

B. OTTOW

Biologische Anatomie
der Genitalorgane und
der Fortpflanzung der Säugetiere



VEB GUSTAV FISCHER VERLAG · JENA

Biologische Anatomie der Genitalorgane und der Fortpflanzung der Säugetiere

Von

Prof. Dr. med. B. OTTOW

Naturhistorisches Reichsmuseum, Wirbeltierabteilung
Stockholm
früher Friedrich-Wilhelm-Universität Berlin

Mit 140 Abbildungen im Text



VEB GUSTAV FISCHER VERLAG · JENA

1955

Alle Rechte vorbehalten

Printed in Germany

Copyright 1955 by VEB Gustav Fischer Verlag, Jena

Lizenznummer 261 215,8/55

Satz und Druck: (IV/26/14) Tribüne, Verlag und Druckereien des FDGB
Druckerei II, Naumburg (Saale), Auftr.-Nr. 1518

Vorwort

Die vorliegende Darstellung der Geschlechtsorgane der Säugetiere beabsichtigt nicht, eine bis in alle Einzelheiten gehende Übersicht unter Ausschöpfung der verstreuten, umfangreichen Literatur zu geben. In dieser Hinsicht kann der Leser an der Hand des beigegeführten Literaturverzeichnisses, das die hauptsächlich einschlägigen Arbeiten aufführt, sich gegebenenfalls selbst weiter orientieren. Der Zweck unserer Darlegung ist nur der, eine mehr allgemeine Übersicht zu vermitteln, die sich auf den entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen aufbaut und neben der Morphologie auch teilweise die biologischen Zusammenhänge aufzeigt.

Eine Darstellung dieser Art fehlte bisher in dem deutschen mammalogischen Schrifttum. Wohl findet sich in dem grundlegenden Handbuch von MAX WEBER (Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia. II. Aufl. Verlag Gustav Fischer, Jena, 1927) manches über die Genitalien. Doch konnte diese Organgruppe hier im Rahmen der Gesamtheit der Säugetiere nur in beschränktem Umfange berücksichtigt werden. Die Bearbeitung der Geschlechtsorgane der Säugetiere von A. v. d. BROEK im großen Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere von BOLK, GÖPPERT, KALLIUS und LUBOSCH, Band 6 (Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien, 1933) ist recht lückenhaft und unvollständig und somit kaum in der Lage, dem angestrebten Zweck gerecht zu werden. Es finden sich in diesem Handbuche einzelne Abschnitte (wie der über die accessorischen Geschlechtsdrüsen von U. GERHARDT), die umfassend sind, doch geben sie nur Teilausschnitte aus der Gesamtheit der Geschlechtsorgane.

Die mikroskopische Anatomie der Organe hat keine Berücksichtigung gefunden. Sie muß aus den entsprechenden Handbüchern oder Einzelarbeiten ersehen werden.

Es finden sich in der vorliegenden Darstellung gelegentlich Wiederholungen dessen, was schon an anderen Stellen erwähnt wurde. Das ergab sich aus der vielfachen Übereinstimmung der behandelten Fragen in den einzelnen Abschnitten des Buches, sowie bei den wechselnden Tiergruppen, dann aber auch aus dem Umstande, daß dem Leser nicht ein zu häufiges Zurückgreifen oder Suchen an anderen Textstellen zugemutet werden sollte.

So möge denn die vorliegende kurze Bearbeitung den Säugetierforschern und anderen Interessenten einen mehr allgemeinen Überblick über die Vielgestaltigkeit der Geschlechtsverhältnisse der Säugetiere geben. Die Abbildungen, ohne die eine Anatomie natür-

lich viel an Wert verliert, wurden teilweise durch Umzeichnungen von Bildern aus dem vorliegenden Schrifttum gewonnen, teilweise jedoch Werken des herausgebenden Verlages entnommen. Ihre Zahl durfte, aus heute noch maßgebenden ökonomischen Gründen, leider nicht allzu groß sein.

Zu besonderem Dank bin ich Herrn Prof. Dr. Hl. RENDAHL, Vorstand der Wirbeltierabteilung des Naturhistorischen Reichsmuseums in Stockholm, verpflichtet. Er hat mir in zuvorkommendester Weise die Möglichkeit geboten, unter Benutzung der Hilfsmittel des Museums diese Arbeit auszuführen.

Stockholm, im Sommer 1955.

Prof. Dr. B. OTTOW.

