 Nervenzellen liegen. Von den Ganglien der Drüse haben die im Eingang liegenden unregelmässige Gestalt, während die in der Kapsel gelegenen länglich-elliptische Gebilde mit ausnahmslos Sympathicuscharakter sind (Abb. 1). Die



Abb. 1. *Columba domestica*: Ganglion in der Kapsel der Harderschen Drüse. a — Nervenstamm, b — multipolare Nervenzelle, c — Zellfortsatz, d — Zellkern, e — Pericytakerkern, f — Nervenfaser, g — Bindegewebskern, h — Drüsensubstanz. BIELSCHOWSKY—ÄBRAHÁMSCHES Verfahren. Vergrößerung 300×, photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Ganglienzellen sind multipolärer Art, ihre Fortsätze nicht zahlreich (3–5), sie können dem Dogiel II.-Typ zugerechnet werden, da alle ihre Fortsätze lang sind und Nervenstämme formend — in die Drüsensubstanz eindringen. Die Nervenstämme enthielten mitunter auch einzelne Nervenzellen. Die Zellen der Ganglien zeigten versilbert die gleiche Tönung, Synapsen wurden in den Ganglien in kleinerlei Form sichtbar, und in den die Ganglien verlassenden Nervenstämmen fanden sich nur sehr schlanke Fasern.

In der Wand der in die Hardersche Drüse eintretenden Hauptarterie kommen die übrigen, die Drüse versorgenden Nervenfaser an. Das Nervengeflecht ist auch entlang der in der Kapsel und in der Drüsensubstanz immer mehr ver-

zweigenden Arterienäste reich, da sich diesen Geflechten auch die aus den Ganglien kommenden Nervenstämmen anschliessen. Sämtliche Schnitte beweisen, dass die reichhaltige Nervenversorgung der Drüsensubstanz den in der Wand der Arterien, bzw. entlang derselben ziehenden Nervenstämmen entsammen (Abb. 2). Beachtenswert ist, dass im Geflecht der Wand der eintretenden Arterie

