

## 2. LITERATUR

### 2.1 Biologie der untersuchten Greifvogelarten

Die zoologisch-systematische Einordnung der untersuchten Greifvögel erfolgt nach HOWARD und MOORE (1991) und WOLTERS (1975). Alle Greifvögel werden in der Ordnung Falconiformes zusammengefasst. Diese Ordnung umfasst mehrere Familien und Gattungen. Bei der Angabe der Tierart wird zuerst der lateinische, dann der deutsche und zuletzt der englische Name nach MACK et al. (1996) aufgeführt.

Familie: Pandionidae = Fischadler

Gattung: Pandion

Art: Pandion haliaetus, Fischadler, Osprey

Familie: Accipitridae = Habichtartige

Unterfamilie: Perninae = Wespenbussardartige

Gattung: Pernis

Art: Pernis apivorus, Wespenbussard, Honey Buzzard

Unterfamilie: Milvinae = Milane

Gattung: Milvus

Art: Milvus milvus, Rotmilan, Red Kite

Unterfamilie: Circinae = Weihenartige

Gattung: Circus

Art: Circus aeruginosus, Rohrweihe, Marsh-Harrier

Unterfamilie: Accipitrinae = Eigentliche Greife

Gattung: Accipiter

Art: Accipiter nisus, Sperber, European Sparrow-Hawk

Gattung: Buteo

Art: Buteo buteo, Mäusebussard, Eurasian Buzzard

Familie: Falconidae = Falkenartige

Unterfamilie: Falconinae = Edelfalken

Gattung: Falco

Art: Falco tinnunculus, Turmfalke, Kestrel

Falco peregrinus, Wanderfalke, Peregrine Falcon

### 2.1.1 Fischadler

Der Fischadler ist in Nord- und Osteuropa, im Norden Asiens und großen Teilen Chinas (BURTON und BURTON, 1990), sowie in Nord- und Mittelamerika, Teilen Afrikas und den Küsten Australiens verbreitet (GENSBØL, 1991). Das Vorkommen in seinem Verbreitungsgebiet ist ganz unregelmäßig, doch dort, wo seine ökologischen Ansprüche erfüllt werden, kann er recht zahlreich sein (MOLL, 1962). Der typische Lebensraum des Fischadlers sind vom Wald umgebene klare, fischreiche Seen und ruhige Flussläufe im Binnenland sowie bewaldete oder felsige Regionen an Meeresküsten (MEBS, 1994). Auch Gewässer mit einer Sichttiefe von unter einem Meter können für den Beutefang genutzt werden (ROCHUS, 1996). Der Fischadler ist ein Zugvogel, der in Südasien, in Mittel- und Südamerika und in Afrika überwintert (MOLL, 1962). Teilweise überwintern diese Vögel auch schon im Mittelmeerraum (MEBS, 1994).

Der Fischadler hat vom Schnabel bis zur Schwanzspitze eine Körperlänge von 55 - 61 cm (WEICK, 1980). Er hat eine Spannweite um 160 cm. Das durchschnittliche Gewicht der Männchen liegt bei 1400 g, das der Weibchen bei 1600 g (MEBS, 1994).

Der Körperbau des Fischadlers ist an seine Jagdtechnik, das Stoßtauchen auf Fische, ideal angepasst. Die Augen sind für das binokulare Sehen mehr nach vorn gerichtet als bei anderen Greifvögeln und die Befiederung an den Schenkeln fehlt. Die Krallen sind sehr lang und stark gebogen. Die Außenzehe ist nach hinten wendbar. Bei der Jagd fliegt der Fischadler über die Gewässer, bleibt im Rüttelflug stehen, geht mit angewinkelten Flügeln im Sturzflug nieder und taucht mit vorgestreckten Fängen ins Wasser ein (MOLL, 1962). Häufig werden die Fische noch lebend an den Horst gebracht (UTTENDÖRFER, 1939).

Der Fischadler ernährt sich fast ausschließlich von Fisch. Nur in extremen Mangelsituationen fängt er auch Vögel und Kleinsäuger (MOLL, 1962). Ganz selten werden auch Reptilien, Amphibien, Krebse und Käfer erbeutet (GENSBØL, 1991). Ein erwachsener Fischadler benötigt täglich etwa 300 - 400 g Nahrung (GRAFE, 1960). Die Art des Beutefisches ist allein vom Angebot abhängig, es wird keine bestimmte Fischart bevorzugt (MOLL, 1962). Die Größe der Fische liegt zwischen 7 und 57 cm (SCHNURRE, 1961). Das Gewicht der Beute reicht bis zu etwa 1500 g. Der Fischadler versucht zwar, auch größere Fische zu schlagen, kann diese dann aber nicht forttragen oder wird sogar unter Wasser gezogen und ertrinkt. Die langen Darmteile der Beute werden fast nie mitgefressen, sondern durch ruckartige Kopfbewegungen fortgeschleudert (MOLL, 1962). Selten kröpfen Fischadler ihre Beute auch im Flug (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1971). Ein Fischadler bildet nur selten Gewölle aus

unverdaulichen Futterbestandteilen, da die Fischknochen und die Schuppen meist verdaut werden. Einzelne Gewölle aus Pflanzenresten, die offenbar mitgefressen worden waren, sowie eines aus großen Fischgräten sind von UTTENDÖRFER (1939) beschrieben worden.

### **2.1.2 Mäusebussard**

Der Mäusebussard kommt fast in ganz Europa vor, außerdem in Asien bis hin zu Japan. Allerdings fehlt er in Irland, Island und in Nordskandinavien (MEBS, 1994). Er ist in fast ganz Europa die häufigste Greifvogelart. Die Bestandszahlen gingen durch den Abschuss und die Verfolgung durch den Menschen zurück (BAUER, 1996). Auch die Reduzierung der Kaninchenbestände durch Myxomatose verminderte die Bestände, sie sind aber heute ziemlich stabil. Bussarde sind standorttreu, nur Jungtiere ziehen weiter, wenn sie ihre Eltern verlassen. Skandinavische Bussarde ziehen zur Überwinterung in südlichere Regionen (BURTON und BURTON, 1990).

Die Körperlänge, gemessen vom Schnabel bis zur Schwanzspitze, beträgt beim Mäusebussard 48 - 56 cm (WEICK, 1980), die Spannweite misst 120 - 137 cm (SINGER, 1992). Das Gewicht der Männchen liegt zwischen 600 und 900 g, das der Weibchen zwischen 800 und 1200 g (MEBS, 1994).

Der Mäusebussard jagt in der Regel vom Ansitz aus (MEBS, 1994). Er sitzt stundenlang auf einem erhöhten Pfosten, Baum oder Fels und beobachtet den Boden (BURTON und BURTON, 1990). Ist eine Beute entdeckt, streicht er im Gleitflug zur Erde und schlägt die Beute (GENSBØL, 1991). Seltener jagt er im Flug (BURTON und BURTON, 1990). Oft sucht er an stark befahrenen Straßen nach verletzten oder toten Tieren (MEBS, 1994). Vor allem im Winter jagt der Mäusebussard auch anderen Greifvögeln ihre Beute ab (UTTENDÖRFER, 1939). Er braucht im Durchschnitt täglich etwa 150 g Nahrung (MELDE, 1983). Ein hungriger Mäusebussard kann bis zu 200 g auf einmal aufnehmen (MEBS, 1964).

Das Beutespektrum des Mäusebussards ist sehr vielseitig. Die typische Beute besteht aus Mäusen, Wühlmäusen, Spitzmäusen, Kaninchen, Maulwürfen, Fröschen, Eidechsen und Schlangen (BURTON und BURTON, 1990). Sogar Kreuzottern werden erbeutet, obwohl der Mäusebussard nicht immun gegen das Gift ist (MELDE, 1983). Auch Aas wird gefressen (BURTON und BURTON, 1990). Ebenso gehören Wiesel, Junghasen, Wasserratten, Igel, Eichhörnchen, Hamster, Erdkröten und Fische zur Beute. Ohrwürmer, Heuschrecken, Käfer, Raupen, Regenwürmer, Grillen, Nacktschnecken und Larven werden ebenfalls gefressen (UTTENDÖRFER, 1939). Die Anteile der einzelnen Beutetierarten wechseln stark je nach

Jahreszeit und damit verbundenem Angebot (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1971). Vögel werden nur gelegentlich erbeutet. Dabei handelt es sich meist um Jungvögel, da Bussarde keine schnellen Flieger sind (BURTON und BURTON, 1990). An Beutevögeln fand man Drosseln, Amseln, Feldlerchen, Stare, Eichelhäher, Krähen, Sperber, Waldohreulen, Tauben, Meisen, Rebhühner, Fasane, Haushühner und andere Vögel (UTTENDÖRFER, 1939).

Mehr als 500 g schwere Tiere werden vom Mäusebussard nur erbeutet, wenn sie verletzt oder geschwächt sind oder als Aas aufgenommen wurden (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1971). Die Gewölle von Mäusebussarden sind dichtgefüllte, manchmal unregelmäßige Klumpen, die bis zu 7 cm lang und 3 cm dick sind. Sie enthalten nur wenige Knochensplitter, Zähne oder Krallen, was eine Bestimmung der Beutetiere fast unmöglich macht. Der Hauptbestandteil der Gewölle sind Haare sowie Federn, Insektenreste und Reptilienschuppen (UTTENDÖRFER, 1939).

### **2.1.3 Rohrweihe**

Die Rohrweihe kommt von Nordwestafrika und den Mittelmeerländern bis nach Südschweden und Südfinnland vor, außerdem ist sie in Asien bis zum Pazifik sowie in Neuguinea, Australien und Neuseeland beheimatet (MEBS, 1994). Schwerpunkte der Siedlungsgebiete liegen in Niederungsgebieten von Russland und Nord- und Mitteleuropa (BAUER, 1996). Im Gegensatz zur Korn- und Wiesenweihe, die vom Aussterben bedroht sind, ist die Rohrweihe ein relativ häufiger Brutvogel. Die Bestände sind vor allem durch Entwässerungsmaßnahmen bedroht, die den Lebensraum zerstören. Schilfschnitt und andere Störungen am Brutplatz gefährden den Aufzuchterfolg. Bruten in Feldern sind durch die Erntemaschinen gefährdet und können nur durch ein Umsetzen in andere Felder gerettet werden (MEBS, 1994).

Die Körperlänge der Rohrweihe, gemessen vom Schnabel bis zur Schwanzspitze, beträgt 48 - 58 cm (WEICK, 1980), die Spannweite misst etwa 130 cm. Das Gewicht der Männchen beträgt im Durchschnitt 540 g, das der Weibchen im Schnitt 740 g (MEBS, 1994).

Die Rohrweihe jagt, indem sie über Schilf- und Wasserflächen und im angrenzenden offenen Gelände niedrig fliegt und dann die Beutetiere durch plötzliches Erscheinen zu überrumpeln versucht. Sie ergreift die Beutetiere meist dicht am Boden, seltener auf dem Wasser oder in der Luft (MEBS, 1994). Die Beute besteht hauptsächlich aus kleinen Nagetieren und Vögeln. Nestraub, bei dem Eier oder Küken erbeutet werden, macht einen großen Teil des Beuterwerbes aus. Relativ große Beute, wie Wanderratten, Ziesel, junge Kaninchen, Teich- und Blässhühner, Rebhühner, junge Möwen, Fasanen und Enten, wird auch geschlagen, aber meist

nur dann, wenn es sich um junge oder kranke Tiere handelt. Fische, Frösche und Eidechsen werden ebenfalls erbeutet. Insekten spielen eine untergeordnete Rolle im Beutespektrum der Rohrweihe. So werden Libellen, Heuschrecken und Käfer manchmal gefressen (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1971). Auch Kannibalismus kommt unter den Jungtieren vor. Die hervorgewürgten Gewölle aus unverdaulichen Nahrungsbestandteilen sind bei der Rohrweihe durchschnittlich 4,7 cm lang und enthalten Haare, Federn, Eierschalen und weitere Reste der Beutetiere (UTTENDÖRFER, 1939).

#### **2.1.4 Rotmilan**

Der Rotmilan ist vor allem in Europa von den Kapverden und Kanarischen Inseln bis nach Armenien verbreitet. Kleinere Populationen existieren in Mitteleuropa und im Nordwestiran. Über Zweidrittel der Brutpopulation dieses Greifvogels brütet in Deutschland (BAUER, 1996).

Der Rotmilan ist ein Zugvogel, der ab August in die südlichen Siedlungsgebiete zieht und im Februar in das Brutgebiet zurückkehrt. In milden Wintern bleiben diese Greifvögel auch in Mittel- und Nordeuropa und überwintern in Gruppen (MEBS, 1994).

Die Körperlänge eines Rotmilans beträgt vom Schnabel bis zur Schwanzspitze 56 - 61 cm (WEICK, 1980). Die Spannweite misst etwa 160 cm. Das Gewicht der Männchen liegt im Durchschnitt bei 930 g, das der Weibchen bei 1140 g (MEBS, 1994).

Der Rotmilan jagt ausschließlich aus dem Suchflug heraus. Im Gleit- und Segelflug befliegt er täglich große Areale seines Jagdraumes. Er ist außergewöhnlich anpassungsfähig. Oft schmarotzt der Rotmilan bei anderen Greifvögeln und jagt diesen ihre Beute im Flug ab. Die Beute wird z. T. noch im Flug gekröpft (ORTLIEB, 1989). Obwohl der Rotmilan nicht schnell fliegt, fängt er im Flug Lachmöwen, Krähen und Insekten.

Die Nahrung des Rotmilans ist sehr vielseitig und von den örtlichen Gegebenheiten des Biotops abhängig (GENSBØL, 1991). Das bevorzugte Beutetier ist der Hamster, aber auch andere Säugetiere, wie Feldhasen, Maulwürfe und Mäuse, sowie Vögel, Fische und Insekten werden gefressen (ORTLIEB, 1989). Ebenfalls werden Schlangen, Eidechsen, Frösche und Regenwürmer erbeutet (DWENGER, 1982). Aas wird gerne angenommen. Man fand Reste von Katzen, Füchsen, Rehen, alten Hasen, Ferkeln und Fischreihern im und um den Horst. Gewölle von Rotmilanen findet man nur selten. Sie bestehen meist aus Federn, Haaren, Fischschuppen und mit Gras vermischte Insektenpanzer (UTTENDÖRFER, 1939).

### 2.1.5 Sperber

Der Sperber ist in ganz Europa mit Ausnahme des baumlosen Nordens verbreitet. Außerdem kommt dieser Greifvogel im Nordwesten Afrikas (BURTON und BURTON, 1990) und im Süden Vorder- und Zentralasiens vor (BAUER, 1996).

Der Sperber überwintert zum Teil im Brutgebiet, zieht aber auch, meist im Oktober, in südwestlicher Richtung nach Frankreich oder Spanien. Im März oder im April kehrt er dann in sein Brutgebiet zurück (MEBS, 1994).

Der Geschlechtsdimorphismus, den man in gewissem Maße bei allen Taggreifvögeln findet, ist bei dem vogeljagenden Sperber an stärksten ausgeprägt (NEWTON, 1979). Die Männchen haben vom Schnabel bis zur Schwanzspitze eine Körperlänge von ca. 32 cm und ein Gewicht von 143 - 155 g. Die Spannweite beträgt ca. 62 cm. Die Weibchen haben eine Körperlänge von ca. 37 cm und ein Gewicht von, 260 - 280 g, das zur Brutzeit auf 290 - 325 g steigen kann. Die Spannweite der weiblichen Sperber erreicht ca. 74 cm (MEBS, 1994).

Der Sperber ist auf den Kleinvogelfang spezialisiert (GENSBØL, 1991). Die typische Jagdmethode ist das bodennahe Anpirschen im gedeckten Gelände, wobei Hecken und ähnliches als Deckung genutzt werden. Aus niedrigem Bodenflug heraus werden Kleinvögel im Überraschungsmoment geschlagen.

Der Sperber ist durch die breiten, kurzen Schwingen und den langen Schwanz zu hoher Startgeschwindigkeit und zu schnellem Richtungswechsel fähig, was ihn mit seinen langen Beinen und seinen für Vogeljäger typischen verlängerten Zehen ideal an die Jagd in deckungsreichem Gelände anpasst (ORTLIEB, 1981). Er fliegt zwischen 30 und 50 km/h schnell (NEWTON, 1987). Der Sperber kann über kurze Strecken Beute tragen, die sein eigenes Körpergewicht um bis zu 50 % übersteigt (ORTLIEB, 1981). Der Nahrungsbedarf liegt für überwinterrnde Weibchen bei 50 – 60 g pro Tag (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1971). Kleinvögel machen etwa 97,5 % der Beute aus (GENSBØL, 1991). Zu einem geringen Prozentsatz werden aber auch Kleinsäger, Amphibien und Insekten gefressen. Die Zusammensetzung der Beutearten ergibt meist ein Spiegelbild der Kleinvogelpopulation des Jagdgebietes. Der Anteil an Jungvögeln liegt bei 40 %. Die häufigsten Arten sind Hausperling, Singdrossel, Buchfink, Feldlerche, Goldammer, Dorngrasmücke, Rauchschwalbe, Kohlmeise, Amsel, Feldsperling, Star, Baumpieper, Grünfink, Rotkehlchen, Gartengrasmücke, Blaumeise, Neuntöter, Bachstelze, Klappergrasmücke und Eichelhäher. Von den Säugetieren werden vor allem Feldmaus und Rötelmaus gegriffen. Die Beute wird gerupft und meist vom Kopf her angekröpft.

Von größeren Beutetieren werden manchmal Schnäbel, Beine und Teile der Eingeweide übrig gelassen (ORTLIEB, 1981).

Die Gewölle der Sperber sind bis zu 4 cm lang und 1,7 cm dick. Sie bestehen aus Kleingefieder oder Haaren der Beute. Knochenreste findet man selten, dafür aber den Mageninhalt der Beutevögel, z. B. Insekten und Getreidekörner. Auch Kleingefieder und Eierschalen des Sperbers selbst kommen in Gewöllen des brütenden und hudernden Weibchens vor (UTTENDÖRFER, 1939).

### **2.1.6 Turmfalke**

Der Turmfalke ist in ganz Europa weit verbreitet und brütet auch in Asien und Afrika (GENSBØL, 1991). Die Bestandszahlen schwanken in Abhängigkeit von der Höhe des Nahrungsangebotes ziemlich stark. Die nord- und osteuropäischen Turmfalken sind Zugvögel, die in Südeuropa und Nordafrika überwintern, während die mitteleuropäischen Turmfalken teilweise auch den Winter über im Brutgebiet bleiben. Die Wanderungen finden im September/Oktober bzw. im März/April statt (MEBS, 1994). Die häufigsten Todesursachen der überwinternden Turmfalken sind Verhungern und Vergiftungen (KEYMER, 1980).