Biologische Anatomie der Genitalorgane
und der Fortpflanzung der Säugetiere

Inhaltsübersicht

Vorwort	V
Embryologie der Urogenitalorgane	4
Allgemeines über Bau und Funktion der Geschlechtsorgane	24
Bau und Funktion der Geschlechtsorgane bei den einzelnen Ordnungen der Säugetiere	72
Monotremata — Kloakentiere	72
Marsupialia — Beuteltiere	77
Insectivora — Insektenfresser	87
Dermoptera (Galeopithecidae) — Pelzflatterer	91
Chiroptera — Fledertiere	92
Pholidota (Edentata) — Schuppentiere	97
Xenarthra (Edentata) — Nebengelenker	99
Tubulidentata — Röhrenzähler	106
Rodentia (Glires) — Nagetiere	107
Carnivora (Fissipedia) — Terrestrische Raubtiere	112
Carnivora (Pinnipedia) — Aquatile Raubtiere	119
Cetacea — Wale	121
Sirenia — Sirenen	124
Elephantidae (Proboscidea) — Rüsseltiere	127
Hyracoidea — Klippschliefer	130
Artiodactyla — Paarhufer	131
Hippopotamidae — Flußpferde	132
Suidae — Schweine	133
Ruminantia — Wiederkäuer	135
Perissodactyla (Mesaxonia) — Unpaarhufer	139
Primates — Herrrentiere (Halbaffen und Affen)	143
Funktionell-anatomische Veränderungen der Genitalorgane im Zusammenhang mit Fortpflanzung, Trächtigkeit und Geburt	154
Literaturverzeichnis	186

Die Geschlechtsorgane der Säugetiere haben die Aufgabe, die Entwicklung des Nachwuchses geschützt im Inneren des mütterlichen Körpers und genährt durch ihn durchzuführen. Damit haben die Säugetiere ein Fortpflanzungsprinzip zur Anwendung gebracht, das im übrigen Tierreich erst nur gelegentlich und in mehr oder weniger wechselnder Art ausgebildet ist. Dieses in den mütterlichen Körper verlegte Fortpflanzungsgeschehen beherrscht die Organisation und damit natürlich auch die Funktionen der Genitalorgane der Säugetiere. Und das in beiden Geschlechtern.

Die Durchführung und die Dauer der Embryonalentwicklung und damit auch der inneren Brutpflege ist je nach dem Organisationsstande und dem geschlechtlichen Anpassungsgeschehen der Säugetiere in den einzelnen Ordnungen und Familien derselben eine wechselnde. Diese Unterschiede aber tragen keinen prinzipiellen Charakter, sie können jedoch graduell recht verschieden abgestuft sein. So gibt es Säugetiere, die die Embryonalentwicklung so weitgehend intrauterin durchführen, daß die Geburt erst erfolgt, wenn die Jungen den Zustand und die Fähigkeiten von vollendeten „Lagerflüchtern“ erreicht haben (Artiodactyla, Mesaxonia u. a.), um auf solche Weise den Gefahren ihrer Umwelt trotzen zu können, dann ist die innere Brutpflege abgekürzt und muß durch eine nachfolgende äußere Brutpflege (Nestbildung, Höhlenschutz u. a.) ergänzt werden (Insectivora, Rodentia, Carnivora u. a.). In eigenartiger und extremster Form ist dieser Zustand bei der Embryoparität der Marsupialia gegeben, wo eine ganz kurzdauernde Embryonalentwicklung im Uterus von einer langdauernden Brutpflege im Marsupium gefolgt ist. Wenn endlich bei den Monotremata noch eine Eiablage erfolgt, so ist auch dieser ovovivipare, offensichtlich altertümliche Spezialfall schließlich nur ein Vorläufer der inneren Brutpflege, die erreicht wird, sobald der Dotterreichtum der Eizelle und die Nährstoff- und Schalenbildung um dieselbe abgebaut wird, dafür aber Eihäute und eine Plazenta entwickelt werden. Einzelne Reptilienformen lassen erkennen, wie auf solche Weise eine Umstellung von der äußeren auf die innere Brutpflege möglich ist.

Die intrauterine Fortpflanzungsweise der Säugetiere erfordert zu ihrer Durchführung — wie auch sonst meist im Tierreich — einen Aufbau der Geschlechtsorgane in beiden Geschlechtern in drei morphologisch und funktionell charakterisierten Abschnitten. Der generative Bereich der Geschlechtsorgane ist in den Gonaden gegeben, die im weiblichen Geschlecht geschützt im Innern des Bauchraumes gelegen sind, beim männlichen aber die gleiche Lage haben oder nach außen hin verlagert sind. Der copulative Be-

reich muß nach Lage der Dinge dem Körperaußengebiet angeglichen sein. Diese beiden Abschnitte der Geschlechtsorgane verbindet untereinander der zuführende und abführende Bereich derselben, der sich im weiblichen Geschlecht zugleich teilweise zu dem Fruchthalter und Gebärorgan ausgestaltet.

Können die Geschlechtsorgane der Säugetiere in ihren baulichen Einzelheiten, wie in ihren funktionellen Sonderanpassungen bei den verschiedenen Ordnungen und Familien, sogar innerhalb derselben, wechselnd gestaltet sein, so ist doch ihr dreigeteiltes Grundprinzip überall gewahrt.

