



## I. Einleitung

„Blut ist ein besonderer Saft.“ Dieser Satz aus GOETHES „Faust“ verleiht dem Blut nicht nur in der Mystik einen bedeutenden Stellenwert. Blut spielt in der vergleichenden Physiologie, besonders bei den stoffwechselaktiven Endothermen und dort vor allem für die Homöostase und für Transportvorgänge, eine entscheidende Rolle. Blut ist zudem in vielen Krankheitsprozessen als Abwehrorgan aber auch als selbst betroffenes Organ involviert. Blut enthält alle wichtigen Lebensstoffe und ist deshalb für viele Organismen, nicht zuletzt auch für den Menschen (z.B. Blutwurst), ein wichtiges, oft ausschließliches Nahrungsmittel (z.B. Blutegel und viele andere Parasiten). Blut besteht aus zwei einfach zu definierenden Bestandteilen: Dem Plasma, das eine wässrige Lösung bzw. Suspension verschiedenster Inhaltsstoffe darstellt (z.B. Eiweiße, Ionen, Hormone, Glukose, Fettsäuren etc.), sowie dem Hämatokrit, der die unlöslichen Blutzellen (Erythrozyten, Thrombozyten, Leukozyten) enthält. Die Lymphe stellt ein Filtrat des Vollblutes dar, dem im Wesentlichen die roten Blutkörperchen fehlen. In weiten Bereichen fließt Lymphe in einem eigenen Gefäßsystem.

Das Organ „Blut“ wird als flüssiges, mesenchymales Gewebe (aus dem 3. Keimblatt, dem Mesoderm stammend) definiert. Bei Vögeln – wie bei allen Vertebraten (aber auch bei Anneliden, Nemertinen, Cephalopoden) – fließt das Blut im überwiegenden Teil in einem geschlossenen Gefäßsystem, bei dem die innere Gefäßwand (das Endothel) die Begrenzung zum umliegenden Gewebe bildet. Bereiche ohne Endothelabgrenzung heißen Blutlakunen (häufig z.B. in der Leber) und Blutsinus. Hier kann das Blut („offen“) in direkten Kontakt mit dem umliegenden Gewebe und interzellulären Räumen treten. Entwicklungsgeschichtlich betrachtet stellt das Lumen der Blutgefäße die primäre Leibeshöhle (ursprünglich der Raum zwischen Ektoderm und Entoderm) dar.

Das Blut ist somit verständlicherweise ein interessanter Faktor, der – wie bereits oben erwähnt – in seiner variablen Zusammensetzung ein wichtiger physiologischer Parameter ist, der zu intra- und interspezifischen Untersuchungen in verschiedenen Bereichen der Biologie herangezogen werden kann: Dazu gehören u.a. evolutive und adaptive Anpassungsvorgänge an exogene und endogene Faktoren wie Jahreszeit, Tageszeit (tages- und jahresperiodische Rhythmen), Lebensraum (mit den Faktoren Umgebungstemperatur, Ernährung, Wasserversorgung, Lichtverhältnisse etc.), Allometrie (Massenabhängigkeit), Geschlecht, Hormone, Aktivität, Altern (Gerontologie), Jugendentwicklung (Ontogenese) sowie Aspekte von Krankheiten und Parasitismus. Die erhaltenen Daten erlauben nicht nur interspezifische evolutionsrelevante Vergleiche bei Vögeln mit anderen systematischen Einheiten wie Säuger, Reptilien und Amphibien. Über das Blut lassen sich gentechnisch auch relativ einfach Verwandtschaftsbeziehungen sowie systematische und phylo-genetische Aspekte aufklären. In unserer nachfolgenden Übersicht wollen wir auf alle o.g. Aspekte im Detail eingehen. Auch das Heranziehen von Blutparametern als ein diagnostisches Mittel und als Beobachtungsstandpunkt zum Gesundheitszustand von Vögeln ist weitläufig anerkannt.