Die Körperlänge der Turmfalken, gemessen vom Schnabel bis zur Schwanzspitze, beträgt 31 - 35 cm (WEICK, 1980), die Spannweite liegt zwischen 70 - 75 cm (SINGER, 1992). Das Gewicht der Männchen beträgt im Durchschnitt bei 200 g, das der Weibchen bei 230 g (MEBS, 1994).

Am häufigsten jagt der Turmfalke im Rüttelflug aus 10 - 40 m Höhe. Aber er betreibt auch die Ansitzjagd und jagt auch zu Fuß Insekten, Regenwürmer und Schnecken. Selten erbeutet er Vögel direkt aus der Luft (GENSBØL, 1991). Er braucht zum Jagen möglichst freies Gelände (MEBS, 1948).

Die typische Beute des Turmfalken besteht aus Feldmäusen, Wühlmäusen, Kleinvögeln, vor allem deren halbflügge Jungtiere, aus Eidechsen und verschiedenen Insekten, wie Heuschrecken und Käfer, aber auch aus Regenwürmern und Nacktschnecken (MEBS, 1994). Auch Aas wird gefressen (BURTON und BURTON, 1990). Mit etwa 89 % machen Mäuse den Hauptteil der Beute aus (UTTENDÖRFER, 1939). Bei vorübergehendem Mangel an Mäusen werden vermehrt Insekten, Reptilien und Kleinvögel gefressen. Ratten, Wiesel und Fledermäuse werden nur in Ausnahmefälle erbeutet. Auch Eier, Amphibien, Fische, Krabben, Beeren, Äpfel und Gras gehören eher in Notzeiten zur Nahrung des Turmfalken. Der tägliche

Nahrungsbedarf liegt bei 40 – 60 g. Es wurden bis zu fünf Mäuse in einem Magen gefunden (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1971).

Die Gewölle eines Turmfalken setzen sich aus Nahrungsteilen zusammen, die unverdaulich oder für die Darmpassage zu groß sind (PIECHOCKI, 1979). Sie sind bis zu 4,5 cm lang und 2,2 cm dick und fest gefilzt. In der Mitte sind Knochen, die teilweise noch zusammenhängen, und Hautfetzen zusammengepackt. Andere Gewölle, die durchschnittlich 3,3 cm lang und 1,4 cm dick sind, enthalten nur graue Haarballen mit wenigen Knochensplittern oder Zähnen. Als Ursache für diese unterschiedliche Gewöllebildung wird angenommen, dass bei im Stück verschlungenen Mäusen die Verdauungskraft des Turmfalken nicht ausreicht, Haut und Sehnen ganz zu zersetzen und die Knochen anzugreifen, bevor das Gewölle ausgespieden wird, während bei vorher zerrissener/gekröpfter Beute die Knochen für die Verdauungssäfte direkt zugänglich sind (UTTENDÖRFER, 1939).

MACGILLIVRAY (1836) beschreibt, dass ein Turmfalke einen gefangenen Vogel vor dem Verzehr sorgfältig rupft, während kleine Mäuse im Ganzen und größere Mäuse in Stücken verschlungen werden. Die Weichteile der Maus werden im Magen verdaut, während die Haut als Gewölle herausgebracht wird.

### **2.1.7 Wanderfalke**

Als Kosmopolit ist der Wanderfalke fast über die ganze Erde verbreitet (MEBS, 1994). Er lebt auf allen Kontinenten außer der Antarktis (BURTON und BURTON, 1990). Die Verbreitungsschwerpunkte liegen in Spanien, Frankreich, Großbritannien und in Grönland (BAUER, 1996). In den 50er und 60er Jahren gingen die Bestände durch Pestizide, die sich in den Eiern anreicherten und sie unfruchtbar machten, stark zurück. Nach dem Verbot von DDT nahm die Zahl der Tiere langsam wieder zu (BURTON und BURTON, 1990). Die nord- und nordosteuropäischen Populationen der Wanderfalken sind Zugvögel, die in Mittel- und Westeuropa überwintern (MEBS, 1994).

Die Körperlänge der Männchen beträgt ca. 38 cm, die Spannweite misst etwa 90 cm und das Gewicht liegt durchschnittlich bei 610 g. Die Körperlänge der größeren Weibchen erreicht im Durchschnitt ca. 45 cm, ihre Spannweite erreicht Mittelwerte von 105 cm und das Gewicht liegt etwa bei 940 g (MEBS, 1994).

Seine Jagdweise macht den Wanderfalken seit Jahrhunderten zu einem der begehrtesten Beizvögel, da er sehr elegant, schnell und geschickt fliegt (SINGER, 1992). Er schlägt seine Beutevögel aus dem hohen Spähflug heraus in sehr raschem Sturzflug, der oft zum



Niederschlag führt. Dabei schlägt der Falke seine Fangklaue in den Rücken der Beute, die daraufhin zu Boden fällt (FISCHER, 1967). Außerdem jagt der Wanderfalke auch vom Ansitz aus (GENSBØL, 1991).

Der Wanderfalke fängt überwiegend Vögel, aber auch Säugetiere wie junge Hasen, Mäuse und Maulwürfe sowie gelegentlich Amphibien und Insekten (BURTON und BURTON, 1990). Auch Fledermäuse und sogar Fische werden gefressen (FISCHER, 1967). Mit 32 % wird die Haustaube am häufigsten erbeutet, gefolgt von Star mit 19 %, Drosseln (10 %), Kiebitz (8 %), Rabenvögeln (6 %), der Feldlerche (5 %) sowie Buchfink und Lachmöwe mit je 3 %. Die restlichen 15 % entfallen auf die übrigen im Brutgebiet des Wanderfalken vorkommenden Arten. Der Anteil der Säugetiere am Nahrungsspektrum des Wanderfalken liegt in Europa bei nur etwa 0,2 %. Etwa 210 verschiedene Arten von Tieren werden erbeutet. Die Beute wird meist durch einen Nackenbiss getötet, dann gerupft und gekröpft (FISCHER, 1967). Der tägliche Nahrungsbedarf eines Wanderfalken liegt bei 110 – 140 g (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1971).

Seine Gewölle bestehen hauptsächlich aus den locker gefilzten Kleinfedern der Beute sowie den Samen aus Taubenkröpfen, kleinen Knochen und Knochensplittern. Auch Ringe von Brieftauben werden häufig gefunden. Die Gewölle sind bis zu 5,5 cm lang und 2,1 cm dick (UTTENDÖRFER, 1939).

### **2.1.8 Wespenbussard**

Der Wespenbussard kommt in fast ganz Europa vor. Im Norden reicht sein Verbreitungsgebiet bis zum 66. Breitengrad, im Süden bis nach Mittelitalien und Nordspanien (MÜNCH, 1955). Im Osten dehnt sich das Verbreitungsgebiet bis nach Mittelsibirien aus (MEBS, 1994). Die Siedlungsdichte ist gering (MÜNCH, 1955). Durch Lebensraumzerstörung mit dem damit verbundenem Nahrungsmangel und den Einsatz von Pestiziden sind die Bestandszahlen rückläufig (BAUER, 1996). Der Wespenbussard ist ein ausgesprochener Zugvogel (MÜNCH, 1955). Seine Winterquartiere liegen im äquatorialen und südlichen Afrika. Der Herbstzug findet Mitte August bis Mitte September statt, die Rückkehr ins Brutgebiet erfolgt zwischen Ende April und Ende Mai (MEBS, 1994).

Die Körperlänge der Wespenbussarde beträgt vom Schnabel bis zur Schwanzspitze 51 - 61 cm (WEICK, 1980). Die Spannweite beträgt etwa 130 cm. Das Gewicht der Männchen liegt bei 730 g, das der Weibchen bei 790 g (MEBS, 1994).

Der Wespenbussard ist ein typischer bodenjagender Greifvogel. Er späht von einer Answarte nach Beute aus oder läuft auf dem Boden umher, um Insekten und Kleintiere zu fangen. Die bevorzugte Nahrung sind Larven von Wespen und Hummeln. Durch Scharren und Graben holt er sich die Waben, in denen sich die Larven befinden, aus der Erde (MÜNCH, 1955). Er gräbt dabei bis zu 40 cm tief (GENSBØL, 1991). Außerdem frisst der Wespenbussard Ameisen, Motten, Maikäfer, Heuschrecken, Nacktschnecken, Schlangen, Würmer, Frösche, Eier und Jungvögel (BURTON und BURTON, 1990). Auch Kleinsäuger wie Mäuse und Maulwürfe werden gelegentlich erbeutet (UTTENDÖRFER, 1939). Ebenfalls werden süße Früchte gefressen (MÜNCH, 1955). Erbeutete Wirbeltiere werden gekröpft. Im Magen eines auf einem Kadaver erlegten Wespenbussards wurde kein Fleisch, sondern nur die vom Aas abgesammelten Fliegenmaden gefunden (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1971). Der Wespenbussard bildet, wie jeder Greifvogel, vor allem wenn er Säugetiere oder Vögel aufgenommen hat, ein Gewölle, das aus Haaren, Federn, Krallen und Knochenresten besteht (UTTENDÖRFER, 1939). In Abhängigkeit von der erbeuteten Nahrung kommt es aber meist nur zu einer geringen Gewöllebildung, die dann Reste von Wespenwaben und Chitintteile enthalten (MÜNCH, 1955).

## **2.2 Gliederung und Abgrenzung der einzelnen Abschnitte des Verdauungsapparates bei Säugetieren und Vögeln**

### **2.2.1 Säugetiere**

Das Verdauungssystem eines Wirbeltieres besteht aus dem Verdauungskanal und seinen Anhangsdrüsen (NEWTON und GADOW, 1896). Bei den Säugetieren wird der Verdauungstrakt in Kopfdarm, Vorderdarm, Mitteldarm, Enddarm und Canalis analis eingeteilt (SCHUMMER und HABERMEHL, 1987). Mit dem Nachweis einer gemeinsamen stammesgeschichtlichen und embryonalen Entwicklung und eines gemeinsamen Gestaltungsprinzipes wird die Grundlage für eine Homologisierung der Verdauungstraktabschnitte der Wirbeltiere geschaffen (KRÜGER, 1929).

Die Abschnitte des Verdauungstraktes entwickeln sich embryonal aus dem primitiven Darmrohr, das bei der Bildung der Körperform des Embryos aus dem Entoderm entsteht, welches zunächst die Darmrinne bildet. Diese schließt sich zum primitiven Darmrohr. Kranial und kaudal davon entwickeln sich die ektodermale Mund- bzw. Afterbucht, die zunächst durch die Rachen- bzw. die Kloakenmembran vom Darmrohr getrennt sind. Das Darmrohr selbst wird in drei Abschnitte unterteilt, die durch die Abfaltung des Darmes bei der Krümmung des Embryo entstehen und durch die vordere und hintere Darmpforte begrenzt werden.

Der erste Abschnitt des embryonalen Verdauungstraktes, der Vorderdarm (Praeenteron), reicht von der Rachenmembran bis zum Ende der vorderen Darmpforte. Aus ihm und der Mundbucht entwickeln sich der Kopfdarm mit dem Pharynx, der Oesophagus, der Magen, die Leber und der kraniale Teil des Duodenum mit dem Pankreas bis zur Einmündung des Gallenganges.

Der embryonale Mitteldarm (Mesenteron) liegt als primitive Darmschleife zwischen der vorderen und hinteren Darmpforte und steht über den Darmnabel resp. den Dottersackstiel mit dem Dottersack in Verbindung. Aus dem Mitteldarm entwickelt sich der größte Teil des Duodenum, das Jejunum, das Ileum, das Caecum und die aufsteigenden Teile des Colon.

Der embryonale Hinterdarm (Metenteron) reicht von der hinteren Darmpforte bis zur Kloakenmembran. Aus ihm entwickeln sich das querverlaufende und das absteigende Colon und die Kloake, aus der wiederum beim Säugetier der Anorektalkanal abgetrennt wird. Die ektodermale Afterbucht beteiligt sich an der Bildung des Afterkanals (SCHNORR, 1996).

Der Kopfdarm besteht aus Mund-, resp. Schnabel- und Schlundkopfhöhle (SCHUMMER und HABERMEHL, 1987). Die Mundhöhle (Cavum oris) reicht vom Mund bis zum Schlundkopf.

Sie wird beim Säugetier von den Lippen, den Wangen, vom harten und vom weichen Gaumen und von dem Mundhöhlenboden mit der Zunge begrenzt. Lippen, Wangen und weicher Gaumen fehlen den Vögeln. Der Schlundkopf (Pharynx) liegt aboral des Gaumensegels zwischen Nasen- und Mundhöhle und dem Anfang von Speise- und Luftröhre (ACKERKNECHT, 1974). Die folgenden Teile des Verdauungskanal werden zusammenfassend als Rumpfdarm bezeichnet (SCHUMMER und HABERMEHL, 1987).

Der Rumpfdarm wird in den Vorderdarm, den Mitteldarm und den Enddarm eingeteilt. Der Vorderdarm besteht aus Speiseröhre (Oesophagus) und Magen (Ventriculus sive Gaster) (SCHUMMER und HABERMEHL, 1987). Die Speiseröhre beginnt am Schlundkopf als dessen Fortsetzung und endet am Magen, in den sie mündet. Der Magen ist ein sackförmiges Hohlorgan, das zwischen Speiseröhre und Darm liegt (ACKERKNECHT, 1974). Das Duodenum wird in der Anatomie, anders als in der Embryologie, ganz dem Mitteldarm zugerechnet (SCHUMMER und HABERMEHL, 1987). Der Mitteldarm wird anatomisch dem Dünndarm (Intestinum tenue) gleichgesetzt und in Zwölffingerdarm (Duodenum), Leerdarm (Jejunum) und Hüftdarm (Ileum) unterteilt. Die einzelnen Abschnitte lassen sich anatomisch voneinander deutlich durch Lage, Verlauf, topographische Beziehungen zu Nachbarorganen sowie durch die Art ihrer Befestigung und ihrer Blutversorgung abgrenzen.

Das Duodenum wird Zwölffingerdarm genannt, weil ihm früher beim Menschen eine Länge von zwölf Fingerbreiten zuerkannt wurde. Es besteht aus einer Pars cranialis, die mit der Flexura duodeni cranialis in die Pars descendens übergeht. Diese geht an der Flexura duodeni caudalis in die Pars ascendens über. Das Duodenum beginnt am Pylorus und endet an der Flexura duodenojejunalis. Die Pars ascendens des Duodenum ist mit dem Colon descendens durch die Plica duodenocoelica verbunden. Die Blutversorgung erfolgt im Anfangsabschnitt über Äste der A. coeliaca und weiter kaudal über diejenigen der A. mesenterica cranialis.

Das Jejunum ist der längste Dünndarmabschnitt (SCHUMMER und WILKENS, 1987). Es wird als Leerdarm bezeichnet, da es postmortal fast stets leer angetroffen wird (ACKERKNECHT, 1974). Das Jejunum beginnt mit der Flexura duodenojejunalis am kranialen Ende der Plica duodenocoelica und hängt in großen Schlingen am kranialen Darmgekröse. Es endet beim Säugetier per definitionem an der Plica ileocaecalis, die den Anfang des Ileums markiert. Das gesamte Jejunum und das Ileum werden von der A. mesenterica cranialis versorgt.

Das Ileum reicht bis zum Ostium ileale, das auf der Papilla ilealis liegt, die sich wiederum an der Grenze zwischen Blind- und Grimmdarm befindet.

Der Enddarm wird anatomisch dem Dickdarm (Intestinum crassum) gleichgesetzt. Dieses setzt sich aus dem Blinddarm (Caecum), dem Grimmdarm (Colon) und dem Mastdarm (Rectum) zusammen. Den Abschluß bildet der Canalis analis mit dem After (Anus).

Der Blinddarm ist der blind endende erste Abschnitt des Dickdarmes (SCHUMMER und WILKENS, 1987). Der Processus vermiformis am Blinddarm des Menschen ist ein rudimentäres Gebilde, das aus der Rückbildung eines umfangreicheren Blinddarmes der Vorfahrenformen hervorging. Dabei hat sich ein Funktionswechsel vollzogen (EGGELING, 1920). Dieser Processus vermiformis ist ein lymphatisches Organ. Durch sein geringes Lumen kommt nur wenig Chymus in das Innere dieses Wurmfortsatzes (MUTHMANN, 1913). An den Abschnitten des Darmkanals, wo der Darminhalt länger verweilt, sind starke Einlagerungen von lymphatischem Gewebe in Form von einzelnen oder zusammengelagerten Lymphknötchen zu finden, da dort vermutlich die Möglichkeit des Eindringens von Erregern durch das Epithel größer ist (CARLENS, 1928).

Es folgt als zweiter Abschnitt des Dickdarmes das Colon, das anhand seiner Lage beim Menschen unterteilt wird in das rechts in der Bauchhöhle aufsteigende Colon ascendens, in das vor der Arteria mesenterica cranialis querliegende Colon transversum und in das links absteigende Colon descendens. Diese Einteilung wird für unsere quadrupeden Haussäugetiere in der Veterinärmorphologie übernommen.

Das Rectum ist an seinem gerade nach kaudal gerichtetem Verlauf zum After zu erkennen. Der Dickdarm wird durch die Äste der Arteria mesenterica caudalis versorgt, der kaudale Teil des Mastdarmes erhält zum Teil zusätzliche Äste von Arterien der Beckenhöhle (SCHUMMER und WILKENS, 1987).

Zum Verdauungsapparat resp. zu seinem Rumpfteil gehören zwei Darmanhangsdrüsen, die Leber und das Pankreas.

Die Leber liegt am weitesten kranial in der Bauchhöhle (DYCE et al., 1991). Sie ruht mit ihrer viszeralen Fläche auf den hinter und unter ihr liegenden Organen und liegt mit der parietalen Fläche dicht am Zwerchfell an. Ihr Bandapparat verhindert größere Verschiebungen. Die Gallenblase ist mit der Leber fest verwachsen (SCHUMMER und VOLLMERHAUS, 1987).

Das Pankreas liegt kaudal von Leber und Magen. Sein linker Schenkel ist in das dorsale Magengekröse eingebettet, sein rechter Schenkel liegt im Gekröse des Duodenum und der kurze Pankreaskörper schmiegt sich in die kraniale Biegung des Zwölffingerdarmes (ACKERKNECHT, 1974).