Ein richtiges Verständnis für den Bau und die Mannigfaltigkeiten aller dieser das Ganze formenden Einzelheiten der Geschlechtsorgane wird vor allem aus den Vorgängen ihrer Ontogenese gewonnen, die in manchem auch die Phylogenese zu erhellen in der Lage ist.

Gilt das eben Gesagte allgemein für alle Organe und Organsysteme des Säugetierkörpers, so gilt es doch in ganz besonderer Weise für die Genitalien. Werden so gut wie alle Organe des Säugetierorganismus auf einem gradlinigen, auf ihre Gestaltung ausgerichteten Entwicklungswege embryonal gebildet, so liegt bei den Geschlechtsorganen eine abweichende Entwicklungsrichtung vor. Sie ist eine doppelt ausgerichtete. Ein solcher Vorgang ist erforderlich, weil das System der Geschlechtsorgane in Bau und Funktion nicht einförmig, sondern verschiedenartig, männlich und weiblich, sein muß. Dieser doppelgeschlechtliche Bildungsweg wird erreicht, indem die Geschlechtsorgane sich anfangs undifferenziert, geschlechtlich noch nicht gesondert, anlegen, um dann erst die Richtung nach dem einen oder anderen Geschlecht einzuschlagen. Diesem gerichteten Entwicklungsgeschehen liegen vor allem genische Ursachen zugrunde. Es wird aber auch hormonal gesteuert und modifiziert. Die hormonalen Quellen, die hierbei wirksam sind, liegen nicht im mütterlichen Organismus, sondern in der Frucht selbst, in ihren eigenen Hormonbildungsstätten.

In den erwähnten Umständen — der anfänglichen geschlechtlich noch undifferenzierten Anlage der Geschlechtsorgane, wie der genischen und hormonalen Steuerung zu ihrer endgültigen Formung — ist die Möglichkeit gegeben, daß es auch bei den Säugetieren zu hermaphroditischen Bildungen in wechselnder Stärke und Lokalisation kommen kann. Diese aber können noch mehr, als das für den zweigeschlechtlichen Bau der Genitalien Geltung hat, nur auf Grund des Ablaufs des Embryonalgeschehens gedeutet und beurteilt werden.

Dann sind die Geschlechtsorgane als solche, sowohl in ihrer Entstehung als in ihrem Bau und ihrer Funktion, in vielem eng mit den Harnorganen verbunden. Man spricht daher mit Recht zusammenfassend von einem System der Urogenitalorgane. Bekanntlich ist dieser Zusammenhang im männlichen Geschlecht weitgehender, als wie im weiblichen, weil im ersteren nicht geringe Teile der Ausführungswege (Nebenhoden und Ductus deferentes) von der einen Organgruppe auf die andere übernommen werden, oder streckenweise funktionell zusammenfallen (Urethra masculina als Harn-

samenleiter). Doch auch viele weibliche Säugetierarten weisen im Bereiche ihres Sinus urogenitalis das gleiche Verhalten einer Organverbundenheit der Harnwege mit den Geschlechtswegen auf (Harnabfluß wie Copulations- und Geburtsgeschehen durch den Sinus urogenitalis oder das Vestibulum).

Um den allgemeinen Grundtypus im Bau der Fortpflanzungsorgane der Säugetiere seinem Wesen nach zu verstehen, ist es daher erforderlich, einführend auf die Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane einzugehen. Für den vorliegenden Zweck genügt es, dabei nur das Grundgeschehen darzulegen. Die jeweiligen Sonderbildungen im Bereiche der Geschlechtsorgane sind auf dieser Unterlage dann ohne weiteres verständlich.

Embryologie der Urogenitalorgane

Die embryonale Frühentwicklung, bei der auch die Anlage der Harngeschlechtsorgane erfolgt, ist bei vielen Säugetieren genügend erforscht. Besonders gilt das für domesticierte oder sonst leicht erreichbare sog. Laboratoriumstiere. Zahlreiche andere Säugetierformen sind aber embryologisch bisher erst in Gelegenheitsfunden und Einzelstadien, weniger in geschlossenen Entwicklungsreihen, bekannt. Das Säugetier aber, das hinsichtlich seiner gesamten Embryologie und damit auch hinsichtlich aller Bildungsvorgänge seiner Genitalien wirklich lückenlos durchforscht ist, ist (neben manchen Haustieren) vor allem der Mensch.