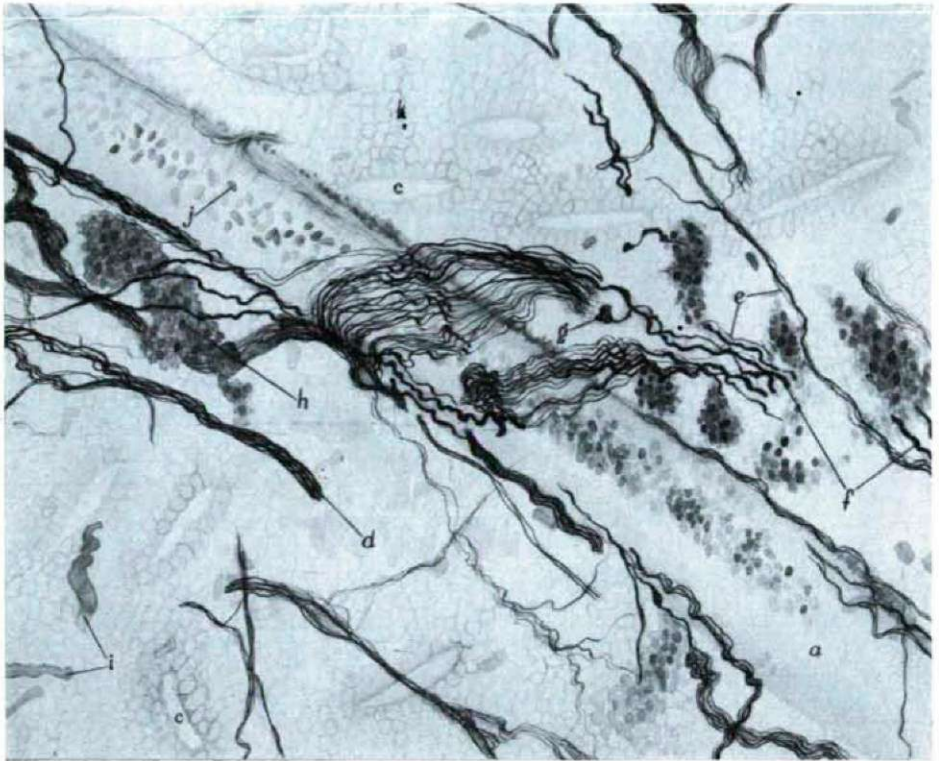


Abb. 2. *Circus pygarus*: Nervengeflecht neben der Hauptarterie in der Drüsensubstanz. a — Arterie, b — Drüsenzellen, c — Ausführungsgang, d — Nervenstamm, e — dünne Nervenfasern, f — dicke Nervenfasern, g — Endlamelle, h — Venen, i — Pigment, j — Erythrocyten. BIELSCHOWSKY—ÄBRAHÁMSCHES Verfahren. Vergrößerung 300 \times , photographisch auf die Hälfte verkleinert.

dünne und dicke Fasern gleichermaßen anzutreffen sind. Die dicken Fasern treten nach unseren Beobachtungen nie von den Blutgefässen zwischen die Endkammern der Drüse hinaus.

Endigungen

Die entlang der Arterien in die Drüsensubstanz eindringenden Nervenstämmen ziehen in Richtung der Endkammern und formen — diese kreisförmig umgebend — ein Endgeflecht. Besonders gut zu studieren sind die Endgeflechte dort, wo oberflächliche Anteile der Endkammern im Schnitt sichtbar werden

(Abb. 3).^{*} Hier ist dann deutlich zu beobachten — im ganzen Querschnitt werden nur 1—2 Fasern um die Endkammern sichtbar —, dass an der Wand der Endkammern zahlreiche Nervenfasern das Endgeflecht hervorbringen. In den terminalen Fasern sind häufig kleine längliche Varikositäten (Abb. 3, e) anzutreffen. In gut imprägnierten Schnitten wird auch einwandfrei sichtbar, dass die Endfasern ihre Selbständigkeit auch in dem die Endkammern umgebenden Endgeflecht bewahren, und wir haben in keinem einzigen Falle ein Endnetz (*Terminalretikulum*) vorgefunden, wie sie um die Endkammern der Speicheldrüsen beschrieben worden sind (11). Von den zirkulären Terminalfasern schwenken einige Endäste — im Winkel von 90° — zwischen die Zellen der Endkammern (Abb. 3, d). Diese zwischen den Drüsenzellen verlaufenden Endfasern halten wir für die am tiefsten eindringenden Nervelemente. Dass Endfasern auch in das Plasma der Drüsenzellen eingetreten wären und so innigste Verbindungen hergestellt hätten, war im Lichtmikroskop nicht zu beobachten. Die meisten der in die Drüse eintretenden Nervenfasern — sämtliche dünne Fasern — endigen im Endgeflecht. Am deutlichsten zeigt sich dies im Gebiet um die Endkammern, doch sind Spuren solcher Geflechte auch an der Wand der Ausführungsgänge wahrnehmbar. Die grössten Ausführungsgänge und die grössten