### 2.2.2 Vögel

Das Prinzip der Einteilung des Säugetierdarmes wird auch auf den Vogeldarm übertragen, auch wenn dieses nur bedingt möglich ist, weil einige anatomische Strukturen, die zur Abgrenzung von Darmabschnitten beim Säugetier herangezogen werden, beim Vogel fehlen oder in anderer Form vorliegen.

Die Grenze zwischen Mund- und Schlundkopfhöhle wird anders als beim Säugetier dorsal zwischen Choanen- und Infundibulumspalte gezogen. Diese dorsale Grenze liegt zwischen dem vorderen engen und dem weiteren hinteren Teil der Choanenspalte (HEIDRICH, 1908). Seitlich liegt diese Grenze in Höhe des Schnabelwinkels und ventral zwischen dem Os entoglossum und dem Os basibranchiale rostrale des Zungenbeines (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992).

Die Zunge ist zur Aufnahme, zum Sortieren und zum Abschlucken von Nahrung bestimmt und vermittelt Tast- und Geschmackswahrnehmungen. Sie füllt den Schnabelhöhlenboden fast vollständig aus und wird von einem knöchernen Zungenbein unterstützt. Die eigentlichen Zungenmuskeln sind rudimentär, während die Zungenbeinmuskeln gut ausgebildet sind (ACKERKNECHT, 1974).

Die Schleimhaut des Pharynx ist mit Papillae pharyngeales besetzt. Insbesondere der Kaudalrand ist mit zahlreichen Papillen besetzt (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Diese kaudodorsal und kaudoventral liegenden Papillae pharyngeales markieren die Grenze zwischen Pharynx und Oesophagus (McLELLAND, 1993).

Die anschließende Speiseröhre wird innen von Längsfalten, den Plicae oesophagi, ausgekleidet (McLELLAND, 1993). Sie weist als Besonderheit bei den meisten Vögeln eine spindel- oder sackförmige Erweiterung, den Kropf (Ingluvies), auf. Ein sogenannter echter Kropf zeichnet sich im Unterschied zum „falschen“ Kropf dadurch aus, dass sich nicht der ganze Schlund gleichmäßig erweitert, sondern nur die ventrale Wand dieses Speiseröhrenabschnittes eine asymmetrische oder bilateralsymmetrische Aussackung bildet. Der Kropf befindet sich kurz vor dem Eintritt des Oesophagus in die Rumpfhöhle des Vogels. Der „echte Kropf“ liegt in gefülltem Zustand rechts auf der Furcula und hat eine scharf abgegrenzte sackartige Form. Das Hauptmerkmal für den echten Kropf ist der Drüsenreichtum seiner Wand. Dagegen buchtet sich beim „Haut- oder Schlundkropf“ die ventrale Schlundwand allmählich aus und bildet so ein spindelförmiges, glattwandiges Lumen (GADOW, 1879 b). Dagegen wird von NIETHAMMER (1933) der echte Kropf dadurch definiert, dass er auch im leeren Zustand einen größeren Durchmesser hat als der Oesophagus, während ein unechter Kropf nur ein stark erweiterungsfähiger Abschnitt der Speiseröhre ist.

Im Kropf liegen die Kropfschleimhautfalten, die *Plicae ingluviei*, die unregelmäßiger als die *Plicae oesophagei* angeordnet sind (McLELLAND, 1993). Nach SWENANDER (1899) hat der Turmfalke einen echten Kropf. An den Kropf schließt sich ein weiterer röhrenförmiger Teil des Oesophagus an, der in die Brustkorbhöhle eintritt, nach links und dorsal über die Herzbasis hinweg zieht und bis zum Magen reicht.

Der Magen wird in einen Drüsenmagen (*Pars glandularis*) und einen anschließenden Muskelmagen (*Pars muscularis*) unterteilt, die meist deutlich voneinander durch eine Einziehung (*Pars intermedia*) abgrenzbar sind (GADOW, 1879 b).

Die oft gebrauchte Bezeichnung 'Proventriculus' für den Drüsenmagen in Anlehnung an die Vormägen der Wiederkäuer ist nicht korrekt, da es sich um einen drüsenhaltigen Teil des Magens handelt und nicht, wie bei den Wiederkäuern, um einen von drüsenloser kutaner Schleimhaut ausgekleideten Magenabschnitt. Besser ist die Bezeichnung *Pars glandularis ventriculi* und für den Muskelmagen entsprechend *Pars muscularis ventriculi* (DONAT, 1993). Dazwischen liegt der *Isthmus gastris*, der die beiden Magenteile trennt (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Der Drüsen- und Muskelmagen wird durch den *Truncus coeliacus* mit Blut versorgt (BRÜNE und WEYRAUCH, 1978).

Für die Unterscheidung der einzelnen an den Magen anschließenden Darmabschnitte lassen sich nicht die von den Säugetieren bekannten morphologischen oder histologischen Definitionen finden. Weder in der Weite des Darmrohres noch im Vorkommen oder in der Beschaffenheit von Darmzotten lassen sich Grenzen bestimmen, da die Übergänge von einem Darmteil zum nächsten fließend sind. Die Gliederung des Darmes wird in Anlehnung an die Säugetieranatomie zum Zwecke der Beschreibung und besseren Vergleichsmöglichkeit trotzdem vorgenommen (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992).

Der Vogeldarm wird in folgende Abschnitte gegliedert: 1. Duodenum, 2. Dünndarm bis zur Einmündungsstelle des Dottersacks (Leerdarm, Jejunum), 3. Dünndarm bis zu den Caeca (Hüftdarm, Ileum) und 4. Enddarm (Colorectum oder Rectum) (GADOW, 1879 b). Der Darm liegt im linken dorsalen Abschnitt des Eingeweidebauchfellsackes (BITTNER, 1925).

Das Duodenum stellt die erste Schleife des Dünndarmes dar. Im Duodenum münden der Ausführungsgang der Gallenblase (soweit vorhanden) und die Ausführungsgänge des Pankreas. Im Gegensatz zum Säugetier läßt sich beim Vogel eine Grenze zwischen Duodenum und Jejunum anhand der arteriellen Versorgung ziehen (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Das Duodenum wird größtenteils von Ästen der *A. coeliaca* versorgt

(BHADURI et al., 1957) und das Jejunum von solchen der A. mesenterica cranialis. Die Gefäßscheide liegt in der Flexura duodenojejunalis. Das Jejunum wird durch das Meckelsche Divertikel, ein Residuum des Dottersackes (Diverticulum vitelli), vom Ileum getrennt (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Die Arteria mesenterica cranialis zieht mit einem dünnen gestreckt verlaufenden Ast (A. omphalomesenterica) in Richtung auf das Divertikel (DONAT, 1987). Das Ende des Ileum wird bei den meisten Vögeln durch die Caeca und damit durch den Beginn des Dickdarmes definiert. Die Blinddärme sind bei verschiedenen Vogelspezies entweder unpaarig oder paarig ausgebildet, zum Teil nur rudimentär oder gar nicht vorhanden. Sind sie nicht vorhanden, geht das Ileum direkt in das Rectum über, das an einem kurzen Gekröse hängend an seinem geraden Verlauf zur Kloake zu erkennen ist, auch wenn es bei einigen Vögeln durch andere Organe zur Seite gedrängt ist (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Der Enddarm der Vögel entspricht morphologisch nicht dem Rectum der Säugetiere, trotzdem ist diese Bezeichnung gemäß des Verlaufes nach passend, da er meist gerade zum After zieht (GADOW, 1879 b). Auch in den NOMINA ANATOMICA AVIUM (McLELLAND, 1993) wird dieser Abschnitt als Rectum bezeichnet. Eine Abgrenzung zwischen Colon und Rectum ist weder anatomisch noch histologisch möglich (BITTNER, 1924). Das Rectum wird von der Arteria mesenterica caudalis versorgt (GADHOKE et al., 1975).

Es wurden in den letzten Jahren anatomische und histologische Untersuchungen am Verdauungstrakt verschiedener Vögel durchgeführt, z. B. an der Waldschnepfe (BERLICH, 1979), am Fasan (MEZGER, 1984), am Auerhuhn (WILMERING, 1992) und am Birkhuhn (WEVER, 1998). Wegen der verschiedenen oder unklar definierten Darmabschnitte ist ein Vergleich der Darmlängen zwischen den einzelnen Vogelspezies jedoch schwierig.

Es finden sich außerdem in der Literatur verschiedene andere Einteilungen des Vogelverdauungstraktes, die aber nur begrenzt (meistens beim Hausgeflügel) anwendbar sind. So wird bei DYCE et al. (1991) nicht klar zwischen Jejunum und Ileum unterschieden, sondern die Grenze entweder am Diverticulum vitelli oder in Höhe der Blinddarmspitzen festgelegt. Letzteres hieße aber, daß bei einigen Vögeln, bei denen die Caeca nicht vorhanden sind, auch kein Ileum abgrenzbar ist. Die Abgrenzung durch die Ligamenta ileocaecalia, die ebenso lang wie das Ileum sind (DONAT, 1987) und mit der Plica ileocaecalis der Säugetiere etwa gleichzusetzen sind, ist zwar beim Haushuhn, aber nicht bei anderen Vögeln ohne oder mit rudimentären Caeca verwendbar. Ebenso ist die Grenze zum Dickdarm damit nicht zu ziehen.



Der Dickdarm besteht laut GADOW (1879 b) nur aus dem Colon, ein Rectum wird nicht erwähnt, obwohl die Bezeichnung Rectum wegen des geraden Verlaufes dieses Darmabschnittes passender ist. GADOW (1879 b) unterscheidet Duodenum, das die erste Schlinge des Darmes ist, Dünndarm (Ileum) und an den Caeca angrenzend den Enddarm. DONAT (1987) bezeichnet den letzten Dickdarmabschnitt als Colorectum.

Auch laut FARNER und KING (1972) und laut FÜRBRINGER (1888) geht das Duodenum direkt in das Ileum über, ein Jejunum wird nicht erwähnt. Die Caeca werden hier nicht zum Dickdarm gerechnet, und obwohl durchaus erwähnt wird, daß sie fehlen können, werden sie als einziges Merkmal für die Grenze zwischen Dünn- und Dickdarm angegeben.

Eine fundierte homologe Einteilung des Verdauungstraktes der Vögel und der Säugetiere fehlt; sie müsste auf einer Gliederung des Verdauungstraktes der gemeinsamen Vorfahren, also der also der Reptilien, basieren.

## **2.3 Anpassung an unterschiedliche Nahrungsspektren bei verschiedenen Tierarten**

### **2.3.1 Säugetiere**

Der Aufbau des Gastrointestinaltraktes ist bei Säugetieren durch Anpassung an das unterschiedliche Nahrungsspektrum bei verschiedenen Tiergruppen seiner in Form sehr vielfältig (DYCE et al., 1991). Man unterscheidet einerseits Carnivoren, deren Nahrung hauptsächlich aus Fleisch besteht, andererseits Herbivoren, die sich rein pflanzlich ernähren, und zudem Omnivoren, die Allesfresser.

Die Anpassungen an Lebensraum und Nahrungsspektrum betreffen alle Teile des Verdauungsapparates. So hat sich zum Beispiel bei den Wirbeltieren im Laufe der Evolution eine in sich bewegliche Zunge gebildet, die es den an Land lebenden Tieren einfacher ermöglichte, Nahrung aufzunehmen. Fische haben keine echte Zunge. Durch die unterschiedlich starke Keratinisierung der Zunge haben sich Tiere an trockenere Umgebung und unterschiedlich harte Nahrung angepasst (IWASAKI, 2002).

Bei Carnivoren findet die chemische Verdauung der Nahrung nahezu ausschließlich durch Enzyme statt, die in den Darmanhangsdrüsen des Tieres gebildet werden und durch Sekretion in das Lumen des Verdauungstraktes gelangen (PFEFFER, 1987). Die konzentrierte Nahrung der Fleischfresser verdaut sich am leichtesten und diese Tiere besitzen einen kleinen, einfachen Magen und einen relativ kurzen und einfach gegliederten Darmtrakt (DYCE et al., 1991).

Fischfresser, wie Seehund oder La-Plata-Delphin haben dagegen einen relativ längeren Darm als Pflanzenfresser, während der ebenfalls Süßwasserfische fressende Fischotter einen recht kurzen Darm hat (PFLUMM, 1989).

Bei insektenfressenden Fledermäusen benötigt die Darmpassage des Futters bei aktiven Tieren weniger als eine Stunde. Verhält sich das Tier nach der Fütterung ruhig, verlängert sich die Passagezeit auf bis zu 170 Minuten (BUCHLER, 1975).

Zum Abbau von pflanzlicher Kost sind jedoch Enzyme notwendig, die nur von Mikroorganismen, nicht aber von Wirbeltieren gebildet werden können. Deshalb finden sich im Verdauungstrakt von Herbivoren ein oder sogar mehrere Abschnitte, in denen für Bakterien besonders günstige Lebensbedingungen herrschen. Die Darmlänge ist also bei Herbivoren größer als bei Omnivoren, deren Darmtrakt wiederum länger ist als bei Carnivoren. Dieses wird durch Messungen der Darmlänge im Verhältnis zur Körperlänge bestätigt. So beträgt dieses Längenverhältnis z. B. beim Schaf 30 : 1, bei Schwein 14 : 1 und bei der Katze 4 : 1 (PFEFFER, 1987).

Zudem ist die pflanzliche Nahrung trotz bakterieller Hilfe bei dem enzymatischen Abbau schwer verdaulich und liefert im Vergleich zur tierischen Nahrung wenige Bau- und Energiestoffe. Deshalb nehmen Pflanzenfresser vergleichsweise große Nahrungsmengen zu sich.

Bei Wiederkäuern ist der Magen aus mehreren miteinander kommunizierenden Räumen zusammengesetzt, die z. T. als Gärkammer fungieren. Der erste Abschnitt, der Pansen (Rumen), dient als Behälter für die umfangreiche Nahrung. In diesem Vormagen findet mit bakterieller Hilfe schon eine Verdauung der Pflanzenkost statt. Es folgen Netzmagen (Retikulum) und Blättermagen (Omasum), in denen das vorverdaute, für den Labmagen (Abomasum) reife Futter durch Sedimentation abgetrennt wird (GRAU, 1955). Den Einfluss der Nahrung auf die Größenverhältnisse der einzelnen Magenabschnitte zeigt sich daran, dass der Labmagen beim jungen Kalb den größten Magenabschnitt bildet, später aber vom Rumen um ein zehnfaches an Größe übertroffen wird.

Bei solchen Pflanzenfressern, die nur einen einfachen Magen haben, sind der Enddarm und der Blinddarm sehr groß und weisen eine Veränderung in der Längsmuskelschicht auf, die den Transport der Nahrung im Verdauungskanal verbessern. Sie bildet nur noch mehrere Muskelbänder, die Bandstreifen oder Taenien (GEGENBAUR, 1870).

Pferde haben als Gärkammer einen Dickdarm mit großem Fassungsvermögen, der es ihnen ermöglicht, rohfaserreiches Futter zu verdauen (KIRCHGESSNER, 1997).

Der Enddarm des Kaninchens weist einige Besonderheiten auf. Er hat u. a. eine Spiralfalte im Caecum. Die Schleimhautoberfläche des proximalen Colon ist durch drüsenreiche Warzen vergrößert. Dieses dient dazu, faserreiche Nahrung durch den Dickdarm zu schleusen und nur feine Partikel für einen bakteriellen Abbau im Caecum zurückzuhalten. Die im Blinddarm gebildeten flüchtigen Fettsäuren werden im Dickdarm resorbiert. Die entstandenen Vitamine und bakteriellen Proteine werden erst dadurch verfügbar, dass der Blinddarminhalt ein- bis zweimal täglich in Form von Weichkot abgegeben und vom Kaninchen gefressen wird (HÖRNICKE, 1984).

Das Schwein hat einen einfachen Magen und einen großen Blinddarm, der wie beim Pferd Taenien hat (MUTHMANN, 1913). Zudem ist der Mastdarm bei diesen Omnivoren sehr gut entwickelt.

Der Blinddarm ist bei Carnivoren kurz oder fehlt ganz (GEGENBAUR, 1870). Er fehlt auch bei Insektivoren. Funktionell-anatomisch ist festzuhalten, dass es sich bei solchen Spezies, die einen großen Blinddarm haben, um Säugetiere handelt, bei denen tierische Nahrung keine große Rolle spielt, während bei keinem reinen Fleischfresser ein großer Blinddarm vorhanden ist (MUTHMANN, 1913). Die mikrobielle Verdauung von Faserstoffen im Caecum und

Colon trägt beträchtlich zur Nährstoffaufnahme und -bilanz bei nicht wiederkäuenden Pflanzenfressern bei. Im Verhältnis zur Körpergröße ist der Blinddarm des Hundes nicht so groß wie der des Allesfressers Schwein, aber etwa größer als der der Katze. Diese Beobachtung stimmt mit der Tatsache überein, dass der Hund kein ausschließlicher Fleischfresser, sondern eher ein Allesfresser ist, die Katze dagegen ein reiner Fleischfresser ist (CASE, 1997).

Die Darmlänge wird außer von der Art der Nahrung zusätzlich von anderen Faktoren entscheidend beeinflusst. Hier dürfte die systematische Zugehörigkeit und die eventuelle Beteiligung des Magens an der Verdauungstätigkeit eine Rolle spielen (PFLUMM, 1989).

Die individuellen Darmverhältnisse (Länge, Durchmesser resp. Volumen) einer bestimmten Spezies werden durch die Nahrung nur unbedeutend beeinflusst. Durch voluminösere Nahrung ist es nur in ganz beschränktem Maße möglich, die Länge und das Fassungsvermögen des Magens oder des Darmtraktes zu beeinflussen (MANGOLD, 1935). Werden Ratten entweder ausschließlich mit pflanzlicher oder mit tierischer Kost gefüttert, so haben die Pflanzenfressenden einen längeren, schwereren Darm mit größerem Lumen. Dieses wird darauf zurückgeführt, dass die pflanzliche Kost schwerer verdaulich und voluminöser ist (WETZEL, 1931).

### **2.3.2 Niedere Wirbeltiere**

Eine besondere Anpassung an das Nahrungsspektrum ist bei Fröschen (*Xenopus*) zu finden, die sich als Kaulquappe von Pflanzen ernähren, als adulte Tiere dann carnivor leben. Der Magen-Darm-Trakt der Kaulquappe besteht aus einer relativ unspezialisierten geraden Röhre. Obwohl sich histologisch in der Magenregion Bereiche mit Drüsenepithel und drüsenlosem Epithel unterscheiden lassen, fehlt ein ausgeprägter Magenbereich und ein Spinkter mit einem erkennbaren Übergang zum Darmepithel. Während der Metamorphose zum adulten Frosch entwickelt sich im vorderen Teil des Magens eine Zone mit einer großen Anzahl von Magendrüsen und einem dicken, gefalteten Epithel. Die hintere Magenregion hat einen ausgeprägten Spinkter und einen scharfen Übergang zwischen Magen- und Dünndarmepithel (SMITH et al., 2000).