Unter diesen Umständen, aber weil es auch kaum zweckmäßig erscheint etwa die Maus, das Kaninchen, das Opossum oder andere Einzelarten als beispielhafte Typen für den Verlauf der embryonalen Genitalentwicklung der Säugetiere herauszustellen, soll die nachfolgende kurze Darstellung dieser Verhältnisse sich vornehmlich auf den Menschen beziehen. Nebenbei werden auch Hinweise auf die gleichen Vorgänge bei anderen Säugetierformen eingeschaltet. Mit dieser Wahl des Menschen ist natürlich nicht gesagt, daß gerade nur er in der embryonalen Entwicklung der Geschlechtsorgane richtungsweisend sei. Es ist selbstverständlich, daß mehr oder weniger jede besondere Säugetierform auch hier ihre Eigenheiten hat, ebenso wie das in dem ausgebildeten Zustande ihrer Organe zum Ausdruck kommt. Aus den menschlichen Entwicklungsverhältnissen als hier gewähltem Grundtypus läßt sich aber *mutatis mutandis* auch auf die entsprechenden Vorgänge bei anderen Säugetieren schließen.

Die Embryonalentwicklung der Urogenitalorgane der Säugetiere verläuft, wie schon erwähnt, in zwei Phasen — der anfänglichen undifferenzierten noch bisexuellen Anlage und der sich aus ihr herausbildenden Aufteilung in männlicher und weiblicher Richtung. Diese Differenzierung erfolgt so, daß mit dem Ausbau der jeweiligen spezifischen Geschlechtseigentümlichkeiten auch Anlagen für das andere Geschlecht in wechselnd rudimentärem Zustande zurückbleiben und in diesen ihren Restbeständen dann meist dauernd nachweisbar sind.

Die Entstehung der Urogenitalien beginnt, abgesehen von den Gonadenanlagen, zeitlich mit der Anlage der primitiven und nicht zu endgültiger Sekretionsfunktion gelangenden Harnorganen. Es sei denn, man wertet die noch hypothetische Keimbahn der Urogeschlechtszellen als den Beginn aller Genitalentwicklung.

Man muß bei den Harnorganen drei Stufen in ihrer Ausbildung unterscheiden. Diese sind nicht nur zeitlich nach einander angeordnet, sondern greifen in ihrer Ausgestaltung auch so ineinander, daß Teile der vorausgegangenen Formationen bei ihrer Rückbildung von den nachfolgenden übernommen werden, oder ihnen als Ausgangsmaterial für die erforderlichen Neuanlagen dienen. Diese drei Stufen sind die Vor- oder Kopfnieren (Pronephros), die Urnieren (Mesonephros) und die endgültige Nachnieren (Metanephros) mit den ihnen zugehörigen Ableitungswegen (Vor-Urnierengänge oder WOLFFsche Gänge und die endgültigen Harnleiter).

Bei den niederen Wirbeltieren bis zu den Knochenfischen werden nur Vornieren gebildet. Sie sind hier die dauernden Sekretionsorgane. Bei den Knorpelfischen und Amphibien sezernieren die Vornieren nur im Larvenstadium, um dann durch die in diesen Gruppen bleibenden Urnieren abgelöst zu werden. Zur Anlage und Ausbildung von Nachnieren kommt es hier somit noch nicht. Die höheren Wirbeltiere dagegen (Amnioten) haben Vornieren nur noch als frühembryonale, rudimentäre Gebilde, während die Urnieren bei ihnen gut ausgebildet und auch ausscheidend die jüngere Embryonalzeit beherrschen, um dann aber in den folgenden Embryonalstadien und für das spätere Leben endgültig den Nachnieren Platz zu machen. Es werden somit bei allen Säugetieren, einschließlich dem Menschen, drei Generationen von Nierenpaaren gebildet, wobei die zwei ersten ganz oder größtenteils wieder abgebaut werden und nur die Nachnieren als endgültige Sekretionsorgane bestehen bleiben (Abb. 1).

Bildungsmäßig und topographisch sind alle Nierenanlagen auf die Ursegmentstiele und die aus ihrem Zellmaterial hervorgehenden nephrogenen Gewebsstränge zurückzuführen. Dabei ist eine Verschiebung der folgenden Nierenanlagen in ihrer Entstehung gegenüber den vorausgegangenen kaudalwärts im Körper festzustellen. Die Vornieren werden bei allen Säugetieren im hinteren Kopf- und vorderen Rumpfabschnitt angelegt — daher auch Kopfnieren genannt —, die Urnieren reichen mit ihren kranialen Teilen in den