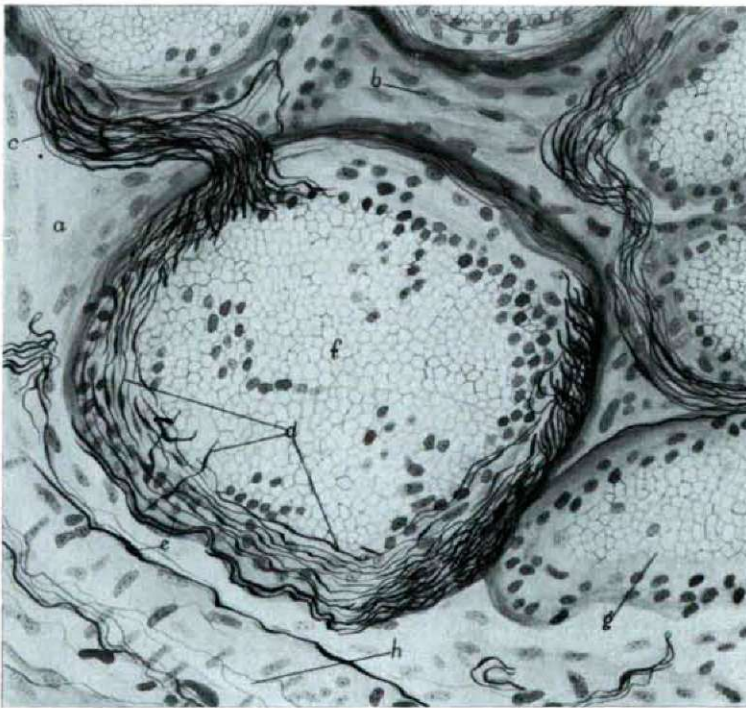


Abb. 3. *Falco cherrug*: Perialveoläres Endgeflecht. a — Bindegewebe, b — Bindegewebskern, c — Nervenstamm, d — Endfaser, e — Varikosität, f — Drüsenzellen, g — alveoläre Endstücke, h — Arterie mit ihrem Nervengeflecht. BIELSCHOWSKY—ABRAHÁMSCHES Verfahren. Vergrößerung 600×, photographisch auf die Hälfte verkleinert.

^{*} Die Zeichnungen wurden von unser Zeichnerin ELISABET DÁNOS hergestellt.

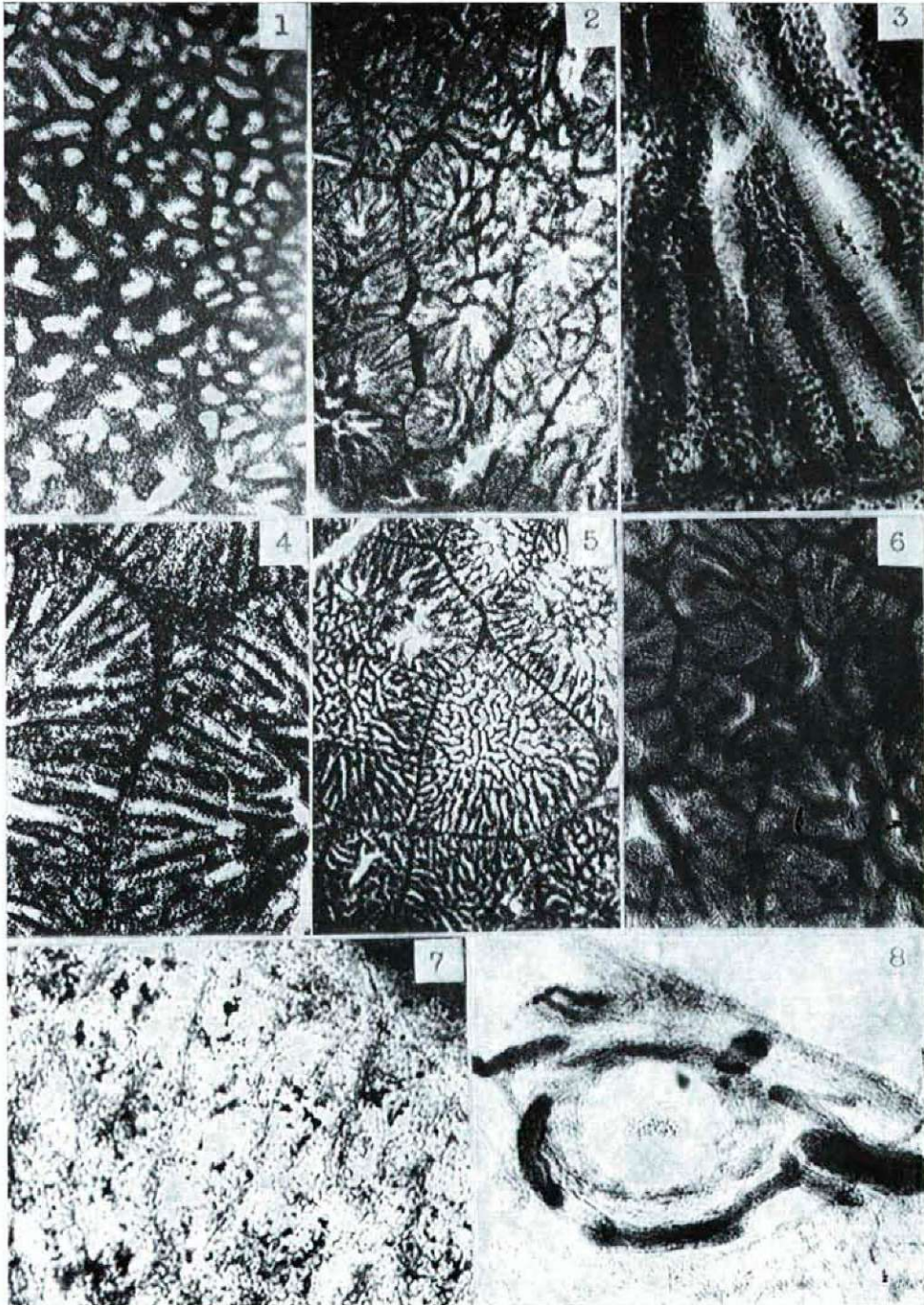
Arterienäste ziehen stets in unmittelbarer Nähe zueinander. Dicke Fasern werden nur an diesen sichtbar, in ausgesprochener Form aber nur an den Hauptästen. Die Selbständigkeit der dicken Fasern ist ebenfalls immer auf das entschiedenste nachweisbar. Terminal erscheinen an den dicken Fasern kleinere oder grössere neurofibrilläre Endlamellen (Abb. 2, g). Die Endlamellen sind einzelstehend und bilden nie verzweigende Systeme. Bei diesen dicken Fasern dürfte es sich auf Grund ihrer Endigungen um sensorische *Trigeminus*-Fasern handeln, die als Pressorezeptoren der grösseren Arterien und Ausführkanälchenwand fungieren.