### **2.3.3 Vögel**

Auch bei den verschiedenen Vogelarten sind Anpassungen an die unterschiedliche Nahrungsbeschaffenheit und -zusammensetzung festzuhalten.

Die folgende Literaturübersicht ist nach der Futterart und -zusammensetzung gegliedert.

Vögel, die schlüpfrige, leicht gleitende Nahrung aufnehmen, besitzen keine oder wenige Speicheldrüsen. Die Anzahl der Drüsengruppen nimmt mit sinkendem Feuchtigkeitsgehalt der Nahrung zu (ANTHONY, 1920). Bei Spechten wird ein klebriges Sekret von den Speicheldrüsen zum Fangen von Insekten in die Schnabelhöhle bzw. auf die Zunge abgegeben. Mauersegler sezernieren ein Glykoprotein für den Nestbau (MØLLER, 2000).

Die Zunge von körnerfressenden Hühnervögeln ist starr und hart. Die Zunge der Schwimmvögel, die weiche pflanzliche Nahrung aufnehmen, hat Papillae filiformes an den Zungenrändern, die mit den Hornblättchen des Schnabelrandes als Seihapparat zum Filtern von Plankton aus dem Wasser dienen (ACKERKNECHT, 1974).

Bei einer vergleichenden Untersuchung des Oesophagus von Huhn, Taube, Truthahn als Körnerfresser, Ente und Gans als Weichfutterfresser, Waldohreule als Fleischfresser und Nandu als Grünfutterfresser wurde festgestellt, dass der Aufbau von Epithel und Drüsen morphologisch weitgehend übereinstimmt. Die unterschiedliche Dicke des Epithels und Aufbau der mukösen Drüsen in der Speiseröhrenschleimhaut soll aber keinen Rückschluss auf die Konsistenz der aufzunehmenden Nahrung zulassen (FEDER, 1972 b).

Der Kropf ist eine sekundäre Modifikation der Speiseröhre, die sich in Anpassung an schwer verdauliche Nahrung wie Fische oder Körner entwickelt hat. Er kommt aber auch bei Vögeln mit leichtverdaulicher Nahrung vor und fehlt andererseits bei anderen Spezies, die schwerer verdauliche Nahrung aufnehmen (FÜRBRINGER, 1888). Fleischfressende Vögel haben eine Übergangsform zwischen echtem und unechtem Kropf, da ihr Kropf zwar wie ein unechter spindelförmig ist, aber wie ein echter Kropf Drüsen in seiner Wand besitzt. (GADOW, 1879 b). Dagegen wird von NIETHAMMER (1933) der echte Kropf dadurch definiert, daß er auch im leeren Zustand einen größeren Durchmesser hat als der Oesophagus, während ein unechter Kropf nur ein stark erweiterungsfähiger Abschnitt der Speiseröhre ist. Die Kropfdrüsen wirken stark chemisch auf Fleisch ein, außerdem wird im schwachdrüsigen Kropf der Greifvögel das Fleisch von den unverdaulichen Resten wie Haaren, Federn, Knochen, Schuppen etc. getrennt; er wirkt also bei der Gewöllebildung mit (NIETHAMMER, 1933).

Bei der Taube wird in den ersten beiden Wochen nach dem Schlupf der Jungen eine fett- und proteinreiche Kropfmilch durch Proliferation und Abstoßen von fettbeladenen Zellen des mehrschichtigen Plattenepithels produziert. Anders als die Säugetiermilch enthält die Kropfmilch keine Kohlenhydrate und kein Calcium (MØLLER, 2000).

Beim Huhn wirken Bakterien vor allem in Kropf und Caecum auf die Nahrung ein. Über die Mikroflora im Verdauungstrakt von fleischfressenden Vögeln ist praktisch nichts bekannt.

Die geringe Ausprägung von Kropf und Blinddarm soll eine Vereinfachung der Eingeweideflora bewirken (METCHNIKOFF, 1907 zitiert in FULLER, 1984).

Der südamerikanische Hoatzin ist der einzige Vogel, der sich fast ausschließlich von Blättern ernährt und nur wenige Früchte und Blüten frisst. Das Gewicht des Kropfinhaltes beträgt bei dieser Vogelspezies 13 – 18 % des Körpergewichts. Im Kropf findet ein intensiver mikrobieller Stoffwechsel, ähnlich dem in den Vormägen der Wiederkäuer, statt (MØLLER, 2000). GADOW (1879 b) unterscheidet beim Muskelmagen der Vögel zwischen einem „einfachen Magen“ und einem „zusammengesetzten Magen“. Der „einfache Magen“, der typisch für Greifvögel ist, ist schwachmuskulös und hat eine zarte Schleimhaut mit zahlreichen Drüsen, deren Sekret aber keine chemische Wirkung auf den Mageninhalt hat. In diesem Falle wirkt das Drüsenmagensekret weiter chemisch ein. Der „zusammengesetzte Magen“ hat dagegen an den Seiten starke Muskeln und eine Sehnenscheibe. Das Lumen ist mit einer lederartig harten keratinoiden Schicht bedeckt, die keine Drüsenöffnungen hat. Die Wirkung des Magens kann also nur mechanisch sein. Dieser Muskelmagenbau ist typisch für Pflanzenfresser.

Der große Muskelmagen der Fischfresser ermöglicht, dass unzerstückelt verschluckte, oft sehr lange Beute aufgenommen werden kann (GADOW, 1879 b).

Ein starker, dickwandiger Drüsenmagen und ein schwacher, dünnwandiger Muskelmagen sind typisch für diejenigen Vögel, die weiche, wasserreiche Nahrung wie Fleisch, Fische oder Früchte zu sich nehmen (GADOW, 1879 b). Die Einschnürung zwischen Drüsenmagen und Muskelmagen, der Isthmus gastris, scheint hauptsächlich von der Art der Ernährung bestimmt zu sein, sie ist schwächer angedeutet bei den Fleisch- und Fischfressern und stärker ausgebildet bei den Körnerfressern (FÜRBRINGER, 1888).

Der Specht hat als Insektenfresser einen kräftigen Muskelmagen mit verhältnismäßig großen Sehnenplatten (CORNSELIUS, 1925).

Reine Insekten- und Fruchtfresser unter den Vögeln besitzen einen starken Drüsenmagen, einen schwachmuskulösen Muskelmagen und einen sehr kurzen, weiten Darm. Kropf und Blinddärme fehlen (GADOW, 1879 b).

Reine Cerealienfresser haben einen großen starken Kropf, einen Drüsenmagen, der durch seine umfangreichen Drüsenpakete resp. -sekrete intensiv chemisch auf die Nahrungsbestandteile einwirkt, und einen Muskelmagen, der durch seine gut ausgebildete Muskelschicht in der Magenwand die Nahrung gut mechanisch zerkleinert. Der Darm ist bei diesen Vögeln lang und eng; Blinddärme fehlen (GADOW, 1879 b).

Vielen Insekten- und Cerealienfressern fehlt der Kropf. Drüsen- und Muskelmagen sind stark entwickelt. Der Darm ist kurz und die Blinddärme sind nur rudimentär ausgebildet.

Viele carnivoren Vögel haben einen unechten Kropf und einen Drüsenmagen mit umfangreichen Drüsenpaketen in der Magenwand. Der Darmtrakt hat entweder eine mittlere Länge und Weite und keine Blinddärme oder er ist kurz, etwas weit und hat lange Blinddärme. Fleischfressende Vögel haben generell einen relativ viel kürzeren Darm als die pflanzenfressenden Vögel (GADOW, 1879 b). Die Ausbildung der Blinddärme ermöglicht eine Unterscheidung der Eulen von den Greifvögeln. Bei den Eulen sind sie gut entwickelt und meistens etwa 5 cm lang. Bei den Greifvögeln sind sie entweder als rudimentäre, kleine warzige Knötchen vorhanden oder fehlen ganz (GADOW, 1879 a).

Fisch- und Aasfresser haben meistens keine echten Kropf. Drüsen- und Muskelmagen sind groß, ihre Wanddrüsen sezernieren sehr stark und die Muskelschicht der Magenwand ist nur ganz schwach ausgebildet. Der Darm ist entweder lang und eng oder kurz und weit; Blinddärme fehlen meistens oder sind nur rudimentär ausgebildet. Die Fisch- und Aasfresser unter den Greifvögeln besitzen einen deutlich längeren und engeren Darm als die anderen Greifvögel (GADOW, 1879 a).

Die fischfressenden Pinguine haben eine große Darmlänge. Bei einem Humboldtpinguin wurde eine Darmlänge von 8,50 m gemessen (GÖLTENBOTH, 1995).

Der letzte Darmabschnitt, das Rektum, ist bei den Pflanzenfressern am stärksten entwickelt, dagegen bei den auf leicht verdauliche Kost angewiesenen Frucht-, Insekten-, Fleisch- und Fischfressern am wenigsten ausgebildet (GADOW, 1879 a). Zwischenstufen zwischen diesen Gruppen kommen vor (GADOW, 1879 b).

In ähnlicher Weise wie der Aufbau der Kropf- oder Muskelmagenwand zeigt auch die Darmwand strukturelle Anpassungen an das Nahrungsspektrum. Bei Fruchtfressern sind die Darmzotten extrem zahlreich und kräftig (DESSELBERGER, 1931). Der Dickdarm bei Vögeln hat keinen Kolonabschnitt wie die Säuger, er entspricht funktionell dem Mastdarm. In den paarigen Blinddärmen des Huhnes findet ein mikrobieller Abbau statt, der allerdings deutlich geringer ist, als beim Schwein. Hühner picken Teile des eigenen Kotes auf (Koprophagie), um so Syntheseleistungen der Mikroorganismen des eigenen Dickdarmes zu nutzen (PFEFFER, 1987). Wie auch bei den Säugetieren findet in den Blinddärmen der Vögel eine Synthese von B-Vitaminen statt (MØLLER, 2000). Beim Strauß findet in den großen Blinddärmen und im Enddarm eine mikrobielle Fermentation statt (FIEVEZ et al., 2000).

Die Zeit von der Aufnahme der Nahrung bis zum Absetzen der entstandenen Faeces wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst. So spielt die Größe der Beute eine Rolle, da kleine Beutetiere im Magen schneller durch chemische Einwirkung des Drüsensekrets und die Magenmotorik aufgebrochen werden. Fettreiche Beutetiere verbleiben länger im

Verdauungstrakt, da die Aufnahme von Lipiden länger braucht als die von Proteinen und Kohlenhydraten. Bei großen Mahlzeiten verlängert sich die Zeit, bis eine maximale Exkretionsrate erreicht ist (HILTON et al., 1998).

Innerhalb der Gruppe der Fruchtfresser gibt es Anpassungen des Verdauungsvorganges an verschiedene Fruchtarten. So kann der Zedern-Seidenschwanz, der sich von sehr zuckerreichen Früchten ernährt, die Kohlenhydrate sehr viel besser nutzen als die eher fettreiche Früchte fressende Drosseln, kann dafür aber bei fettreicher Kost die in den Früchten vorhandenen Lipide nicht so gut nutzen wie die Drosseln (WITMER und VAN SOEST, 1998).

Auch die Darmanhangsdrüsen der Vögel weisen strukturelle Unterschiede auf, die als Anpassungen an das unterschiedliche Nahrungsspektrum interpretiert werden. So ist die Gallenblase, die das Sekret der Leber speichert und konzentriert, bei Greifvögeln und carnivoren Schwimm- und Sumpfvögeln groß, also bei solchen Vögeln, die plötzlich große Mengen kaum zerkleinerter und fettreicher Nahrung aufnehmen. Sie dient vermutlich als Reservoir, um schnell eine große Menge Galle dem Chymus beimengen zu können, während bei pflanzenfressenden Vögeln, die mechanisch wirksame „Verdauungswerkzeuge“ (dicke Muskelmagenwand) haben und bedeutend fettärmere Nahrung zu sich nehmen, eine allmähliche (kontinuierliche) Gallesekretion genügt (GADOW, 1879 b).

Der Größe der inneren Organe passt sich temporär den ökologischen Begebenheiten an. So wurde bei verschiedenen Seevögeln festgestellt, dass an Orten, wo der tägliche Energieaufwand höher war, die Leber und die Niere der dort lebenden Populationen größer waren. Der Dünndarm von Vögeln ist in Regionen, wo das Futter einen niedrigeren Energiegehalt hat, schwerer. Der Magen ist schwerer, wenn das Futter schlechter verdaubar ist (HILTON et al., 2000). Bei der Kaiserente haben sich durch unterschiedlich kalorienreiche und unterschiedlich verdauliche Nahrung an zwei japanischen Seen Subpopulationen gebildet, die bei gleichem Ernährungszustand einen deutlichen Unterschied in der Masse des Muskelmagens aufwiesen. Die Population mit der wertvolleren Kost hatte einen nur halb so großen Muskelmagen wie die andere (OKA et al., 1999).

Eine saisonabhängige Anpassung sowohl im Nahrungserwerb als auch in der Struktur des Verdauungsapparates zeigt die tagaktive Eiderente, die sich von Muscheln ernährt. Die Muscheln werden im Ganzen verschluckt und im Muskelmagen aufgebrochen. Im Winter nimmt dann tagsüber sowohl die Zeit, die diese Entenart mit dem Tauchen nach Nahrung verbringt, als auch die Masse des stärker beanspruchten Muskelmagens zu. So wird die verkürzte Tageslichtzeit ausgeglichen (GUILLEMETTE, 1998).



### 2.3.4 Greifvögel

Innerhalb der Ordnung der Greifvögel gibt es verschiedene Anpassungen des Verdauungstraktes an Jagdstrategie und bevorzugte Nahrung. Dabei spielt die Körpergröße, die wiederum die benötigte Nahrungsmenge beeinflusst, eine große Rolle für die Unterbringung des Verdauungstraktes. Das Gewicht des Verdauungstraktes hängt von seiner Länge und der Menge des in ihm zu verdauenden Futters ab (BARTON und HOUSTON, 1992), was umgekehrt wieder Einfluss auf die Beweglichkeit des Greifvogels und damit auf die erreichbare Nahrung hat.

Bei den meisten fleischfressenden Vögeln fehlen Kropf und Blinddarm oder sind nur schwach entwickelt. Die Passagezeit des Futters ist kurz. Diese Anpassungen, die das Körpergewicht niedrig halten, erlauben es Greifvögeln, sich mit hoher Geschwindigkeit zu bewegen (METCHNIKOFF, 1907 zitiert in FULLER, 1984).

Greifvögel, die sich auf Kleinvögel als Beute spezialisiert haben, brauchen eine höhere Geschwindigkeit und Wendigkeit als solche, die sich von Säugetieren und Aas ernähren.

In einer Studie an Sperber, Wanderfalke, Turmfalke, Mäusebussard und Rotmilan wurde die Länge des Verdauungstraktes mit der Jagdstrategie in Beziehung gesetzt. Es stellte sich heraus, dass, um die für die Vogeljagd nötige Agilität zu erhalten, das Körpergewicht möglichst gering gehalten werden muß, ohne an der für den wendigen Flug nötigen Muskelmasse zu sparen. Daher haben die so spezialisierten Vögel im Verhältnis zur Körpergröße einen kürzeren Verdauungstrakt als Ansitzjäger oder solche Greifvögel, die im Suchflug jagen.

Dabei ist der Verdauungstrakt so sehr verkürzt, daß die Effektivität der Verdauung reduziert ist. Dies hat zur Folge, daß sich so hochspezialisierte Jäger wie Wanderfalke und Sperber fast gar nicht, wie andere Greifvögel, von Aas ernähren können, da sie aus diesem minderwertigen Fleisch nicht mehr die notwendigen Nährstoffe gewinnen können (BARTON und HOUSTON, 1994). In einem Vergleich der Effektivität der Verdauung zwischen Wanderfalke und Mäusebussard zeigte sich in einem Versuch, dass die Verdauung des Mäusebussard viel besser funktioniert. Mäusebussard und Wanderfalke wurden mit Kaninchenfleisch und später mit Taubenfleisch gefüttert. Der Mäusebussard konnte bei beiden Futterarten an Gewicht zulegen. Der Wanderfalke hat bei der Fütterung von Kaninchenfleisch Gewicht verloren und bei der Taubenfleischfütterung im Verhältnis weniger Gewicht zugelegt als der Mäusebussard (BARTON und HOUSTON, 1993 b). Unverdauliche Reste werden im Magen zu Gewöllen geformt und ausgewürgt (REED und REED, 1928).

## **2.4 Anatomischer Aufbau des Verdauungsapparates bei Vögeln**

### **2.4.1 Allgemeiner anatomischer Aufbau**

Die folgenden Literaturangaben beziehen sich, sofern nichts anderes erwähnt wird, auf den Verdauungstrakt der Greifvögel. Wo nur spärliche Angaben über einzelne Abschnitte des Verdauungsapparates der Greifvögel zu finden waren, wurden die anatomischen Begebenheiten bei anderen Vogelspezies berücksichtigt.

#### **Speiseröhre und Kropf (Oesophagus et Ingluvies)**

Die Speiseröhre, der Oesophagus, wird in einen Halsteil (*Pars cervicalis*) und einen Brustteil (*Pars thoracica*) unterteilt. Er beginnt dorsal der Trachea und steigt zur rechten Seite hin ab. An der Furcula beginnt der Brustteil. Er zieht erst dorsal der Luftröhre, dann zwischen Syrinx und ventraler Lungenfläche über die Herzbasis hinweg zur Viszeralseite der Leber, wo er sich nach links wendet und in den Drüsenmagen einmündet (CERNY, 1993). Die Speiseröhre ist sehr weitlumig und dehnbar (GADOW, 1879 a). Sie ist im allgemeinen erweiterungsfähiger als bei den Säugetieren (ELLENBERGER und BAUM, 1926). Ihre Wand enthält eine gut entwickelte Muskulatur und ihre Schleimhautoberfläche weist flache Längsfalten auf (GADOW, 1879 a). Diese Längsfalten verstreichen, wenn die Speiseröhre gedehnt wird (McLELLAND, 1993). Sie enden an der Grenze zum Drüsenmagen (PERNKOPF und LEHNER, 1937). Der Oesophagus weitet sich kontinuierlich zu einem Kropf, der aber im Gegensatz zu dem der Hühner keine rundliche, sackartige Ausstülpung ist, sondern nur durch eine flaschenförmige Erweiterung gebildet wird, die wenige Wanddrüsen enthält (GADOW, 1879 a). Auch die Speiseröhre des Truthahns weist auf der Schleimhautoberfläche Längsfalten auf. Sie ist mit Oesophagusdrüsen ausgekleidet, die zum Drüsenmagen hin in der Anzahl abnehmen. Der Fundus des Kropfes enthält bei dieser Spezies keine Drüsen (MALEWITZ und CALHOUN, 1958).