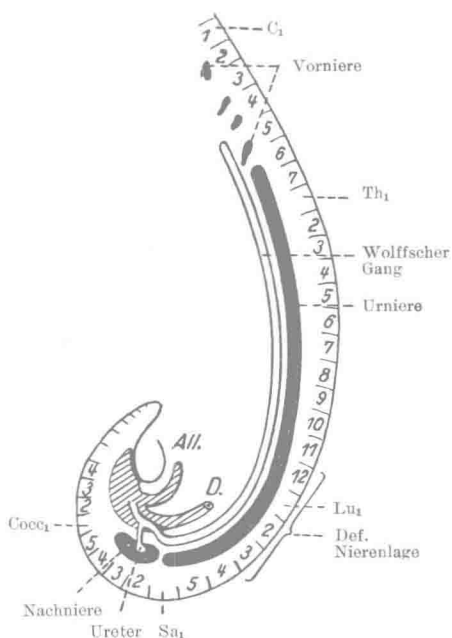


Abb. 1. Schema von Vorniere, Urnieren und Nachnieren mit ihren Beziehungen zu den Ursegmenten, auf Grund ihrer Lage bei menschlichen Keimlingen. All. Allantoisgang; D. Darm; C₁, Th₁, Lu₁, Sa₁, Cocc₁ die ersten Segmente der betreffenden Rumpfabschnitte (nach GROSSER).

Bereich der Vornieren, liegen aber sonst vorwiegend im Brust- und Lendengebiet, während die Nachnieren hinsichtlich ihres ausscheidenden Parenchyms aus Geweben der Sakralsegmente hervorgehen.

Die somit stammesgeschichtlich verständlich werdenden Fröh-nierenanlagen (Vor- und Urnieren) haben — darin liegt ihre genitale Bedeutung für die höheren Wirbeltiere und mit ihnen für die Säugetiere — keine sekretorische Aufgaben mehr, dagegen aber eine nahe Verbindung mit den Geschlechtsorganen. Im Nierenbereiche entstehen nicht nur die Keimdrüsenanlagen, sondern auch die Ausführungsgänge der Urnieren (WOLFF'sche Gänge), die ihrerseits wieder auf die Vornierengänge zurückgehen. Sie werden im männlichen Geschlecht zu den samenabführenden Wegen (Epididymis, Ductus deferens), während sie im weiblichen Geschlecht weitgehend rückgebildet werden und nur noch in funktionslosen Rudimenten nachweisbar sind. Daß aus den kaudalen Abschnitten der WOLFF'schen Gänge auch die Ureter — Nachnierenknospen hervorsprossen, weist zugleich neben einer gewissen Parenchymverwandtschaft zwischen den Urnieren und den Nachnieren in besonderer Weise auf die genetischen Beziehungen zwischen diesen beiden Organanlagen hin. Die Ur- und Nachnieren sind somit unter sich entwicklungsgeschichtlich intimer verbunden, als das die Urnieren mit den Vornieren sind, die allerdings untereinander auch eine Parenchymerührung und Ganggemeinschaft haben.

Die Vornieren nehmen bei menschlichen Embryonen von 1,7 bis 2,5 mm Länge in segmentaler Anordnung von den Ursegmentstielen vorwiegend der Cervicalregion ihren Ursprung. Bei den übrigen Säugetieren erfolgt das in gleich frühen Embryonalstadien. Die Anlagen bestehen in der Bildung von Kanälchen (Nephronen), die aber stets nur in geringer Zahl auftreten. Bei Tachyglossus (Echidna) sind es ungefähr 8, bei den Marsupialia 14—16 und beim Menschen etwa 4. Man kann somit auch noch innerhalb der aufsteigenden Säugetierreihe eine zunehmende Rückbildungstendenz bei diesen rudimentären Organen erkennen. Die einzelnen Vornierenkanälchen wachsen in dorsolateraler Richtung aus, biegen dann kaudalwärts um und vereinigen sich untereinander zu einem zusammenhängenden Abführungsgang. Dieser wächst der Kloakenanlage entgegen. Zu einer sekretorischen Tätigkeit kommen die Vornieren bei den Säugetieren, wie gesagt, nicht. Ihre Bedeutung liegt allein darin, daß sie die Grundlage für die Vornierengänge abgeben, die dann anschließend von den Urnieren als WOLFF'sche Gänge übernommen werden. Die Nephronen der Vornieren werden schon sehr frühzeitig wieder abgebaut, beim Menschen bei Embryonen von etwa 5 mm Länge. Untersuchungen über die Vornieren bei Säugetieren liegen vor bei Tachyglossus (KEIBEL, 1904), Marsupialiern (BUCHANAN und FRASER, 1919), Kaninchen, Ratten, Fledermäusen, Maulwurf, Katzen u. a.

Die Urnieren sind gegenüber den Vornieren bei allen Säugetierembryonen schon bedeutungsvollere und damit zugleich wesentlich besser ausgebildete Organe. Ihre Nephronen entstehen kaudalwärts von den Vornieren im Bereiche der thoracalen und lumbalen Körpersegmente aus dem nephrogenen Stranggewebe. Sie sind nicht

mehr segmental angeordnet, denn dazu ist die Zahl ihrer Nephronen bereits zu zahlreich. Der Bau der einzelnen Urnierenkanälchen zeigt eine besonders gewundene Konfiguration, dabei treten sie in engsten funktionellen Kontakt mit reichlich durchströmten Gefäßschlingen. In dieser Weise entstehen ihre Glomeruli, die den Sekretionsvorgang übernehmen. Die Urnierennephrone münden in die von den Vornieren gebildeten Ausführungsgänge, die damit zu den Urnieren- oder WOLFF'schen Gängen werden. Durch kaudalwärts fortschreitendes Wachstum erlangen diese Gänge Anschluß an die Kloakenanlage oder den Sinus urogenitalis, in den sie sich öffnen.