Unterschiede

Die Harderschen Drüsen der verschiedenen Vogelarten weisen sowohl hinsichtlich ihrer Grösse, Gestalt und Struktur, als auch betreffs ihres Sekretes Unterschiede auf. Die am längsten bekannte und wesentlichste Abweichung ist, dass die Drüsen der Wasservögel besonders gross sind und fettartige Substanz enthalten (12). Wir begegnen aber nicht nur diesem Unterschiede. Auch die seröse Hardersche Drüse der übrigen Vögel weist histologisch — von der zusammengesetzten, beerenförmigen Form der Hausvögel bis zu der speziell zusammengesetzten, röhrenförmig strukturierten Form bei den Raubvögeln — die verschiedensten Abweichungen auf, was überzeugend aus der bei gleicher Vergrösserung hergestellten Aufnahmeserie (Tafel I, 1—6) hervorgeht. Besondere Beachtung verdienen die Bilder (3—4), die aus der Drüse von Raubvögeln hergestellt wurden und deutlich erkennen lassen, dass sie histologisch eher Nieren- als Speicheldrüsenstruktur aufweisen. Diesen Abweichungen entsprechend wäre mit Recht zu erwarten, dass auch die Nervenversorgung unterschiedliche quantitative und qualitative Verhältnisse aufweise. Dies ist jedoch nicht der Fall. Hinsichtlich der Innervation stimmen die Harderschen Drüsen nahezu überein. Grösse und Zahl der Ganglien, Zahl und Beschaffenheit der die Drüsensubstanz versorgenden Nervenfasern sind vollkommen gleich zu nennen, woraus sich ergibt, dass bei Vögeln mit grosser Harderscher Drüse die Schnitte weitaus seltener Ganglien aufweisen und auch die Innervation in der Umgebung der Kammern relativ ärmer ist als bei den Vögeln mit kleiner Harderscher Drüse. Jeder der 6—8 aus der Drüse von Vögeln, die über eine kleine Hardersche Drüse verfügen (z. B. *Columba*), herstellbaren Schnitte enthält einen kleinen Ganglienanteil und in jedem Schnitt wird das die verzweigenden Arterien verfolgende, reiche Nervengeflecht sichtbar. Der relativ kleinere Umfang erklärt auch die reiche Nervenversorgung der Harderschen Drüse der Raubvögel, und das verhältnismässig grössere Ausmass die ärmlichere Innervation im Falle der Singvögel. Die Pigmentiertheit des zwischen den Drüsenkammern befindlichen Gewebes ist nur für Raubvögel typisch. Die pigmenthaltigen Zellen sind klein, eckig und verzweigen nie (Tafel I, Abb. 7).