Im Kropf finden sich ähnliche Schleimhautfalten wie in der Speiseröhre, die aber nicht so regelmäßig angeordnet sind (McLELLAND, 1993). Der Kropf dient der Zwischenlagerung von Futter. Er ist bei Greifvögeln eine spindelförmige Erweiterung (OROSZ, 1997) oder eine schwache, einseitige Aussackung der Speiseröhre (FÜRBRINGER, 1888), die im kaudalen Abschnitt des Halses liegt (CERNY, 1993).

#### **Drüsenmagen (*Pars glandularis ventriculi*)**

Der erste Teil des Magens ist der Drüsenmagen, der durch die Intermediärzone mit dem zweiten Abschnitt, dem Muskelmagen, verbunden ist. Bei fisch- und fleischfressenden

Greifvögeln, die sich von weichem Futter ernähren, ist der Muskelmagen dünn und sackartig, was eine Abgrenzung der beiden Magenabschnitte von außen schwierig macht.

Der Drüsenmagen hat äußerlich keine Längsfalten wie der Brustteil der Speiseröhre (OROSZ, 1997). Seine Längsachse ist kaudoventral und links gerichtet (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Er ist stets mit zahlreichen Drüsen ausgestattet, die gleichmäßig in der Magenwand verteilt sind. Bei vielen Greifvögeln kommt es durch das Zusammenlagern von Drüsen in der Drüsenmagenwand zu einer „Juga-Bildung“ mit vier oder fünf Drüsenkomplexen (GADOW, 1879 a), d. h. die Drüsen lagern sich zu längsverlaufenden Wülsten zusammen, die die Drüsenmagenschleimhaut vorwölben. Die Zellen dieser Magendrüsen sezernieren Pepsinogen und Salzsäure. Außerdem gibt es schleimsezernierende Zellen. Die Drüsenöffnungen liegen meist auf der Spitze der Papillen (OROSZ, 1997). Das Sekret der Drüsen ist bei vielen Greifvögeln fähig, Knochen und Fischgräten völlig aufzulösen (GADOW, 1879 b).

#### **Intermediärzone (Isthmus gastris)**

Die Intermediärzone ist bei den meisten Vogelarten ausgebildet, allerdings in sehr unterschiedlicher Größe. Verglichen mit den vorherigen und anschließenden Magenbereichen erscheint die Schleimhaut relativ glatt (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Die Zellen, die die Schleimhautfurchen auskleiden, nehmen bald die charakteristische Struktur der Muskelmagendrüsen an und sind von einer keratinoiden Schicht bedeckt (CALHOUN, 1954). Schleimhautfalten und -furchen sind weniger deutlich ausgebildet als im Drüsenmagen oder fehlen ganz. Es kommen keine zusammengesetzten, sondern nur schlauchförmige Drüsen vor. Die Wand ist dadurch deutlich dünner als diejenige im Drüsenmagen (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Bei Greifvögeln sind Drüsen- und Muskelmagen „wenig scharf“ oder überhaupt nicht voneinander abgesetzt. Eine mitunter dort zu findende ringförmige Einschnürung ist auf den Funktionszustand (Dilatation von Drüsen- und Muskelmagen und lokale Kontraktion) zurückzuführen (PERNKOPF und LEHNER, 1937).

#### **Muskelmagen (Pars muscularis ventriculi)**

Der Muskelmagen hat etwa die Form einer abgeflachten Kugel. Er liegt im linken kaudoventralen Teil der Bauchhöhle teilweise zwischen den Leberlappen. Die Verbindung zum Drüsenmagen befindet sich auf der kraniodorsalen Seite. Seitlich etwas darunter liegt die Öffnung zum Duodenum (HODGES, 1974). Die Muskelmagenwand ist bei Greifvögeln durchgängig weich, schwachmuskulös, mit sehr schwachen Sehnenspiegeln und einem inneren längsfaltigen Schleimhautrelief.

Die Schleimhautoberfläche ist nie mit einer härteren Schicht aus erstarrtem Drüsensekret bedeckt. Seine Schleimdrüsen sind stark schleimabsondernd, das Sekret hat aber keine chemische Wirkung. Im Muskelmagen wirkt das Drüsenmagensekret weiter auf die Nahrung ein (GADOW, 1879 a). Die grünliche oder bräunliche Farbe der Muskelmagenschleimhaut ist dem Rückfluss von Gallenpigmenten aus dem Duodenum zuzuschreiben (DUKE, 1986). Der Pylorus verbindet den Muskelmagen mit dem anschließenden Duodenum (OROSZ, 1997). Bei verschiedenen Vogelarten ist dort eine kleine konische Klappe (GADOW, 1879 a).

### **Dünndarm (Intestinum tenue)**

Der Dünndarm der Greifvögel wird in das Duodenum, das Jejunum und das Ileum gegliedert. Er ist der Hauptort der chemischen Verdauung. Im Dünndarm schließen die enzymhaltigen Sekrete aus dem Pankreas und den Darmeigendrüsen die Nahrung chemisch auf. Außerdem werden Hormone sezerniert, die die verdauungsfördernden Magen- und Darmbewegungen zur Durchmischung und zum Transport des Darminhaltes steuern. Der Hauptteil der Resorption von Nährstoffen aus der chemisch aufgeschlossenen Nahrung erfolgt im Dünndarm (DUKE, 1987). Zur Vergrößerung der resorbierenden Schleimhautoberfläche ist der Darm mit Zotten ausgekleidet, die im Duodenum am deutlichsten erscheinen (GADOW, 1879 a).

Eine weitere Möglichkeit, die resorbierende Schleimhautoberfläche zu vergrößern, ist durch die Verlängerung des Darmtraktes gegeben. Da die Länge der Körperhöhle begrenzt ist, muss der verlängerte Darm in Schlingen, Schleifen oder bienenkorbartige Windungen gelegt werden. Bei dieser Darmlagerung werden je nach Anordnung des Darmkonvolutes verschiedene Typen unterschieden. Die Greifvögel gehören zum Typ der **Cyclocoela**, bei denen einige Darmschlingen spiralig gewunden sind. In der Untergruppe der Telogyri sind mehrere Spiralen vorhanden oder nur die Endhälfte einer Darmschlinge ist aufgerollt. Diese Gruppe ist weiter unterteilt: Milane und Falken zählen hier zu den Progyri, was bedeutet, dass die letzte Hälfte des Duodenum eine rechtsgewundene Spirale bildet. Der Mäusebussard gehört zu den Mesogyri, bei denen die zweite Schlinge des Darmes, also das Jejunum, eine linksgewundene Spirale bildet (GADOW, 1879 b). Der Verdauungstrakt ist bei Greifvögeln nur doppelt so lang wie der Körper. Eine Ausnahme macht der Fischadler, dessen Darmkanal sehr eng und achtmal so lang wie der Körper ist (OWEN, 1866). Der Darm ist bei fischfressenden Greifvögeln sehr lang. So ist zum Beispiel der Darm des Seeadlers in viele kleine Schleifen gelegt (MITCHELL, 1896). Bei einem Vergleich der Darmlänge von Fischadler, Wanderfalke und Rotschwanzbussard ergab sich, dass die ersten beiden Spezies einen verhältnismäßig langen Darm haben. Bezogen auf je 100 g Körpergewicht hat der

Fischadler eine Darmlänge von 20 cm, der Wanderfalke eine von 16,9 cm und der Rotschwanzbussard eine Länge von nur 7,9 cm (STONE et al., 1978).

### **Zwölffingerdarm (Duodenum)**

Das Duodenum beginnt beim Hausgeflügel auf der rechten (medialen) Seite des Muskelmagens dicht unter dem kranialen Blindsack mit dem Ostium pyloricum. Es bildet eine lange, u-förmige Schleife (Ansa duodenalis) mit einem absteigenden Schenkel (Pars descendens) und einem aufsteigenden Schenkel (Pars ascendens).

In der Ansa duodenalis liegt das Pankreas im Mesoduodenum, weshalb diese Duodenalschlinge in der älteren Literatur auch als „Pankreasschlinge“ bezeichnet wird (JACOBSHAGEN, 1937). Das Duodenum gehört zum Versorgungsgebiet der A. coeliaca. Es ist über das Mesoduodenum, einem Abschnitt des dorsalen Darmgekröses, mit der Gekrösewurzel, der Radix mesenterii, verbunden. Das Ligamentum gastroduodenale verbindet den Anfangsteil der Pars descendens mit der Dorsalwand des Eingeweidebauchfellsacks in Höhe des Muskelmagens (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Am Ende des aufsteigenden Duodenalschenkels münden die Ausführungsgänge von Pankreas und Leber (OROSZ, 1997). Das Duodenum ist meist weiträumiger als die folgenden Darmabschnitte (GADOW, 1879 b).

### **Leer- und Hüftdarm (Jejunum und Ileum oder Jejunoileum)**

Der zum Jejunoileum zusammengefasste Dünndarmabschnitt ist bei Weihen in drei regelmäßige, lange und parallele Schlingen gelagert, von denen die letzte dem Magen dicht anliegt. Die zweite Schlinge ist oval, weit geöffnet, die anderen sind geschlossen (GADOW, 1879 a).

### **Leerdarm (Jejunum)**

Das Jejunum ist bei Vögeln in Form von losen Schlingen am Gekröse befestigt und sehr dünnwandig (DYCE et al., 1991). Diese Schlingen, die Ansa jejunales, schließen sich an die Duodenalschlinge an. Das Jejunum endet auf der als Ansa axialis bezeichneten Dünndarmschlinge, auf die die A. mesenterica cranialis gradlinig zuläuft und auf der antimesenterial das Residuum des Dottersackes, das Meckelsche Divertikel, liegt (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992).

### **Meckelsches Divertikel (Diverticulum vitelli)**

Am Ende des Jejunum liegt das Meckelsche Divertikel, das die einstige Verbindung zum Dottersack darstellt. Es besteht aus lymphoretikulärem Gewebe mit eingelagerten

Lymphfollikeln und markiert definitionsgemäß die Grenze zum Ileum (DYCE et al., 1991). Bei den Greifvögeln verschwindet das Meckelsche Divertikel schon sehr früh vollständig (GADOW, 1879 b), weshalb dann Jejunum und Ileum nicht voneinander abgegrenzt werden können und beide Dünndarmabschnitte zum sogenannten Jejunoileum (s. o.) zusammengefasst werden.

Bei Gänsen liegt das Meckelsche Divertikel auf der antimesenterialen Seite Ansa axialis. Es ist bei dieser Vogelspezies bohnenförmig. Es enthält ein kleines Lumen und reichlich lymphatisches Gewebe (BESOLUK et al., 2002).

### **Hüftdarm (Ileum)**

Das Ileum beginnt auf der Ansa axialis. Die folgenden Darmschlingen werden als Ansa ileales bezeichnet. Die letzte Schlinge wird bei Vögeln aufgrund ihrer Lage auch Ansa supraduodenalis genannt. Die Einmündung der Blinddärme markiert das Ende des Ileum (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992).

### **Blinddärme (Caeca)**

Die Blinddärme sind beim Greifvogel nur rudimentär ausgebildet; sie sind nur als kleine, warzige Knötchen vorhanden oder sie fehlen sogar ganz (GADOW, 1879 a). Den Papageien fehlen Blinddärme (ZISWEILER, 1976).

### **Mast- und Enddarm (Colorectum bzw. Rectum)**

Das kurze, hellgraue bis grüne Rectum setzt sich aus dem Ileum fort und läuft als annähernd gerader Schlauch auf die Kloake zu. Es ist an der Dorsalwand der Bauchhöhle durch ein kurzes Mesenterium befestigt. Die Schleimhaut ist ähnlich der des Dünndarmes aufgebaut. Schleimhautzotten sind vorhanden. Die Wand des Rectum ist dicker als die des Dünndarmes (GETTY, 1975). Der Enddarm ist meist etwas dickwandiger, weitlumiger und durch abweichende Struktur der Zotten gekennzeichnet (GADOW, 1879 b).

### **Kloake (Cloaca)**

Der Verdauungskanal endet bei den Vögeln in der Kloake, in die das Rectum, die Harnleiter und die Samen- resp. Eileiter einmünden. Die Kloake ist durch zwei querverlaufende unvollständige Schleimhautfalten in drei Abteilungen aufgeteilt. Die erste Abteilung ist das Coprodaeum, der Kotraum, der als glockenförmige Erweiterung aus dem Rectum hervorgeht. Die zweite, kürzeste Abteilung der Kloake ist das Urodaeum, der Harnraum, in den Harnleiter

und Geschlechtsapparat münden. Der letzte Abschnitt ist das Proctodaeum, der Endraum, in deren Dach die Bursa cloacalis liegt (VOLLMERHAUS und SINOWATZ; 1992). Bei Greifvögeln ist die Kloake sehr groß (GADOW, 1879 b).

### **Leber und Gallenblase (Hepar et Vesica fellea)**

Die Leber der Vögel hat in ihrer Form weniger Variationen als die anderer Tierklassen (SIWE, 1937). Sie ist glattrandig, rundlich und kompakt gebaut. Die Leber ist zweilappig und im Verhältnis zum Körpergewicht bei Greifvögeln von allen Vögeln am kleinsten (GADOW, 1879 b). Der rechte Flügel ist entweder gleich dem linken oder ein wenig größer. Die Leber ruht mit ihrer Wandfläche breitflächig auf dem Brustbein und den Rippen. Die Farbe des Lebergewebes ist meist braunrot. Der scharfkantige Margo cranialis umfasst die Herzspitze und es entsteht zwischen den beiden Leberlappen eine Impressio cordis. Kraniodorsal erreicht das Organ die Lunge. Auf der Eingeweideseite (Facies visceralis) liegen die Impressio proventricularis und die Impressio ventricularis (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Die Leber produziert als exkretorische Drüse ein Sekret, welches in den Darm über zwei Gallengänge abgeleitet wird. Der linke Gallengang endet als Ductus hepatoentericus direkt im Duodenum, während der rechte, der Ductus hepatocysticus, einen abzweigenden Ast zur Gallenblase leitet. Im rechten Leberlappen liegt bei den meisten Vogelspezies auf der visceralen Fläche die Gallenblase (GADOW, 1879 a). Die Gallenblase ist bei den Greifvögeln rundlich und relativ groß. Sie fehlt bei einzelnen Exemplaren des Wanderfalken (GADOW, 1879 b). Die Gallenblase hat einen Ausführungsgang, Ductus choledochus, der zum distalen, aufsteigenden Teil des Duodenum zieht (DUKE, 1986).

### **Bauchspeicheldrüse (Pankreas)**

Das Pankreas beginnt bei Greifvögeln dicht am Pylorus und begleitet die Duodenalschlinge meist kaum ein Drittel (GADOW, 1879 a). Die Farbe des Organs ist blassgelb bis zartrosa. Das Pankreas besteht aus drei mehr oder weniger deutlich voneinander getrennten Lappen. Der Lobus pancreatis dorsalis läuft parallel mit der Pars descendens duodeni, der Lobus pancreatis ventralis folgt der Pars ascendens duodeni. Der dritte Lappen ist der Milzlappen, Lobus pancreatis splenalis (lienalisis). Er zieht im Ligamentum hepatoduodenale als schmales, wurmförmiges Gebilde bis in die Milzgegend (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). Die meisten Greifvögel haben ein stark verkürztes Pankreas, das in der Regel aus drei Lappen mit separaten Ausführungsgängen besteht (HILL, 1926). In den allermeisten Fällen münden die Gänge des Pankreas in den aufsteigenden Schenkel des Duodenum (GADOW, 1879 b).

### 2.4.2 Tierartliche Unterschiede im Aufbau des Verdauungsapparates bei Greifvögeln

Die Literaturangaben zum Aufbau des Verdauungsapparates der einzelnen untersuchten Greifvogelarten sind nur spärlich und lückenhaft.

#### **Fischadler**

Die Speiseröhre eines frischtot untersuchten Fischadlers ist 235 mm lang und vor dem Kropf 25 mm breit. Der Kropf ist eine längliche Aussackung von 57 mm Breite und 90 mm Länge. Vor dem Eintritt in den Drüsenmagen ist der Oesophagus 19 mm breit (MACGILLIVRAY, 1836).

Bei Fischfressern wie dem Fischadler, die große Nahrungsbrocken schlucken, hat der anschließende Drüsenmagen auch eine Lagerfunktion (DUKE, 1986). Der Drüsenmagen des Fischadlers weitet sich allmählich bis zu einem Durchmesser von 25 mm. Die Wände sind deutlich verdickt und in einer 32 mm breiten Zone übersät mit zahlreichen, sehr kleinen Drüsenöffnungen.

Im Muskelmagen des Fischadlers ist die Muskelschicht extrem dünn. Sie besteht aus undeutlichen Muskelfaserbündeln, die radiär von zwei verdickten Stellen an den Seitenwänden des Muskelmagens ausgehen. Der Muskelmagen ist 44 mm lang. Die Schleimhautoberfläche ist von einer sehr zähen Schicht bedeckt. Der Pylorus weist einen leicht verdickten Rand auf (MACGILLIVRAY, 1836). Der Muskelmagen der echten Fischfresser ist ein ovaler, fast bis zum After reichender, den ganzen vorderen und linken Teil der Bauchhöhle einnehmender, weichhäutiger Sack (GADOW, 1879 a).

Der Dünndarm des Fischadlers ist gleichmäßig in parallelen Schleifen aufgewunden (MACGILLIVRAY, 1836). Der äußerst lange Dünndarm liegt in vielen zickzackartig ab- und aufsteigenden Schlingen, die wegen der Kleinheit des Magens unter demselben teilweise nach vorn und unten gerichtet sind. Das Duodenum läuft links um den unteren Magenrand herum (GADOW, 1879 a). Die Blinddärme des Fischadlers sind länglich, dick und haben nur ein sehr kleines Lumen. Sie liegen eng am Dünndarm an und haben eine Länge von 8 mm. Die Kloake ist beim Fischadler unregelmäßig rund geformt. Die Gallenblase des Fischadlers ist rund und hat einen Durchmesser von etwa 25 mm (MACGILLIVRAY, 1836).