Experimentell durch Farbstoffinjektionen bei Säugetierembryonen kann festgestellt werden, daß die Urnieren bereits ausscheidende Funktionen haben (GERSH, 1937). Ihr Sekret wird durch das Vorstadium des Sinus urogenitalis in die Allantois abgeleitet. Nicht oder kaum funktionieren sollen die Urnieren bei Rattenembryonen, nur gering bei Keimlingen von Kaninchen, reichlicher dagegen bei solchen vom Schwein, Schaf, der Katze und dem Menschen. Diese Unterschiede in der Funktion der Urnieren werden mit dem jeweiligen Ausbildungsgrade des unteren Hohlvenensystems als ihrem Durchblutungsbereich in Verbindung gebracht (BUTLER, 1927). Bei den Beuteltungen der Marsupialia secernieren die zu relativ großen Organen auswachsenden Urnieren noch während des Beuteldaseins und zwar zeitweise angeblich gleichzeitig mit den Nachnieren. Dieser anfängliche Doppelzustand steht hier offenbar in Zusammenhang mit der Embryoparität und der zugleich früh einsetzenden Milchernährung im Beutel.

Auch die Urnieren sind in ihrem Auftreten an frühe Embryonalstadien gebunden. Beim Kaninchen ist der Embryo in dieser Zeit etwa 5 mm lang, beim Menschen etwa 3 mm lang, das Schwein hat hierbei 10—11, der Hund 16—20 ausgebildete Ursegmente. Bei den übrigen Säugetieren sind die embryonalen Verhältnisse wohl annähernd die gleichen. In ihren kranialen und kaudalen Bezirken bilden sich die Urnieren im Laufe der Embryonalentwicklung teils völlig, teils mehr oder weniger zurück. Dabei treten sie mit ihren mittleren Teilen (Epigenitalis) in den ausscheidenden Dienst der männlichen Keimdrüsen (Nebenhoden). Auch diese Verhältnisse sind bei den einzelnen Säugetierarten wechselnd, indem eine unterschiedliche Zahl von Urnierenkanälchen das verbindende Kanalsystem der Nebenhoden zu den Samenleitern aufbaut. Diese Mittelabschnitte der Urnieren werden im weiblichen Geschlecht zu bedeutungslosen Restgebilden (Epoophoron), die in dem die Eierstöcke, die Tuben und die hintere Leibeswand untereinander verknüpfenden Bandapparate gelegen sind. Die kaudalen Überreste der Urnieren (Paragenitalis) bleiben ebenfalls funktionslos bei beiden Geschlechtern nachweisbar (Appendix epididymis auch Paradidymis und Paroophoron).

Die WOLFF'schen Gänge der Urnieren werden im männlichen Geschlechte zu den Samenleitern, im weiblichen jedoch weitgehend rudimentär. Ihre Reste sind dann als sog. GARTNER'sche Gänge in den seitlichen Gebieten des Uterus und der Vagina zu finden. Aber auch hier gibt es zahlreiche Varianten bei den verschiedenen Säugetiergruppen.

Die Ureter-Nierenknospen sprossen endlich bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise aus dem kloakennahen Endgebiete der Wolffschen Gänge hervor. Sie sind das Bildungsmaterial nicht nur für die bleibenden Harnleiter, sondern auch für das Sammelröhrensystem der Nachnieren, während deren sekretorisches Parenchym sich aus dem kaudalen Bestande des nephrogenen Blastems, geradezu induziert durch die ihm entgegenwachsenden Ureterknospen, herausentwickelt. Diese beiden Bestandteile verschmelzen somit zu einheitlichen Organen, den Nachnieren, die daher doppelten Ursprungs sind. Durch spätere Wachstumsvorgänge am kaudalen Körperende der Embryonen werden die Nachnieren aus ihrer ursprünglichen sakralen Lage meist mehr kranialwärts verlagert (Abb. 2).