In der praktisch-angewandten, vor allem in der veterinärmedizinischen Umsetzung ist die Kenntnis dieser Parameter deshalb in Zuchtprogrammen von Nutztieren und bei der medizinischen Versorgung nicht nur bedrohter Tierarten von essentieller Bedeutung. Besonders im Hinblick auf die optimierte Fleisch- und Eiproduktion steht sie in vielfältiger Hinsicht im steten Fokus von Geflügelhaltern (Gänse, Enten, Hühner, Puten, Wachteln), während seine „natürlichen“ Aspekte an wild lebenden Vögeln meist sehr spärlich untersucht worden sind. Als Beispiel aus der aktuellen Grundlagenfor-



schung wird in unserer Übersicht gezeigt, wie man über altersabhängige Bestimmung der Laktat-Dehydrogenase (LDH) zeigen kann, wie sich die molekulare Zusammensetzung der Flugmuskulatur bei Tauben mit dem Alter ändert und wann diese ihre maximale Leistung erreichen und wie lange sie aufrecht erhalten werden kann (↑Kap. 5). Gezeigt wird auch, worin sich z.B. Männchen und Weibchen in verschiedenen Blut-Parametern *per se* unterscheiden und welche Bedeutung dies hat (↑Kap. 3 und 4).

Trotz des breit gefächerten Einsatzgebietes gibt es erstaunlicherweise bis heute nur wenige zusammenfassende Referenzdaten zur Blut- bzw. Serums-Zusammensetzung bei Vögeln. Die vorliegenden Daten sind oft schwer zu vergleichen, da sehr oft keine bzw. nur wenige Angaben zu den Methoden der Blut-Entnahme, der Blut-Aufbereitung und der Blut-Untersuchung gemacht wurden (vgl. z.B. POLO et al. 1998). Das zeigt auch unsere Arbeit, in der die z.T. extrem voneinander abweichenden Daten (je nach Autor) dargestellt werden. Doch Voraussetzung für die Nutzung und Aussagekraft von Blutparametern in der klinischen Diagnostik ist die Messung dieser Parameter am gesunden und unbeeinflussten Tier (z.B. VAN HEERDEN et al. 1985). So hat man (als Beispiel) zahlreiche Daten über die geschlechts- und jahreszeitlich bedingte Variabilität des aviären Blutes sowie des umweltbedingten Einflusses verschiedener Klimate und Reproduktionszyklen. Leider werden jedoch die Referenzwerte in Bezug auf diese genannten Faktoren teilweise zu stark gesplittet, was die klinische und biologische Nutzung der publizierten aviären Blut-Parameter manchmal sehr stark einschränkt (vgl. SCOPE, SCHWENDENWEIN & GABLER 2002). In der folgenden Übersicht wollen wir daher nicht nur eine Zusammenfassung aller bisher publizierten Daten über Vogelblut – aufgeteilt in seine Fest- und Plasma-Bestandteile (ohne Hormone, die im Blut zu finden sind) – geben, sondern wir haben selbst die Blut-Zusammensetzung einer Vielzahl von Vögeln (26 verschiedene Arten) aus sehr unterschiedlichen Ordnungen (Anatiformes, Columbiformes, Coliiformes, Passeriformes, Phasianiformes, Strigiformes, Accipitriformes) unter standardisierten Bedingungen gemessen, um die oben erwähnten Vergleichsprobleme zu minimieren und die Daten-Basis zu erhöhen. Viele dieser Daten sind bisher nicht publiziert worden.

Ergänzend muss angemerkt werden, dass wir nicht nur eine generelle Zusammenfassung der Blutdaten von Vögeln als reine Datenliste liefern wollen, sondern diese auch in ihre physiologische Relevanz setzen. Dabei werden die endogenen und exogenen Faktoren, die das Blut in seiner Zusammensetzung beeinflussen können, ebenso berücksichtigt, wie der Vergleich der aviären Blutparameter mit denen der Säugern und Reptilien. Es werden zahlreiche, bisher nicht publizierte und bekannte Fakten dargelegt, die aufgrund ihrer rein deskriptiven Fülle i.d.R. keinen Platz in originalen Zeitschriftenpublikationen finden würden.