#### **Mäusebussard**

Der Oesophagus eines weiblichen Mäusebussards ist 203 mm lang und sehr weit, er dehnt sich vor der Furcula zu einem großen Sack, der 76 mm lang und 51 mm breit ist. Diese sackartige Ausbuchtung der Speiseröhre ist von Muskelfasern umgeben. Beim Eintritt in den Thorax hat die Speiseröhre einen Durchmesser von 25 mm und weitet sich leicht, bevor sie an



den Muskelmagen anschließt. Ein untersuchtes männliches Exemplar hat einen 190 mm langen und bis zu 64 mm breiten Oesophagus (MACGILLIVRAY, 1836). Beim Mäusebussard weist die Schleimhaut des Oesophagus starke Längsfalten auf, die im Kropf bei starker Füllung aber verstreichen. In gefülltem Zustand wölbt sich der birnenförmige Kropf nach ventral vor (NIETHAMMER, 1933).

Der Drüsenmagen eines weiblichen Mäusebussards ist 38 mm lang und an der weitesten Stelle ebenso breit. Die Drüsen in der Magenwand sind klein und rundlich. Der anschließende Muskelmagen dieses Exemplars hat eine rundliche Form mit leicht abgeflachten Seiten. Er hat einen Durchmesser von 51 mm und eine Dicke von 38 mm. Die Muskelfasern sind gut ausgeprägt. Der Pylorus, der nahe der Kardialia liegt, hat zwei dicke halbmondförmige Klappen und vier vorstehende Teile. Ein männlicher Mäusebussard hat einen gefüllten Muskelmagen von 76 mm (MACGILLIVRAY, 1836).

Ein untersuchter weiblicher Mäusebussard hat eine gesamte Darmlänge von 1422 mm. Die Breite schwankt zwischen 4 und 17 mm. Ein männliches Exemplar hat einen 1300 mm langen Darm (MACGILLIVRAY, 1836). Beim Mäusebussard steigt das Duodenum erst gerade herab und zieht dann in einem regelmäßigen Bogen an der Kloake vorbei zum rechten Unter Rücken. (GADOW, 1879 a). Die Blinddärme eines untersuchten weiblichen Mäusebussards sind etwa 4 mm lang und länglich-rundlich geformt. Einer liegt etwas höher als der andere. Das Rectum weitet sich plötzlich auf bis zu 17 mm. Die Kloake eines untersuchten weiblichen Mäusebussards ist 51 mm breit.

Die Leber des Mäusebussards besteht aus zwei nahezu gleichgroßen Lappen. Die größtenteils in das Lebergewebe eingebettete Gallenblase ist rund (MACGILLIVRAY, 1836).

### **Weihen**

Der Oesophagus der Weihen ist weitlumig und im mittleren Abschnitt stark erweitert. Der anschließende Drüsenmagen liegt sehr weit kaudal. Der folgende Muskelmagen hat eine rundliche, leicht eingedrückte Form und weist kleine, aber deutliche Zentralsehnen auf. Der Pylorus hat im Muskelmagen der Weihen keine Klappen (MACGILLIVRAY, 1836). Bei Weihen steigt das Duodenum gerade herab, es ist waagrecht nach rechts bis zur Kloake umgebogen (GADOW, 1879 a). Der Darm ist im oberen Bereich etwas weiter, danach bis zum Rectum etwa gleichbleibend eng. An der Grenze zum Rectum liegen zwei sehr kleine Blinddärme (MACGILLIVRAY, 1836).

## **Milane**

Die Speiseröhre hat bei Milanen eine Länge von 178 mm. Sie ist weitlumig und im unteren Teil mit Drüsen besetzt. Magenwärts nimmt das Lumen kontinuierlich zu (MACGILLIVRAY, 1836). Beim Milan wird der Oesophagus sehr groß, bevor er in den Thorax eintritt. Der Milan hat auch einen ziemlich großen Muskelmagen (HUNTER, 1861). Dieser Magen hat eine längliche, leicht gebogene Form, mit zwei deutlichen zentralen Sehnenspiegeln. Seine Muskelschicht ist sehr dünn. Nach MACGILLIVRAY (1836) ist der Magen des Milan 51 mm lang.

Beim Milan ist der Darm dreimal so lang wie die Gesamtlänge des Vogels und etwa sechsmal so lang wie die Rumpflänge (HUNTER, 1861). Die Gesamtlänge des Verdauungstraktes vom Schnabel bis zum Anus beträgt 1778 mm. Im oberen Teil ist der Darm etwas weitlumiger, bleibt dann im Durchmesser etwa konstant bis zu seinem Ende, wo er sich wieder deutlich weitet (MACGILLIVRAY, 1836). Das Duodenum des Milans ist schneckenförmig aufgerollt, so daß in der Nähe der Kloake eine doppelte, rechtsgewundene Spirale sichtbar ist. (GADOW, 1879 a). Die Gallengänge münden beim Milan dort ins Duodenum, wo die Windungen aufhören. Das Ileum ist nahe seines Endes mit dem hinteren Teil des Magens über eine Gekrösefalte verbunden. Beim Milan beträgt die Länge des Rectum 76 mm und es ist am Ende sehr groß (HUNTER, 1861).

Die Leber besteht beim Milan aus zwei nahezu gleichgroßen Lappen. Die sehr große Gallenblase hat eine runde Form (MACGILLIVRAY, 1836).

## **Sperber**

Beim männlichen Sperber ist die Speiseröhre 114 mm lang und misst 11 mm im Durchmesser. In der Mitte erweitert sie sich auf der rechten Seite der Trachea zu einem Kropf, der sich zu einem 50 mm langen und 25 mm breiten Sack dehnen lässt. Der Oesophagus eines untersuchten sehr kleinen männlichen Sperbers ist 89 mm lang und in Höhe des Kropfes 38 mm breit. Ein weibliches Exemplar unterscheidet sich vom männlichen nur in den Maßen. Der Drüsenmagen ist 17 mm lang und unten nicht zusammengezogen (MACGILLIVRAY, 1836). Die Drüsen liegen in einem breiten Gürtel. Sie sind in vier Teile geteilt (OWEN, 1866). Dazwischen liegen längs verlaufende Schleimhautfurchen. In gedehntem Zustand ist der Muskelmagen ein länglicher, leicht abgeflachter Sack, unten am weitesten, von 32 mm Länge. Die Muskelschicht der Muskelmagenwand ist dünn. Die innere Schicht, die Schleimhaut, ist weich und ohne Falten. Der Pylorus ist sehr eng und hat drei weiche Klappen, von denen eine kleiner ist als die anderen beiden (MACGILLIVRAY, 1836). Beim Sperber hat der Magen nach HUNTER (1861) die übliche Form, ist aber weiß und dünn.

Der gesamte Darm ist beim Sperber 762 mm lang. Die Darmlänge ist bei beiden Geschlechtern etwa gleich (HUNTER, 1861). Der Darm hat eine Breite von 6 mm bis zu der Stelle, an der die Gallen- und Pankreasgänge einmünden, etwa 152 mm vom Pylorus entfernt, und verschmälert sich dann kontinuierlich bis zu den Blinddärmen (MACGILLIVRAY, 1836). Diese Caeca sind sehr kurz (HUNTER, 1861). Die Blinddärme des Sperbers sind zwei sehr kleine, kaum auffindbare, anliegende Anhängsel mit einer bis zu 2 mm dehnbaren Höhlung. Sie sind 89 mm vom Anus entfernt. Ein männlicher Sperber hat Caeca von 2 mm Länge. Das Rectum weitet sich zum Ende hin auf 25 mm (MACGILLIVRAY, 1836).

Eine Besonderheit bildet ein Sperber, der nicht drei, sondern nur zwei kurze, ovale Pankreaslappen hat, die teilweise verschmelzen. Der dorsale Pankreaslappen ist etwas länger als der ventrale (HILL, 1926).

### **Falken**

Die Speiseröhre ist beim Turmfalken 114 mm lang und weitet sich leicht in der Mitte, wo sie rechts der Trachea liegt (MACGILLIVRAY, 1836). Der Oesophagus des Turmfalken ist ebenso lang wie die Halswirbelsäule. Der Kropf stellt eine spindelförmige, ventral gerichtete Erweiterung der Speiseröhre dar. Die Pars cervicalis misst im Durchmesser 3,5 mm, der Kropf 7 mm und die folgende Pars thoracica misst 4,7 mm (NIETHAMMER, 1933). Bei Falken ist der Durchmesser des Oesophagus relativ groß und im Innern eine starke Fältelung der Schleimhaut vorhanden (FARNER, 1960). In der Speiseröhre und im Kropf des Turmfalken liegen viele kleine Schleimdrüsen (PIECHOCKI, 1979).

Der folgende Drüsenmagen, der von MACGILLIVRAY als das „untere Ende der Speiseröhre, der Proventriculus“ beschrieben wird, hat verdickte Wände, in die zylindrische Drüsen eingelagert sind. Er geht mit einer weiten Öffnung in den Muskelmagen über. (MACGILLIVRAY, 1836).

Der Muskelmagen des Turmfalken ist nach allen Seiten dehnbar (PIECHOCKI, 1979). Er hat eine rundliche, leicht abgeflachte Form und in gefülltem Zustand einen Durchmesser von 51 mm. Die Muskelschicht ist dünn, mit zwei seitlichen kleinen, aber deutlichen Sehnenspiegeln. Die „mittlere Schicht“ (Muskelmagenschleimhaut) ist dünn und zäh, die „innere Schicht“ (keratinoide Substanz) weich und leicht abzulösen (MACGILLIVRAY, 1836). Der Zugang zum Muskelmagen ist beim Turmfalken sehr eng. Das Lumen des Muskelmagens ist durch Ausbuchtungen verzweigt. Es gibt einen deutlich abgesetzten Pylorusraum (CORNSELIOUS, 1925). Dieser Pylorus ist sehr eng und hat drei weiche Schleimhautklappen.

Der Darm hat eine Länge von 559 - 635 mm. Der Durchmesser bleibt nahezu gleich bei 4 – 6 mm (MACGILLIVRAY, 1836). Bei Turm- und Wanderfalke liegt das Duodenum wie beim Milan schneckenförmig aufgerollt, füllt aber den gesamten rechten unteren Bauchraum aus (GADOW, 1879 a). Die 6 mm langen, konisch geformten Blinddärme liegen 64 mm vom Anus entfernt. Abweichend davon waren bei zwei untersuchten Turmfalken keine Caeca zu finden, bei einem anderen Exemplar war nur ein einzelner, rudimentärer Blinddarm vorhanden. Die Leber besteht beim Turmfalken aus zwei nahezu gleichgroßen, ungeteilten Lappen (MACGILLIVRAY, 1836).

Der Turmfalke hat nur ein zweilappiges Pankreas. Der ventrale Lappen hat einen kurzen Ausführungsgang, der zwischen den Gallengängen mündet. Der dorsale Lappen hat ein verdicktes hinteres Ende, aus dem der kurze Ausführungsgang hervorgeht, der an der Ansa duodenalis in das Duodenum mündet (HILL, 1926).

### **Wespenbussard**

Der Muskelmagen ist im Verhältnis zum Körpergewicht, verglichen mit anderen Greifvögeln, sehr leicht (BIJLSMA und PIERSMA, 2002). Die Därme des Wespenbussards sind kürzer als die des Mäusebussards.

Die Blinddärme sind kurz, aber dick (WILLUGHBY zitiert von MACGILLIVRAY, 1836).

## 2.5 Histologischer Aufbau des Verdauungsapparates bei Vögeln

Literaturangaben zum histologischen Aufbau des Verdauungstraktes der Greifvögel sind nur spärlich vorhanden. Deshalb handelt es sich, sofern nichts anderes erwähnt wird, im Folgenden um histologische Befunde zum Aufbau des Verdauungsapparates beim Hausgeflügel.

Die alte Nomenklatur wurde, soweit es eindeutig möglich war, in die neue nach McLELLAND (1993) übertragen. Im Falle zweideutiger Interpretationen wird die Literaturangabe wörtlich zitiert.

### Allgemeines

Das Verdauungssystem besteht aus dem Darmrohr und den Anhangsdrüsen Leber und Pankreas. Der grundsätzliche Wandaufbau dieses Rohres aus drei Schichten ist immer gleich, er variiert nur von Abschnitt zu Abschnitt durch Veränderung der Schichtdicke und der Gliederung der verschiedenen Schichten. Grundsätzlich besteht die Wand des Verdauungstraktes aus der Tunica mucosa, der Tunica muscularis und der Tunica serosa.

Die Schleimhaut, Tunica mucosa, des Verdauungsrohres bildet die innerste Schicht. Das Lumen wird ausgekleidet von einem oberflächlichen Epithel, der Lamina epithelialis mucosae und dem darunterliegenden Bindegewebe, der Lamina propria mucosae. Darum liegt eine dünne Schicht aus Längsmuskelfasern, der Lamina muscularis mucosae. Darunter liegt als Grenze zur Tunica muscularis eine dünne Bindegewebsschicht, die Tela submucosa (HODGES, 1974). Laut CLARA (1925) fehlt den Vögeln eine eigentliche Tela submucosa.

Die Hauptmuskelschicht des Verdauungstraktes, die Tunica muscularis, besteht aus einer Ringmuskelschicht, dem Stratum circulare, und einer Längsmuskelschicht, dem Stratum longitudinale.

Es folgt nach außen hin eine Zwischenschicht, die Tela subserosa.

Die äußerste Schicht der Verdauungstraktwand ist die Tunica serosa, die aus einer Bindegewebsschicht, der Lamina propria serosae, und einem dünnen Epithel, der Lamina epithelialis serosae, besteht. (BUCHER und WARTENBERG, 1989). Außerhalb der Körperhöhle des Vogels bildet eine Tunica adventitia aus lockerem kollagenfaserigem Bindegewebe die äußere Wand des Verdauungstraktes.

### **Speiseröhre und Kropf (Oesophagus et Ingluvies)**

Die Tunica mucosa des Oesophagus besitzt ein tierartig unterschiedlich dickes mehrschichtiges Plattenepithel. Die Dicke des Epithels läßt keinen Rückschluß auf die Konsistenz der Nahrung zu (FEDER, 1972 b). Laut FARNER (1960) ist dieses dagegen in gewissem Grade durchaus möglich. In der untersten Schicht des Epithels, dem Stratum germinativum, liegen in den hochprismatischen Zellen kreisrunde Kerne, die sich allmählich in den Zellen des Stratum intermedium abflachen und in den peripheren Schichten des Epithels, dem Stratum superficiale sive functionale durch ihre längliche, elliptische Gestalt das unverhornte Plattenepithel kennzeichnen. Diese oberflächlichen Plattenepithelzellen splintern in verschieden großen Zellverbänden, die mit Schleim vermischt sind, ab (NIETHAMMER, 1933).

Unter dem Epithel liegt die Lamina propria mucosae, deren kollagenfaseriges, gefäßführendes Bindegewebe auch die bei den meisten Vogelarten vorkommenden Längsfalten im Oesophagus bildet (SCHREINER, 1900). Sie formt darüber hinaus fingerförmige Fortsätze, die die untersten Epithelschichten eindellen (NIETHAMMER, 1933). Bei vielen Arten ist die folgende Lamina muscularis mucosae unter den Falten deutlich verdickt. Beim Huhn ist diese Lamina muscularis mucosae in die Schleimhautlängsfalten miteinbezogen. Die Lamina propria mucosae ist dafür verhältnismäßig dünn (SCHREINER, 1900). Beim Rebhuhn läuft die Lamina muscularis mucosae parallel zur Lamina propria mucosae. Sie zieht in die Falten mit hinein (UHL, 1987). Diese Schleimhautfalten verstreichen bei gefülltem Schlund (GADOW, 1879 b).

Die im Oesophagus vorkommenden mukösen Schleimdrüsen liegen in der Lamina propria mucosae (DONAT, 1993). Sie unterscheiden sich bei den einzelnen Vogelarten hinsichtlich ihrer Anzahl, ihrer Größe, ihrer Lage in der Tunica mucosa und ihrer Form. Bei einigen Arten, wie z. B. dem Huhn und der Ente, ist die Wand des Drüsenkörpers nicht glatt, sondern durch zahlreiche Leisten unterteilt. Möwe und Drossel haben dagegen keine Unterteilung der Drüsenwand. Beim Sperling sind nur kleine Septen angedeutet. Die Drüsen sind bei der Ente zwar etwa viermal so groß wie bei der Möwe, dafür hat diese etwa dreimal so viele Drüsen pro Millimeter in der Oesophaguswand (SCHREINER, 1900). Die Gestalt der Drüsen variiert bei verschiedenen Vogelarten von tubulös oder alveolär bis zu tubuloalveolär. Der Bau der die Drüse auskleidenden Epithelzelle gleicht dem der Becherzelle des Darmes (FEDER, 1972 a).

Bei den meisten Vogelarten sind die Drüsen mit einer dünnen Schicht von „Randzellen“ umgeben. Dabei handelt es sich um stark körnige Zellen mit rundem Kern, der sich leicht anfärben lässt (BARTHELIS, 1895).

Die auffallend starke Lamina muscularis mucosae der Oesophagusschleimhaut besteht aus längsgerichteten Fasern (DONAT, 1993). Zwischen der Lamina muscularis mucosae und der Tunica muscularis liegt intermuskuläres Bindegewebe, deren Fasern meist einen zum Lumen radiären Verlauf haben (SCHREINER, 1900). Dieses Bindegewebe stellt die Tela submucosa in der Speiseröhrenwand dar.

Bei einigen Vogelarten fehlt das Stratum longitudinale der Tunica muscularis der Speiseröhre. In diesem Falle ist sowohl die Lamina circularis der Tunica muscularis als auch die Lamina muscularis mucosae entsprechend stärker ausgebildet (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). In einigen älteren Literaturangaben wird die Lamina muscularis mucosae der Tunica muscularis zugerechnet. So schreibt GADOW (1879 b), dass im Gegensatz zum Säugetier beim Vogel die Ringmuskelschicht die äußere, die Längsmuskelschicht die innere Muskellage bildet.

Außen auf der Tunica muscularis liegt eine Bindegewebsschicht, die Tunica adventitia, die reich an größeren Gefäßen und Nerven ist (SCHREINER, 1900).

Beim Sperling (*Passer domesticus*) ist das sternförmige Lumen des Kropfes von den dreieckigen oder parabelähnlichen Schleimhautfalten begrenzt. Der Aufbau der Wand weicht im wesentlichen nicht vom Bau der Oesophaguswand ab.

Dem Epithel liegt überall in gleichen Abständen das Bindegewebe an, während die Längsmuskulatur die Faltung nur andeutet. Ringmuskulatur und Tunica adventitia sind nicht in die Falten einbezogen (NIETHAMMER, 1933).