Tafel

1. *Columba domestica*: Struktur der Harderschen Drüse
2. *Meleagris gallopavo*: " " " "
3. *Buteo lagopus*: " " " "
4. *Circus pygargus*: " " " "
5. *Larus ridibundus*: " " " "
6. *Turdus merula*: " " " "
7. *Falco cherrug*: Pigmentzellen
8. *Columba domestica*: Cholinesteraseaktivität



Die Frage der Doppelinnervation

Die physiologischen Versuche haben die doppelte Innervation der Drüsen erwiesen (3), und auf Grund dessen wird die Innervation der Speicheldrüsen in den meisten physiologischen Handbüchern als zweifacher Natur: sympathischer und parasympathischer, betrachtet. Die Morphologie vermag jedoch in den meisten Fällen diese zweierlei Systemen entstammenden Nervenfasern weder makroskopisch, noch an Hand mikroskopischer Untersuchungen zu bekräftigen und behauptet eher den sympathischen oder den parasympathischen Charakter der einzelnen Speicheldrüsen (11). Auf Grund unserer an der Harderschen Drüse durchgeführten Untersuchungen sprechen auch wir uns für den letzteren Standpunkt aus. Die Innervation der Harderschen Drüse erweist sich in makroskopischen und mikroskopischen Untersuchungen gleichermaßen als von sympathischen Charakter. Eine weitere Bekräftigung hierfür lieferten die mit der Gerebtzoffschen Cholinesterasemethode angestellten Untersuchungen, die folgendes feststellen liessen. In den Ganglien ist die spezifische Cholinesteraseaktivität keine grosse, die Ganglienzellen wiesen hinsichtlich der Intensität der Reaktion keine wesentlichen Unterschiede auf. Jene Stämme, die die Ganglien verlassen hatten, besaßen überhaupt keine Cholinesteraseaktivität. Die intensivste Aktivität trat an einzelnen Fasern des Geflechtes der eintretenden Blutgefässe in Erscheinung (Tafel I, Abb. 8.). In den Nervengeflechten der kleineren Blutgefässe dagegen traten derartige Fasern schon nicht hervor. Die äusseren Wandschichten der in der Drüse ziehenden grösseren Arterien weisen eine diffuse Aktivität auf, die aber aufhört, sobald sie zu kleineren Arterien werden. In der Umgebung der Endkammern war nirgends eine Aktivität zu verzeichnen. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse der einschlägigen Untersuchungen (3), die zu der Feststellung geführt haben, dass cholinesteraseaktiv die parasympathischen und sympathischen präganglionären und die parasympathischen postganglionären, sowie die zentralen sensorischen Fasern sind, und wenn man die an den Ganglienzellen der Harderschen Drüse beobachtete Aktivität mit der hochgradigen Aktivität vergleicht, die sich am Herzen (1) oder an den parasympathischen Zellen des *Ganglion ciliare* bemerkbar macht (10), so kann die obige Behauptung als erwiesen gelten, wonach die Ganglienzellen der Harderschen Drüse sympathischen Charakters sind und in den die Endkammern umgebenden Geflechten nur die adrenergen sympathischen, postganglionären Fasern endigen. Die an einzelnen Nervenfasern der eintretenden Arterien zutagetretende Aktivität weisen unseres Erachtens die dicken, sensiblen Trigeminafasern auf.