Das Buch haben wir für folgende Zielgruppen geschrieben: Tiermediziner finden eine Fülle von Basisdaten zur aviären Hämatologie inklusive Krankheiten und Parasiten. Es ist auch als Informationsbasis für (tier-)medizinisch arbeitende Wissenschaftler, wie auch für Biologen/Zoologen allgemein, sowie für Studierende dieser Fachrichtungen gedacht, die sich einen allgemeinen Überblick über das Vogelblut beschaffen wollen. Last but not least ist es auch für den interessierten Ornithologen gedacht, der sich intensiver über die Struktur und Funktion des Vogelblutes informieren will.

Wir hoffen, dass wir den vielfältigen Ansprüchen dieser breiten Leserschaft einigermaßen gerecht werden. In diesem Zusammenhang muss erwähnt werden, dass alle vorgelegten Daten nach bestem Wissen und Gewissen erhoben und dargestellt werden. Ein Anspruch auf Vollständigkeit und/oder Fehlerfreiheit kann aber nicht garan-



tiert werden und so ist es selbstverständlich, dass alle Daten ohne Gewähr anzusehen sind.

Die Autoren im Sommer 2012

Hinweis zu den Abbildungen:

Einige der Abbildungen (vor allem im Kapitel 6, Blutparasiten) sind in der Qualität z.T. nicht optimal.

Sie sind dem Internet entnommen, eine bessere Auflösung war nicht verfügbar. Da aber auch keine anderen (besseren) Quellen verfügbar waren, wurden sie dennoch übernommen, um eine möglichst umfassende Darstellung zu gewährleisten.

Die Quellenangaben für die Abbildungen sind im eigenen Kapitel 9 detailliert aufgelistet.

Umschlag: Klaus Grommet

Foto Rückseite: Uwe Dettmar



## II. IES –System, Einheiten, Abkürzungen, Umrechnungsfaktoren

In der vorliegenden Arbeit erfolgen alle Dimensionen, Einheiten, Zahlenangaben und Schreibweisen einheitlich entsprechend den Vorgaben des "Internationale Einheitensystem" (SI, *Système international d'unités*). Dieses Vorgehen ist leider in vielen Büchern nicht üblich, obwohl es „zwingend“ vorgeschrieben ist.

### Logarithmus-Schreibweisen

Der allgemeine Begriff "Logarithmus" mit der Schreibweise "log" kennzeichnet eine Hochzahl zu einer beliebigen Basis, die tief gesetzt angegeben wird. Ist die Basis 10, spricht man vom "Zehner-Logarithmus". Er hat die Schreibweise "lg" ( $\log_{10} = \lg$ ). Ist die Basis die Zahl "e", handelt es sich um den "natürlichen Logarithmus" mit der Schreibweise "ln" ( $\log_e = \ln$ ).