Bei dem Sperber (*Accipiter nisus*) sind die Zellen in den obersten Schichten der Lamina epithelialis mucosae stark abgeplattet und auch die Kerne in die Breite gedrückt, in den unteren Lagen sind die Zellen eher rundlich oder polygonal. Die Anzahl der Drüsen nimmt im Oesophagus des Sperber nach kaudal hin zu (BARTHELIS, 1895).

Zum Kropf hin nimmt die Anzahl der Drüsen in der ventralen Wand des Oesophagus zuerst kontinuierlich ab, bis das Verhältnis zur dorsalen Wand im Kropf selbst etwa 1 : 10 beträgt, und steigt dann wieder an, bis in der Pars thoracica der Speiseröhre ihre Dorsal- und Ventralwand wieder gleich viele Drüsen enthalten (NIETHAMMER, 1933).

Die Drüsen sind beim Sperber meist zwiebelartig mit scharf abgesetztem Hals. Drüsen, die in eine hohe und schmale Schleimhautfalte eingelagert sind, besitzen einen ovalen Körper, der

allmählich in den Hals über geht. Die Schleimhautdrüsen der Speiseröhre sind glattwandig, ausgekleidet von einem Zylinderepithel aus hohen, schmalen Zellen, die runde oder leicht abgeflachte basal liegende Kerne haben. Der Fundus der Drüsen ist beim Sperber umgeben von Kernen, die etwas größer und platter sind als die des Drüsenepithels, die Zellkontur ist undeutlich, die Zelle scheint durch ihren Kern fast ausgefüllt zu sein. Diese Zellen sind die sogenannten Randzellen. Dort, wo sie liegen, ist die Basis der Drüsenzellen leicht eingedrückt. Unter den Randzellen liegt die Lamina propria mucosae mit ihren langen und schmalen Zellkernen. Sie steigt an den Drüsen bis zum Beginn des Ausführungsganges auf, teilweise weichen sie nach außen und ragen fein zugespitzt endend weit in die Lamina epithelialis mucosae hinein. Die Zellen der Lamina propria mucosae dringen hier zwischen Lamina epithelialis mucosae und Drüse ein, so dass um den Ausführungsgang die Lamina epithelialis mucosae nur dünn ist. Ähnliche Fortsätze sieht man überall, wenn auch weniger hoch, in die Lamina epithelialis mucosae eindringen. Sie bilden den Papillarkörper der Speiseröhrenschleimhaut. Es handelt sich um ein feines Maschenwerk zusammenhängender Wände, an denen die Zellen der Lamina propria mucosae ihren Ursprung nehmen. Die Lamina muscularis mucosae dringt nur wenig in die Wand der Oesophagusfalten ein, zwischen ihren Bündeln ist das Bindegewebe stark entwickelt. Die Schleimhaut der Speiseröhre bildet zahlreiche Längsfalten, deren Höhe und Breite variiert (BARTHEL, 1895). Im Kropf ist die Dorsalwand sehr viel stärker gefältelt als die Ventralwand. Die Lamina muscularis mucosae ist gefaltet, aber diese Falten stehen nicht mit den Schleimhautfalten der Speiseröhre in Zusammenhang (NIETHAMMER, 1933). Die Tunica submucosa ist nur sehr schwach entwickelt (KING und McLELLAND, 1979). Die Ringmuskulatur ist in der Kropfwand kräftig ausgebildet (BARTHEL, 1895).

Beim Mäusebussard (*Buteo buteo*) ist der Aufbau der Speiseröhre ähnlich. Die Drüsen sind wesentlich größer und nicht durch schmale bindegewebige Septen geteilt, ihre Zahl ist im Kropf gering. Zwischen den Muskelschichten (Lamina muscularis mucosae und Stratum circulare der Tunica muscularis) ist das Bindegewebe der Tela submucosa nur schwach entwickelt (BARTHEL, 1895).

Der Turmfalke (*Falco tinnunculus*) besitzt gefaltete, tubuloalveoläre Drüsen, die vollständig in der Lamina propria mucosae liegen. Die Ausführungsgänge unterscheiden sich in Form und Epithelauskleidung von den Drüsenendstücken (FARNER, 1960).

Beim Wanderfalken (*Falco peregrinus*) zeigen sich speziesspezifische Besonderheiten im Aufbau von Speiseröhre und Kropf. Die Wand hat zahlreiche und breite Falten. Drüsen fehlen



im Kropf und sind dann im unteren Teil des Oesophagus zahlreich. Die Form der Drüsen ist meist kugelig mit scharf abgesetztem, sehr dünnem Hals. Die Drüsen selbst sind in das Bindegewebe der Speiseröhrenschleimhaut eingelagert. Das Lumen der Drüsen wird durch bis zu sieben feine, niedrige bindegewebige Leisten zerteilt. Ausgekleidet sind die Drüsen mit Zylinderepithel aus schlanken Epithelzellen, deren Kerne klein und kaum sichtbar sind. Die darunterliegenden „Randzellen“ sind undeutlich. Sie haben undeutliche Zellgrenzen und sind von ihrem Kern nahezu ausgefüllt. Die Kerne sind etwas größer und abgeflachter als die des Drüsenepithels. Das Bindegewebe der Schleimhaut besteht aus feinen, dichtgedrängten Fasern, die nur schwache Fortsätze in die Lamina epithelialis mucosae senden und auch zwischen der Muskulatur nur wenig entwickelt sind. Die Längsmuskulatur der Lamina muscularis mucosae dringt wenig in das Bindegewebe der Schleimhautfalten ein. Auffallend sind Einsenkungen der Tunica mucosa in das Bindegewebe im kaudalen Teil des Oesophagus. Sie sind zahlreicher und etwas kleiner als die Drüsen. Ein kleiner, kugelig, stets leerer Drüsenhohlraum hat eine etwas verengte Verbindung zum Lumen des Oesophagus. Die Wandung gleicht der der sonstigen Oesophagasmucosa (BARTHELS, 1895).

### **Drüsenmagen (Pars glandularis ventriculi)**

Das Lumen ist im Drüsenmagen eher enger als dasjenige im Oesophagus. Die Drüsenmagenschleimhaut ist in große längsverlaufende Falten gelegt (DONAT, 1993). Es finden sich im Drüsenmagen zwei Sorten von Drüsen. In der Tunica mucosa liegen zum Lumen hin einfache tubuläre Drüsen, die mit Säulenepithel ausgekleidet sind, das zum Drüsenendstück hin an Höhe abnimmt. Die meisten dieser Epithelzellen enthalten Mucingranula. Zur Öffnung und zum Ende der Drüse hin nimmt die Zahl dieser Zellen ab (AITKEN, 1958). CALHOUN (1954) zeigt dagegen durch Längsschnitte in Höhe des Epithels, dass es sich nicht um tubuläre Drüsen, sondern um Furchen handelt, die konzentrisch um die Öffnungen der tiefen Oesophagusdrüsen liegen.

Die Lamina muscularis mucosae bildet im Drüsenmagen keine kompakte Schicht. Die einzelnen Muskelfaserbündel verlaufen zwischen den Drüsenpaketen und im subepithelialen Bereich (FEDER, 1972 b). Die Drüsen liegen daher laut FEDER (1972 b) in der Lamina propria mucosae und sind deshalb als tiefe Propriadrüsen zu bezeichnen. Dies wird auch von OPPEL (1895) bestätigt, der zwar einzelne Fasern der Lamina muscularis mucosae oberhalb und zwischen den Drüsen fand, die dickere Hauptschicht dieser Schleimhauteigenmuskulatur aber unter den Drüsen. Laut DONAT (1993) liegen die Drüsen dagegen in der Tunica submucosa.

CALHOUN (1954) stellt eine sowohl um die Propriadrüsen verlaufende als auch an das Stratum circulare der Tunica muscularis anliegende, dort längsverlaufende Lamina muscularis mucosae dar.

Die tiefen Oesophagusdrüsen sind bei den meisten Vogelarten unilobulär. Bei einigen Arten, wie z. B. beim Haushuhn und bei der Gans, haben sie einen multilobulären Aufbau (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1973). Die Drüsenläppchen mit jeweils zentralem Sammelraum entsprechen den Gll. gastricae der Säugetiere (DONAT, 1993).

Es handelt sich um zymogene Drüsenzellen (CHODNIK, 1947). Sie erzeugen den Magensaft, der bei gefülltem Magen bis zum Kropf aufsteigen kann. Unterschiedliche Drüsenzelltypen wie bei den Säugetieren kommen in den Drüsenläppchen nicht vor (DONAT, 1993). Lymphatische Einlagerungen sind in der Drüsenmagenschleimhaut selten und unorganisiert.

Bei größeren Greifvögeln sind die Drüsen einlappig. In den Drüsenzellen befinden sich Sekrettröpfchen, deren Größe vor und nach der Fütterung variiert (MICHALOWSKY, 1909).

Die Tela submucosa ist nur schwach entwickelt. Die folgende Tunica muscularis besteht aus einer relativ dicken inneren Ringmuskelschicht und einer sehr viel schwächer entwickelten, oft nur rudimentären äußeren Längsmuskelschicht (OPPEL, 1895). Beim Falken fand OPPEL (1895) die äußere Längsmuskelschicht „in deutlichen Spuren“.

### **Intermediärzone (Isthmus gastris)**

Die Intermediärzone verbindet den Drüsen- mit dem Muskelmagen. Die Drüsen des Drüsenmagens enden abrupt. Eine keratinoide Schicht, wie sie im anschließenden Muskelmagen vorkommt, fehlt (ZISWEILER und FARNER, 1972). Die oberen Fasern der Lamina muscularis mucosae reichen über das hintere Ende des letzten Drüsenlappens des Drüsenmagens, um dort auf die Hauptmasse der Lamina muscularis mucosae zu treffen. Direkt dahinter werden die Schleimhautfalten und -rinnen flacher und gehen langsam in die drüsenhaltige Schleimhaut des Muskelmagens über. In dieser Region gibt es eine Mischung aus mukoider Sekretion und Sekretion der Drüsen des Muskelmagens. Die Muskelschichten bestehen aus einer dünnen äußeren Längsmuskelschicht, einer dicken mittleren Ringmuskelschicht und, durch eine fast nicht vorhandene Tela submucosa getrennt, eine längsverlaufende Lamina muscularis mucosae, die etwa halb so dick ist wie die Ringmuskelschicht. Wo der Isthmus in den Muskelmagen übergeht, wird die äußere Längsmuskelschicht dünner und verschwindet schließlich (HODGES, 1974). Die Intermediärzone ist sehr dehnbar und ändert ihren Durchmesser bei Füllung des Magens sehr stark (KING und McLELLAND, 1979).

### **Muskelmagen (Pars muscularis ventriculi)**

Der Muskelmagen ist ein großes Organ mit sehr stark entwickelter Muskelschicht (HODGES, 1974). Bei fleischfressenden Vögeln ist er gewöhnlich sehr viel schwächer entwickelt als bei körnerfressenden Vögeln (MICHALOWSKY, 1909).

Die Lamina epithelialis mucosae besteht aus einer einzelligen Schicht, die sich in die Krypten und angeschlossenen Drüsenschläuche fortsetzt (EGLITIS und KNOUFF, 1962). Die meisten Zellen dieser einschichtigen Drüsenzellige sind Hauptzellen. Es gibt auch ein niedriges Säulenepithel, das leicht an seiner Position zu erkennen ist und seltene argyrophilen Zellen, die kleine, dichte, zytoplasmatische Granula enthalten. In sehr geringer Zahl kommen auch Basalzellen vor, aber nicht mehr als zwei oder drei in jeder Drüse. Sie haben im Gegensatz zu den argyrophilen Zellen eine freie Oberfläche mit Mikrovilli. Im unteren Teil der Drüsenschläuche sind die Hauptzellen kubisch und enthalten einen rundlichen Kern. Im Halsbereich des Drüsenschlauches sind sie schmaler und länger mit ovalen Kernen. Die Hauptzellen haben ein äußerst dichtes Zytoplasma, das mit rauem endoplasmatischen Retikulum gefüllt ist. Ihre Zelloberfläche ist mit Mikrovilli besetzt und die Zellen sind durch apikale Schlussleisten und Desmosomen verbunden. Es gibt keine interzellulären Räume (TONER, 1964 b). Das Säulenepithel, das die freie Schleimhautoberfläche und den oberen Teil der Ausführungsgänge bedeckt, enthält Granula (AITKEN, 1958). Diese Sekretgranula verschmelzen in den Drüsengängen zu Sekretzapfen und bilden auf der Innenoberfläche eine zusammenhängende Schicht, die „keratinoide Schicht“. Sie ist beim Sperber und anderen Vögeln wie z. B. Huhn, Sperling, Gans, Taube und Mäusebussard vorhanden (BAUER, 1901). Diese Schicht ist das Sekret der Muskelmagendrüsen, die die Muskelmagenwand vor der Einwirkung der im Drüsenmagen produzierten Salzsäure schützt (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1993). Sie ist bei körnerfressenden Vögeln sehr stark, dagegen bei Fleischfressern oft nur als eine dünne Haut entwickelt (CURSCHMANN, 1866).

Beim Mäusebussard und beim Turmfalken besteht diese keratinoide Schicht aus einer Lage lockeren, hellgrauen Sekrets (CORNSELIUS, 1925). Die Drüsenschläuche werden von dem dichten kollagenfaserreichem Bindegewebe der Lamina propria der Muskelmagenschleimhaut umgeben (TONER, 1964 a). Bei fleischfressenden Vögeln sind die Drüsenschläuche häufig gabelförmig geteilt oder sogar verästelt (CURSCHMANN, 1866).

In der Muskelmagenwand des Mäusebussards sind die Drüsenschläuche einfache, gerade Längsschläuche mit ausgeprägtem stützendem Bindegewebe dazwischen. Das diese Drüsenschläuche auskleidende Epithel besteht aus hohen zylindrischen Zellen. Eine Lamina

muscularis mucosae ist vorhanden. Beim Turmfalke sind die Drüsen­schläuche dicht gedrängt angeordnet. Unter den Drüsen­end­stücken liegt bei dieser Vogelspezies in der Lamina propria mucosae das kernlose Stratum compactum (CORNSELIOUS, 1925).

Unter der Lamina propria mucosae liegen zahlreiche Muskelfasern, die die Lamina muscularis mucosae bilden. In der Muskel­magen­wand des Huhnes fehlt eine Lamina muscularis mucosae (EGLITIS und KNOUFF, 1962), weil die Schleimhaut durch die keratinoide Schicht sehr starr ist (DONAT, 1993).

Die Tunica mucosa ist von der Tunica muscularis durch eine kollagen- und elastische Fasern führende Tela submucosa getrennt (CERNY, 1993). Die Tunica muscularis besteht aus einer Muskelschicht, die von zwei Sehnen­spiegeln auf beiden Seiten des Organs ausgeht. Unter den Sehnen­spiegeln ist die Muskelschicht am dünnsten und umgekehrt ist am Rand die Muskelschicht am dicksten und der Sehnen­spiegel am dünnsten. Die Sehnen­schicht besteht aus normalem Bindegewebe, dichtgepackten, parallel ausgerichteten Kollagen­faser­bündeln mit verlängerten, abgeflachten Fibroblasten dazwischen. Die Muskelfasern gehen jederseits direkt aus dem Sehnen­spiegel hervor. Um die Verbindung zwischen den Schichten zu verstärken, finden sich dort Flecken von weißem Faserknorpel, teilweise in der Region der Aponeurose. Zwischen den Muskel­zell­bündeln liegen zahlreiche dicke Bindegewebs­stränge. Diese verbinden sich im Innern mit der Tela submucosa und außen mit der Sehnen­schicht (HODGES, 1974). Außen um das Stratum circulare liegt das meist nur schwach ausgebildete Stratum longitudinale (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1993). Unter der Tunica serosa liegt auf der Ring­muskelschicht der Auerbachsche Plexus, von dem aus Fasern in die Muskulatur des Muskel­magens abzweigen (BENNETT, 1969). Äußerlich ist der Muskel­magen von Peritoneum bedeckt (HODGES, 1974).

Beim Mäusebussard ist der Muskel­magen ein schlaffes, weiches Gebilde, in dessen Wand die beiden Haupt­muskeln nicht ausgebildet und die Sehnen­platten nur schwach entwickelt sind. Die Schleimhaut­oberfläche ist nur schwach gefältelt. Das Magenlumen ist ein großer einheitlicher Hohlraum ohne besondere Aussackungen (CORNSELIOUS, 1925).

Beim Turmfalke ist die Tunica muscularis nicht sehr stark entwickelt, dafür aber die Sehnen­platten. In der Lamina propria mucosae liegt ein kernloses Stratum compactum (CORNSELIOUS, 1925).

## **Darm (Intestinum)**

Das Lumen des Darmrohres nimmt vom Pylorus bis hin zu den Caeca kontinuierlich ab. Das folgende Rectum hat ein deutlich größeres Lumen (MACGILLIVRAY, 1836).

Die Innenfläche des Darmes zeigt verschiedene Oberflächenerhebungen, die Falten und Zotten, sowie Übergangsformen dazwischen. Es kommen überwiegend Längsfalten vor, die z. T. mit Querfalten ein Netz bilden. Bei den Faltenbildungen ist die Lamina propria mucosae spärlich entwickelt, glatte Muskelfasern können ganz fehlen (CLARA, 1925).

Die Schleimhaut des ganzen Darmtraktes ist bis auf Teile der Blinddärme vom Magenausgang bis zur Kloake mit Zotten besetzt (KRÜGER, 1926). Bei der Haustaube nimmt die Höhe der Zotten vom Duodenum zum Enddarm kontinuierlich ab (CLOETTA, 1893).

Die Hauptachsen der Zotten sind in zwei Richtungen orientiert, die sich annähernd rechtwinklig kreuzen, so dass eine Zickzackordnung entsteht. Beim Turmfalke finden sich breite, blattförmige Zotten, die in Zickzackstellung angeordnet sind. Häufig entspringen zwei Zotten auf einer gemeinsamen Basis (CLARA, 1925). Teilweise sind Zotten zu Zickzackbändern verschmolzen (CLARA, 1927 b).

Durch Einlagerung von Lymphknötchen haben manche Zotten eine verbreiterte Basis oder eine keulen- oder pilzförmige Gestalt. Teilweise vereinigen sich einzelne Knötchen zu Peyerschen Platten (CLARA, 1926 e).