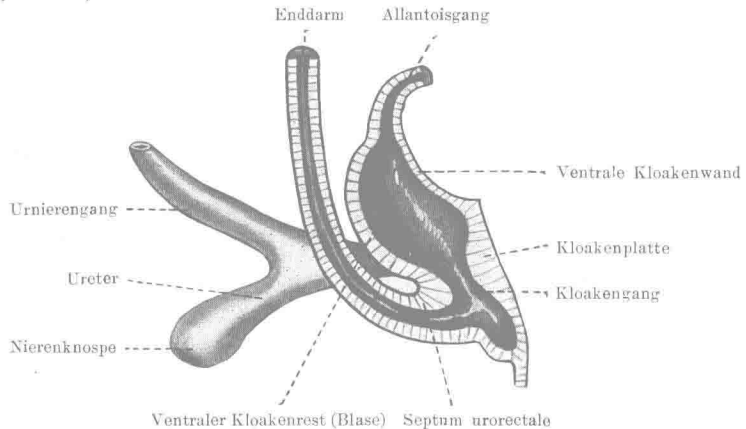


Abb. 2. Enddarm, Urnierengang, Nierenknospe und Harnblase eines 7mm langen menschlichen Embryos (nach FELIX).

Komplizierte, in ihren Einzelheiten schwer analysierbare Wachstums- und Verlagerungsvorgänge im Bereiche der Mündung der Wolffschen Gänge in den Sinus urogenitalis und damit auch im Gebiet der Ureterknospen führen dazu, daß im Laufe der fortschreitenden Entwicklung die beiden genannten Gangpaare (Ductus deferentes und Ureteren) sich nicht nur von einander trennen, sondern auch in verschiedenen Gebieten münden — die Harnleiter in die inzwischen abgegrenzte Harnblase, die Samenleiter in den pelvinen Abschnitt der Harnröhre. In den Einzelheiten dieser Vorgänge bestehen merkliche Unterschiede zwischen den Monotremen, Marsupialia und den übrigen Säugetieren, auf die später noch einzugehen sein wird.

Die embryonale Anlage und Ausbildung der Geschlechtsorgane, auf die nun einzugehen ist, befindet sich mit den Harnorganen nicht nur in enger zeitlicher und topographischer, sondern auch systembildender Verknüpfung. Das ist aus dem nebenstehenden Schema (Abb. 3) zu ersehen, das diese Verhältnisse in phylogenetischer Vorstellung eines allerdings hypothetischen Urstadiums zur Darstellung bringt. Die linke Hälfte des Schemas zeigt, wie die

nierenartige Sekretion und die primitive Ausstoßung der Geschlechtsprodukte anfangs noch die gleichen Abfuhrwege benutzen und wie dann nachfolgend (rechts) die organmäßige Trennung dieser Funktionen sich einleitet.

Die Abb. 4a—c veranschaulichen die Ausbildung der Urogenitalorgane für beide Geschlechter aus dem noch indifferenten Ausgangsstadium.

Die Anlage der Keimdrüse erfolgt in beiden Geschlechtern im gleichen Bereiche, indem an den medialen Abschnitten der Urnierenwülste das sie bedeckende Cölomepithel in craniokaudaler Ausdehnung eine mehrschichtige und vor allem großzellige Beschaffenheit annimmt. Aus diesen als Keimepithel bezeichneten Zellformationen und dem darunter gelegenen stromatogenen Gewebe, das sich zu den Keimfalten auswächst, entstehen die Gonaden. Sie haben im Beginn ihrer Entwicklung noch einen indifferenten nicht geschlechtsverschiedenen Charakter. Das betrifft sowohl ihre Zellformationen als auch ihre Form. Die

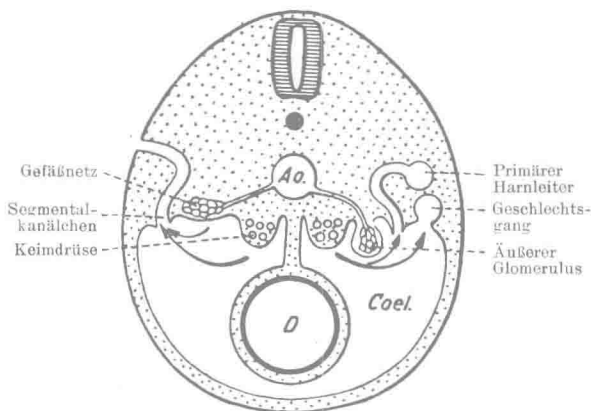


Abb. 3. Schema der ersten Anlage des Urogenitalsystems und seiner Ableitungswege. Linke Hälfte: Hypothetisches Urstadium mit Entleerung von Harn und Geschlechtsprodukten durch segmentale Kanälchen; Gefäßnetz an der dorsalen Cölomwand (in der Nähe der Aorta) als Vorläufer eines Glomerulus. Rechte Hälfte: Äußerer (intrapertitonealer) Glomerulus; Harn- und Geschlechtsgang gesondert. Ao. Aorta; Coel. Coelom; D Darm (nach Grossen).

cranialen Abschnitte dieser anfänglichen Gonadananlagen bilden sich, ebenso wie das bei den Urnieren der Fall ist, bald wieder zurück. Somit sind nur die mediokaudalen Bezirke der Keimleisten das Ausgangsgebiet für die Hoden und Ovarien.