### Umrechnungsfaktoren

#### klinisch-chemische Parameter

Parameter	alte Einheit	Umrechnungsfaktor in SI-Einheit	SI	Umrechnungsfaktor in alte Einheit
Bilirubin	mg/dl	17,104	$\mu\text{mol/L}$	0,0585
Cholesterin	g/dL	0,0259	mmol/L	38,664
Gesamt-Eiweiß	g/dL	10	g/L	0,1
Albumin	g/dL	144,9	$\mu\text{mol/L}$	0,0069
Fibrinogen	mg/dL	0,01	g/L	100
Glukose	mg/dL	0,0555	mmol/L	18,016
Harnstoff	mg/dL	0,1665	mmol/l	6,0060
Harnstoff-N(BUN)	mg/dL	0,3561	mmol/l	2,8080
Harnsäure	mg/dL	59,48	$\mu\text{mol/L}$	0,0168
Kreatinin	mg/dL	88,402	$\mu\text{mol/L}$	0,0113
Laktat	mg/dL	0,111	mmol/l	9,0080
Triglyceride	mg/dL	0,0114	mmol/l	87,500
Magnesium	mg/dL	0,4113	mmol/l	2.4312
Kalium	mg/dL	0,2557	mmol/l	3,9102
Natrium	mg/dL	0,4350	mmol/l	2,2989
Calcium	mg/dL	0,2495	mmol/l	4,0080
Chlorid	mg/dL	0,2821	mmol/l	3,5453
Eisen	$\mu\text{g/dL}$	0,1791	$\mu\text{mol/L}$	5,5847
Kupfer	$\mu\text{g/dL}$	0,1574	$\mu\text{mol/L}$	6,3532
Phosphat	mg/dL	0,3229	mmol/l	3,0974
Zink	$\mu\text{g/dL}$	0,1530	$\mu\text{mol/L}$	6,5370

#### Blutparameter

Parameter	alte Einheit	Umrechnungsfaktor in SI-Einheit	SI	Umrechnungsfaktor in alte Einheit
Erythrozyten	Mio/ $\mu\text{L}$	1	T/L ( $=10^{12}/\text{L}$ )	1
Hämatokrit	%	0,01	L/L	100
Hämoglobin	g/dL	10	g/L	0,1
Leukozyten	1/ $\mu\text{L}$	0,001	G/L ( $=10^9/\text{L}$ )	1000
Thrombozyten	1/mL	0,001	G/L ( $=10^9/\text{L}$ )	1000
Retikulozyten	%o	0,001	L	1000



## Abkürzungen

A	Alter in Jahren
Abb.	Abbildung
ADP	Adenosin-Di-Phosphat
AP	Alkalische Phosphatase
ALT	Alanin-Amino-Transferase
ATP	Adenosin-Tri-Phosphat
Amy	Amylase
AST	Aspartat-Amino-Transferase
Bez.	Bezeichnung
biol.	biologisch
BR	Bilirubin
BUN	Blood urea nitrogen (=Harnstoff)
bzw.	beziehungsweise
Ca	Calcium
ca.	circa
CH	Cholesterin
CHE	Cholin-Esterase
CK	Creatin-Kinase
CK-NAC	Gesamt-CK-Aktivität
Cl	Chlorid
CPK	Creatin-Phospho-Kinase
d.h.	das heißt
EB	Erythrozytenbreite
eig. Unters.	eigene Untersuchungen
EL	Erythrozytenlänge
et al.	<i>et alii</i> = und andere
etc.	<i>et cetera</i> = und so weiter
evtl.	eventuell
EZ	Erythrozytenzahl
Fe	Eisen
GGT	Gamma-Glutamyl-Transferase
GLU	Glukose
HB	Hämoglobin
HK	Hämatokrit
HS	Harnsäure
i.d.R.	In der Regel
IES	Internationales Einheiten System
IFCC	International federation of clinical chemistry
IUS	International unit system
K	Kalium
Koeff.	Koeffizient
Konz.	Konzentration
KR	Kreatinin
LDH	Lactat-Dehydrogenase
Ig	10er Logarithmus = $\log_{10}$
Lit.	Literatur
ln	natürlicher Logarithmus = $\log_e$
MCH	mean cell hemoglobin = mittlerer korpuskularer Hämoglobin-Gehalt



MCHC	mean cell hemoglobin concentration = mittlere korpuskulare Hämoglobin-Konzentration
MCV	mean cell volume = mittleres Zell-Volumen
Mg	Magnesium
min.	Minute
mind.	mindestens
Mio.	Million
N	Anzahl der untersuchten Arten
n	Anzahl der untersuchten Individuen
Na	Natrium
Nachw.	Nachweis
P	Phosphat
r	Korrelationskoeffizient
SNOAPAD	Standardized Nomenclature of Animal Parasite Diseases
s.o.	siehe oben
s.u.	siehe unten
SD	Standardabweichung
TC	Triglyceride
TIBC	total iron binding capacity
TP	Gesamteiweiß
U	Dimension der Enzymaktivität; 1 U = 1 $\mu\text{mol} \cdot \text{min}$
u.a.	unter anderem
Unters.	Untersuchung
vgl.	vergleiche
W	Körpermasse
X	Mittelwert
z.B.	zum Beispiel
z.T.	zum Teil
z.Z.	zur Zeit
zus.	zusammen