Die Zotten sind beim Geflügel etwa wie beim Säugetier aus einer bindegewebigen Lamina propria mucosae aufgebaut, die Blut- und Lymphgefäße und glatte Muskelfasern beherbergt. Zwischen den Zotten münden einfache, tubuläre Drüsen, die Lieberkühnschen Krypten ein (HUMPHREY und TURK, 1974).

Die Ausbildung der Krypten variiert stark, ist aber für die einzelnen Vogelfamilien charakteristisch. Im Enddarm nimmt die Ausbildung der Krypten zur Kloake hin ab. Beim Turmfalke sind die Krypten kurze, stummelförmige Aussackungen (CLARA, 1925) oder nur kurze, eher kugelförmige Schläuche. Die Krypten reichen meist bis an die Tunica muscularis mucosae heran. Die Ausbildung der Lamina propria oder eines Stratum compactum ist nur sehr schwach (CLARA, 1927 a).

An der Grenze zum Epithel verdichtet sich das Bindegewebe in den Falten und Zotten zur Basalmembran. Die Lieberkühnschen Krypten sind mit einer Membran umgeben, die sich aus der Basalmembran der Falten fortsetzt.

Der Übergang von den Kryptenhauptzellen zu den Oberflächenhauptzellen erfolgt allmählich (CLARA, 1925). Die Höhe des hochprismatischen Epithel nimmt zu den Krypten hin ab. Die

Höhe ist in den einzelnen Darmabschnitten gleichbleibend mit Ausnahme der Caeca, wo sie geringer ist (MICHEL und GUTTE, 1971). Der Stäbchensaum des Zottenepithels setzt sich in schwächerer Ausbildung auf das Kryptenepithel fort und ist meist im Bereich der ganzen Krypte anzutreffen. Einschlüsse kommen im Zotten- und Kryptenepithel vor. Im ganzen Epithel einschließlich der Krypten liegen Becherzellen. Eosinophile Zellen kommen in geringer Anzahl vor (CLARA, 1925). Die Becherzellen sind die am weitesten differenzierten schleimsezernierenden Drüsenzellen des Körpers (LIST, 1889).

Die Regeneration des Darmepithels erfolgt in den Krypten. Besonders am Grund der Krypten ist die Mitoserate in den Epithelzellen sehr hoch. Sie nimmt nach oben hin ab, so daß auf den Zotten keine Mitosen zu finden sind. Die jungen Zellen schieben sich von unten her nach und ersetzen die alten, die abgestoßen werden (BIZZOZERO, 1888).

Die Form der Epithelzellen variiert je nach Kontraktionszustand der glatten Muskelzellen und je nach Lage auf der Zotte. Auf dem Scheitel der Zotte sind sehr langgestreckte, schmale Zellen, die an der Basis noch schmaler sind als am distalen Ende. An den Seitenflächen der Zotten haben die Epithelzellen eine prismatische Gestalt, häufig sind sie auch kommaförmig zur Zottenspitze gekrümmt. Der Kern der Hauptzellen ist oval bis längsoval mit geringen Abweichungen. Er liegt meist im oberen Teil des unteren Drittels oder noch näher der Zellmitte, Abweichungen nach oben und unten kommen vor. Im Innern ist der Kern zartfädig, gekörnt und zeigt einige unregelmäßige Schollen. Auch ein oder mehrere Nucleolen finden sich. Das Zytoplasma der Hauptzellen hat eine parallelfaserige Struktur. Die Kryptenhauptzellen sind kegelförmig. Die Kerne liegen basal und sind rundlich (CLARA, 1926 a).

Zwischen den Hauptzellen liegen basalkörnte Zellen. Die Körner sind fein und gleich groß. Die Zellen kommen im gesamten Epithel vor, am häufigsten aber in den Krypten. Dort sind sie flaschen- oder keilförmig und erreichen nicht immer die Oberfläche. Der große, runde Kern liegt in der unteren Hälfte. Er ist chromatinärmer als der Kern der Hauptzellen und hat keine Nucleolen (CLARA, 1926 b). Diese Zellen gehören zum entero-endokrinen System. Die Zellen, die die Epitheloberfläche erreichen, gehören zum offenen Typ und könnten exokrin wirken oder eine rezeptorische Funktion haben. Die anderen basalkörnten Zellen, die das Lumen nicht erreichen, sind endokrin wirksam (BUCHER und WARTENBERG, 1989).

Außerdem liegen zwischen den Hauptzellen apikal gekörnte Zellen, die in ihrer Form den Hauptzellen etwa entsprechen. Die Körnchen sind rund und von mittlerer Größe und füllen meist etwa ein Viertel der Zelle. Es handelt sich um PANETHsche Zellen, die überwiegend in

den Krypten liegen (CLARA, 1926 c). Sie entstehen durch Umbildung von Becherzellen (KULL, 1911) und geben ihr Sekret in das Lumen des Darmes ab (PANETH, 1888).

Bei den Becherzellen, die zwischen den Hauptzellen liegen, handelt es sich um einzellige mucöse Drüsen, die im distalen Abschnitt eine Anschwellung zeigen, die durch Schleimgranula bedingt ist. Der distale Zellabschnitt bildet einen Sekretbecher, der einem sekretarmen oder -freien Becherstiel aufsitzt (CLARA, 1926 d). Das Sekret baucht den oberen Teil der Becherzelle aus und verdrängt die Nachbarzellen (PANETH, 1888). Durch Entleerung der Granula entsteht eine dunkle, schmale Zelle. Der Kern liegt basal. Je kürzer und gerader die Krypten sind, desto mehr Becherzellen liegen in ihnen (CLARA, 1926 d). Die Zahl der Becherzellen nimmt zur Tiefe der Krypte hin ab (MICHEL und GUTTE, 1971). Bei der Taube sind die Becherzellen in den Drüsenschläuchen häufiger (ZIETSCHMANN, 1911).

Die Zahl der freien Lymphozyten, Plasmazellen und eosinophilen Granulocyten nimmt zum Ende des Darmes hin ab. Sie sind am häufigsten dort, wo die Nahrung länger verweilt, also am Anfang des Darmes und in den Caeca (MICHEL und GUTTE, 1971).

Beim Turmfalken wurden eosinophile Leukozyten im Stroma, aber nicht im Epithel gefunden (CLARA, 1926 e).

Die Lamina propria mucosae besteht aus diffusem, lymphoretikulärem Bindegewebe. Stellenweise lagern sich die Lymphozyten zu Lymphknötchen zusammen (MICHEL und GUTTE, 1971). Bei vielen Vogelarten ist die Lamina propria mucosae mit kollagenen Fasern zu dem derben Stratum compactum verdichtet (CLARA, 1926 e).

Es schließt sich eng die innere Längsmuskelschicht, die Lamina muscularis mucosae, an, die auch Muskelfasern in die Falten und Zotten abgibt (CLARA, 1925). Die Lamina muscularis mucosae ist deutlich ausgeprägt. Die Fasern bilden weitgehend eine abgegrenzte Schicht längsverlaufender Muskelschichten (MICHEL und GUTTE, 1971).

Nur bei stärkeren Faltungen des Darmrohres ist eine Tela submucosa ausgebildet (CLARA, 1925). Hier liegen auch die meisten elastischen Fasern des Darmes (CLARA, 1926 e).

Nach außen folgt das Stratum circulare der Tunica muscularis. Dies ist stets die stärkste Muskelschicht. Sie bildet einen geschlossenen Ring, der nur von Blut- und Lymphgefäßen durchbrochen wird.

Das außen liegende Stratum longitudinale ist unterschiedlich stark ausgebildet. Zwischen allen drei Muskelschichten des Darmes liegen Ganglienzellen als Teile des Plexus submucosus bzw. myentericus (CLARA, 1925).

### **Zwölffingerdarm (Duodenum)**

Im Duodenum finden sich im Verhältnis zu den folgenden Darmabschnitten relativ wenige Becherzellen. Die Darmzotten sind hoch, schmal und spatel- bis fingerförmig. Die Fundusteile der Lieberkühnschen Drüsen sind im Duodenum stark gewunden und z. T. auch gegabelt. Die Lamina propria mucosae ist mit 15 - 30 µm relativ dünn (MICHEL und GUTTE, 1971).

### **Leerdarm (Jejunum)**

Im Jejunumepithel findet sich eine große Anzahl von Becherzellen. Die Darmzotten ähneln anfangs denen im Duodenum, werden zum Ende hin aber niedriger und breiter. Die Schlingelung und die Anzahl der Lieberkühnschen Krypten sind anfangs wie im Duodenum und nehmen zum Ende des Jejunum hin ab. Die Lamina propria mucosae nimmt zum Ende des Jejunum hin an Dicke zu (MICHEL und GUTTE, 1971).

### **Meckelsches Divertikel (Diverticulum vitelli)**

Das Meckelsche Divertikel hat bei Gänsen im Gegensatz zum Jejunum keine Zotten. Das enge Lumen ist mit einem einschichtigen Säulenepithel ausgekleidet. Darunter liegt eine große Zahl von Lymphfollikeln, zwischen die wenige Krypten eingebettet sind. Die sehr dünne Lamina muscularis mucosae besteht nur aus einer Ringmuskelschicht. Das Meckelsche Divertikel spielt vermutlich eine Rolle als lymphoides Organ (BESOLUK et al., 2001).

### **Hüftdarm (Ileum)**

Im Ileum ist die Zahl der Becherzellen etwas geringer als im Jejunum. Die Fundusteile der Lieberkühnschen Krypten sind nur wenig gewunden. Die Lamina propria mucosae hat eine Dicke von 30 - 60 µm (MICHEL und GUTTE, 1971).

### **Blinddärme (Caeca)**

Die Caeca tragen eine Zottenschleimhaut, in die die „Caecum-Mandel“ eingelagert ist (DONAT, 1987). Bei dieser Caecum-Mandel handelt es sich beim Huhn um zwei große Ansammlungen von lymphoidem Gewebe, die an der Verbindung von Caecum und Rectum liegen. Sie stellen das größte lymphoide Organ in Verbindung mit dem Verdauungstrakt des Vogels dar (GÓMEZ DEL MORAL et al., 1998). Die Follikel in den Blinddärmen werden auch schon von EBERTH (1861) beschrieben. Das Schleimhautepithel enthält die geringste



Anzahl von Becherzellen. Im Mittel- und Endabschnitt des Blinddarmes können sie sogar ganz fehlen. Die Lamina propria mucosae wird zur Spitze des Caecum hin immer dünner und ist durch die zahlreichen Anhäufungen von lymphoretikulärem Gewebe aufgelockert (MICHEL und GUTTE, 1971). Bei den Eulen sind die Blinddärme gut entwickelt, drüsenhaltig und frei von lymphatischem Gewebe. Bei den Greifvögeln sind sie dagegen klein, frei von Drüsen und mit lymphatischem Gewebe infiltriert (NAIK und DOMINIC, 1962).

### **Enddarm (Rectum)**

Häufig ist das Stratum longitudinale der Tunica muscularis zum Enddarm hin nicht vollkommen geschlossen, sondern besteht nur aus einzelnen Bändern oder Streifen (CLARA, 1925). Basalgekörrte Zellen sind im Epithel der Rectumschleimhaut häufiger als im Mitteldarm (CLARA, 1926 b).

### **Kloake (Cloaca)**

Das Coprodaeum ist mit Schleimhaut ausgekleidet, die der des Rectum entspricht. Im folgenden Urodaeum verschwinden die Schleimhautzotten allmählich und auch die Schleimhautkrypten kommen nur noch an wenigen Stellen vor. Das Urodaeum beginnt und endet mit je einer Ringfalte. Im dritten Abschnitt, dem Proctodaeum, wird die Rektalschleimhaut durch kutane Schleimhaut abgelöst (VOLLMERHAUS und SINOWATZ, 1992). In der Lamina propria mucosae der gesamten Kloake liegen große Mengen von lymphatischem Gewebe (HODGES, 1974).

### **Leber und Gallenblase (Hepar et Vesica fellea)**

Die Leber ist von einer Tunica serosa überzogen, die aus einem einfachen Plattenepithel und einer Lamina propria serosae besteht, welche wiederum durch eine sehr dünne Lamina subserosa mit der bindegewebigen Leberkapsel verbunden ist. Diese besteht aus lockerem Bindegewebe mit wenigen elastischen Fasern und einem lockeren Netz aus retikulären Fasern. Unter der Kapsel liegt eine Randzone des Leberparenchym, das durch die dichte Anordnung der Leberzellbalken kompakter ist, als das übrige Lebergewebe. Das interstitielle Bindegewebe bildet Glissonsche Dreiecke, in denen die Pfortaderäste, die Zweige der Arteriae hepaticae und die Gallengänge liegen. Die Pfortaderäste verzweigen sich zu dem venösen Wundernetz, das in den sinös erweiterten Maschenräumen zwischen den Leberzellbalken liegt. Die Endothelzellen bilden ein funktionelles Synzytium (FLECHSIG, 1964), in dem die Kupfferschen Sternzellen eingelagert sind. Es sind zackig geformte Zellen

mit ein oder zwei Kernen (KUPFFER, 1876). Es gibt bei ihnen zwei Zellformen: eine fibroblastische und eine Reticulumzelle mit Lymphozytenkern (PISCHINGER, 1954). Das gesamte Parenchym wird von einem feinen Gerüst aus Reticulinfasern durchzogen. Zwischen den Fasern liegen lichtmikroskopisch nicht sichtbare Spalten, die DISSEschen Räume (FLECHSIG, 1964). Anders als bei den Säugetieren ist bei Vögeln die Endothelschicht, die die Sinusoide auskleidet, gefenstert und nicht durchgehend (PURTON, 1969).

Die Leberbalken sind bei Vögeln artabhängig ein oder zwei Zellen dick, Mischformen kommen vor. Bei Säugetieren sind diese Leberbalken stets einzellig, was die Leber stabiler und effizienter macht (HICKEY und ELIAS, 1954). Die Leberzellen werden von einer Membran umhüllt (ARNOLD, 1908). Das Leberepithel umgibt die Gänge, die die interzellulären Gallenkanälchen bilden (CHODNIK, 1948). Sie werden bei der Taube von vier bis fünf Zellen gebildet (DAVID, 1961). Sie sind an Gallenganglängsschnitten rechteckig und an Querschnitten unregelmäßig dreieckig.

Der Kern der Leberzellen ist kugelig und chromatinarm. Auch zweikernige Zellen sind vorhanden. Die Gallenkapillaren gehen in Gallengänge über, die an kubischem Epithel mit Basalmembran zu erkennen sind. Die größeren Gallengänge besitzen ein Zylinderepithel (FLECHSIG, 1964).

An der Leberpforte verlassen zwei Gallengänge die Leber, von denen der eine als Ductus hepatoentericus direkt und der andere über die Gallenblase als Ductus choledochus in das Duodenum mündet.

Die Gallenblase ist von einer Tunica serosa bedeckt. Diese besteht aus groben Kollagenfasern durchsetzt mit wenigen elastischen Fasern. Die Muskelschichten der Gallenblasenwand können nur schwer in Längs- und Ringmuskelschichten unterteilt werden. Die äußere, rings oder schräg verlaufende Schicht ist konstanter und gibt Stränge in die Basis der zottenartigen Vorsprünge der Tunica mucosa ab. Die innere Längsmuskelschicht besteht meist nur aus großen Faserbündeln an der Basis der Schleimhautzotten. Die Lamina propria mucosae besteht aus Bindegewebe, das elastische Fasern und Muskelfasern enthält (HODGES, 1974). Sie bildet niedrige Falten, die Sekundärfalten besitzen (FLECHSIG, 1964). Im kontrahierten Zustand ist sie in zottenartige Vorsprünge gefaltet. Beim adulten Vogel sind starke Infiltrationen von lymphatischem Gewebe vorhanden. Die Lamina epithelialis der Gallenblasenschleimhaut ist ein einschichtiges, hochprismatisches Epithel mit großen, ovalen, basal liegenden Kernen (HODGES, 1974).

### **Bauchspeicheldrüse (Pankreas)**

Das Pankreas liegt zwischen den Doudenalschenkeln (BROMANN, 1937). Es ist von einer dünnen Kapsel umgeben (THEODOROU, 1994). Die Bauchspeicheldrüse ist eine gelappte, verzweigte tubuloazinäre Drüse. Die Gliederung des Pankreas in Läppchen ist durch den Mangel an Bindegewebe zwischen den Läppchen nur undeutlich. Diese dünnen interlobulären Septen verschmelzen an der Oberfläche der Drüse mit einer dünnen bindegewebigen Kapsel. Die ganze Drüse wird vom Peritoneum umgeben (HODGES, 1974).

Die Drüsen des exokrinen Teiles des Pankreas bestehen aus langen, anastomosierenden Tubuli (CLARA, 1924 b). An der Bildung der Tubuli beteiligen sich 6 bis 9 stumpfkegelige Zellen. Im Zytoplasma sind eine dunkle, basale, und eine helle, azidophil granulierte, lumenseitige Zone zu unterscheiden. Der Zellkern ist kugelig und besitzt meist ein Kernkörperchen. Es finden sich Infiltrate von Lymphozyten und lymphoiden Zellen sowie seltener pseudoeosinophile Granulozyten (FLECHSIG, 1964). Bei einigen Vogelarten liegen im Pankreas Lymphknötchen und Ganglienzellgruppen (FEDER, 1970). An die Drüsenendstücke schließen sich Schaltstücke mit plattem oder kubischem Epithel an, die in intrapankreatische Ausführungsgänge mit Zylinderepithel übergehen (FLECHSIG, 1964).

Die Pankreasinseln, der endokrine Teil des Pankreas, sind Haufen von hellen Epithelzellen, deren Form meist abgerundet ist, aber auch balkenartige oder unregelmäßige Formen kommen vor. Die Inseln sind von einer zarten, gitterartigen Kapsel (CLARA, 1924 a) und einem grobmaschigen Kapillarnetz umgeben. Sie liegen häufig in der Nähe von Ausführungsgängen (CLARA, 1924 b). Die Zellen der Inseln zeigen bei starker Vergrößerung eine feine Körnung des Zelleibes (CLARA, 1924 a). Es lassen sich je nach Affinität zu histologischen Farbstoffen und nach der Morphologie drei Zelltypen unterscheiden: A-Zellen, B-Zellen und eine dritte, nicht näher charakterisierte Art (FLECHSIG, 1964). Die A-Zellen bilden dunkle und die B-Zellen helle Inseln (FEHER und FANCSI, 1971). In den Inseln überwiegen entweder A- oder B-Zellen (PETER et al., 1970). Die dritte Zellart kommt stets nur einzeln in Verbindung mit B-Zellen vor. Innerhalb der Inseln kommen exokrine Drüsenendstücke vor (FLECHSIG, 1964).