Zusammenfassung

Anlässlich der Untersuchung der Innervation der Harderschen Drüse von Vögeln verschiedener Lebensweise konnte folgendes festgestellt werden:

Makroskopisch sichtbare Nervenverbindungen liegen nicht vor.

Die mikroskopisch nachweisbare reiche Innervation stammt von den Fortsätzen der in der Bindegewebskapsel der Drüse Platz nehmenden Ganglien und den Nervengeflechten der Blutgefässe.

Die Zellen der Ganglien sind multipolarisch, vom Typ DOGIEL II, die aus ihren postganglionären Fasern sich zusammentuenden Nervenstäme dringen — den Verzweigungen der Arterien folgend — in die Drüsensubstanz ein.

Die Geflechte der Blutgefäße bestehen aus dünnen sympathischen und dicken sensiblen Fasern. Die dünnen Fasern umgeben die Endkammern, während die dicken die sensiblen Elemente der Gefäße und der Ausführkanälchen sind.

Die um die Endkammern angeordneten terminalen Geflechte stellen die Endverbindung zwischen den Drüsenzellen und dem Nervensystem dar. Die terminalen Fasern dringen auch zwischen die Drüsenzellen vor, ohne jedoch in das Plasma einzutreten.

Gestalt, Grösse und histologische Struktur der Drüse sind je nach den Vogelarten verschieden, verursachen aber in der Innervation keine wesentlichen Unterschiede. Menge und Beschaffenheit der in ihr vorhandenen Ganglien und Fasern stimmen bei den verschiedenen Vögeln vollkommen überein. Diese quantitative Übereinstimmung ergibt sich aus der relativ ärmlicheren Innervation der aus grösseren Endstücken aufgebauten, umfangreicheren Drüsen und der verhältnismässig reicheren Innervation der kleineren Drüsen.

Die doppelte Innervation der Drüse ist morphologisch nicht zu beweisen. — Auf Grund der Nervenverbindungen und der Cholinesteraseaktivität kann die Hardersche Drüse als ein sympathisch innerviertes Organ gelten.

Schrifttum

1. ÁBRAHÁM, A., ERDÉLYI, L.: Localization of acetylcholinesterase in the cardiac conducting system of *Ungulata*. Acta Morph. Acad. Scient. Hung. 9, 403 (1959).
2. CORDS, E.: Anatomie der Hirnnerven in Vögel. Zschr. Anat. Entw. 65, 211 (1922).
3. EVANS, L.: Principles of human physiology. 12. Churchill Ltd. London 1956.
4. FRANZ, V.: Höhere Sinnesorgane. Auge. *Aves*. in BOLK's Handb. vergl. Anat. der Wirbeltiere. Urban Schwarzenberg (1934).
5. HOFFMANN, B.: *Aves*. in BRONN's Klassen und Ordnungen. Berlin—Leipzig 1927.
6. MAC LEOD, J.: Glandule de Harder Canard. Acta Biol. (Paris) 1, 65 (1880).
7. PETERS, A.: Zur histologische Struktur der Harder Drüse. Arch. mikr. Anat. 36. 81 (1890).
8. PLATE, L.: Allgemeine Zoologie. 2. Jena 1922.
9. SLONAKER, R. J.: A physiological study of the anatomy of the eye and its accessory parts of the english sparrow (*Passer dom.*). Journ. Morph. 31, 351 (1918).
10. STAMMER, A.: Beiträge zur Kenntnis des *ganglion ciliare* des Hundes. Acta Biol. Univ. Szeged. 2, 219 (1956).
11. STÖHR, PH. JUN.: Mikroskopische Anatomie des vegetativen Nervensystems. IV/5 Springer Berlin—Göttingen—Heidelberg 1957.
12. STRESEMANN, E.: *Aves* in KÜENTHAL's Handbuch der Zoologie. 7, Berlin—Leipzig 1927.