Mit der Ausgestaltung dieser noch undifferenzierten Gonadananlagen zu den Hoden (bei menschlichen Embryonen von etwa 12 bis 15 mm Länge und bei anderen Säugetieren in gleich frühen Entwicklungsstadien) bilden sich im Stroma unterhalb des Keimepithels annähernd radiär angeordnete Zellstränge in wechselnder Menge und Mächtigkeit (Hodenstränge). Ihre Herleitung durch Sprossung vom Keimepithel oder durch Differenzierung des Gonadenstromas ist noch nicht einwandfrei geklärt. Beide Auffassungen werden vertreten, doch hat die erstere wohl mehr für sich. Die Hodenstränge höhlen sich später zu Kanälchen aus (Tubuli contorti), die mit mehrschichtigem Epithel bestanden sind und durch bindegewebige Septula voneinander abgegrenzt werden. Dadurch entstehen die Lobuli testis als Kanälchenaufknäuelungen, die sich im

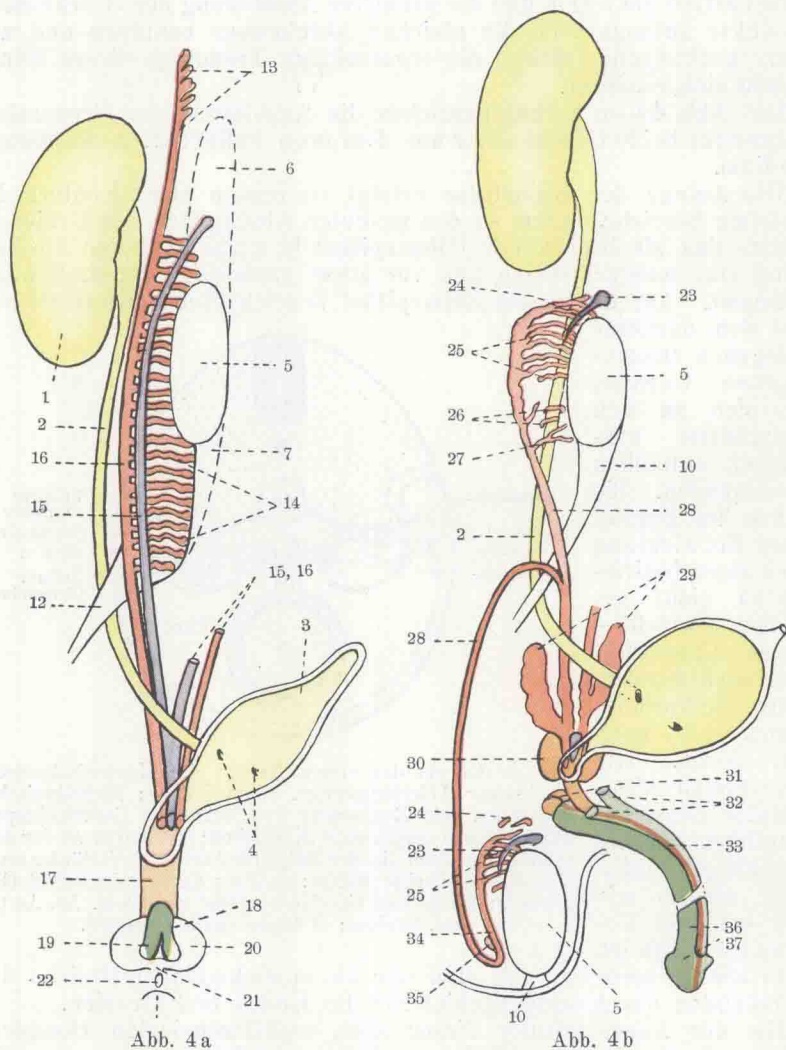


Abb. 4 a, b, c. Schematische Darstellung der Ausbildung der Genitalorgane beim höheren Säugetier (Mensch).

a: Indifferentes Ausgangsstadium; b: Männliche Genitalien mit Descensus testiculorum; c: Weibliche Genitalien mit unvollständigem Descensus ovariorum (nach H. BRAUS).

Gelb: Harnorgane. Rot: Vor-Urnierenanlage mit WOLFFSchem Gang (= Ductus deferens), Nebenhoden und Samenblasen. Blau: MÜLLERScher Gang (Tuben, Uterus, Vagina, Utriculus masculinus und Appendix testis). Braun: Canalis urogenitalis (Prostata, Urethraldrüsen, Urethra masculina, Introitus vaginae mit Drüsen). Grün: Genitale Schwellkörper.

1. Niere; 2. Ureter; 3. Harnblase; 4. Uretermündungen; 5. Keimdrüsen (Hoden und Ovarium); 6. Kranialer Anteil der Genitalleiste (später Keimdrüsen-Zwerchfellband);