## 1. Blut allgemein – eine generelle Einführung

### 1.1 Was ist „Blut“, was ist Lymphe

**Blut** (lat. *sanguis*, altgriech. *haima*) ist eine Körperflüssigkeit, die mit Unterstützung von offenen oder geschlossenen Herz-Kreislauf-Systemen als „Wegesystem“ die Funktion der verschiedenen Körpergewebe über Transport- und Verknüpfungsfunktionen gewährleistet. Blut wird auch als „flüssiges Gewebe“ oder „flüssiges Organ“ bezeichnet. Blut besteht aus speziellen (Blut-)Zellen sowie dem proteinreichen Blutplasma, das im Herz-Kreislauf-System als Träger dieser Zellen fungiert. Aufgrund der funktionellen Gemeinsamkeiten ist Blut bei allen Wirbeltieren (Vertebraten) sehr ähnlich, auch weil es ein evolutiv betrachtet sehr „altes“ Organ ist.

Aus chemisch-physikalischer Sicht ist Blut ein Gemisch aus Flüssigkeit (Wasser), zellulären Bestandteilen und gelösten Substanzen. Es stellt eine sogenannte nicht-newtonsche Flüssigkeit dar, was sich in besonderen Fließeigenschaften zeigt (nicht proportionales, sprunghaftes Fließverhalten). Blut hat aufgrund der enthaltenen Erythrozyten eine gegenüber Plasma erhöhte Viskosität. Je höher der Hämatokrit-Wert (d.h., je höher die Anzahl der Blutzellen) und je geringer die Strömungsgeschwindigkeit ist, desto mehr steigt die Viskosität. Aufgrund der Verformbarkeit der Blutkörperchen verhält sich Blut bei steigender Fließgeschwindigkeit so nicht mehr wie eine Zellsuspension, sondern wie eine Emulsion (Details s.u.).

Der pH-Wert von Blut wird durch verschiedene Blutpuffer konstant gehalten. Fällt er unter einen bestimmten Grenzwert, so spricht man von einer Azidose (Übersäuerung), liegt er zu hoch, wird dies Alkalose genannt.

Blut wird – sofern vorhanden – vornehmlich durch aktive, mechanische Tätigkeit von Herzen, ursprünglich kontraktile Abschnitte der Blutgefäße, die z.T. noch vorhanden sind, durch den Körper gepumpt. Dabei werden Gefäße, die vom Herzen wegführen, als Arterien und jene, die zurück zum Herzen führen, als Venen bezeichnet.

Blut mit seinen einzelnen Bestandteilen erfüllt viele wesentliche Aufgaben, um alle Lebensvorgänge aufrecht zu erhalten: Hauptaufgabe ist der Transport von Sauerstoff und Nährstoffen zu den Zellen und der Abtransport von Stoffwechselendprodukten wie Kohlenstoffdioxid oder Harnstoff. Außerdem werden Hormone und andere Wirkstoffe zwischen den Zellen befördert. Blut dient weiterhin der Homöostase, d.h. der Regulation und Aufrechterhaltung des Wasser- und Elektrolyt-Haushaltes, des pH-Wertes sowie der Körpertemperatur (Homoiothermie).

Blut ist Teil des Immunsystems und hat Aufgaben in Schutz und Abwehr gegen Fremdkörper durch Phagozyten, das sind Fresszellen (unspezifische Abwehr) und Antigene sowie Antikörper (spezifische Abwehr). Weiterhin ist das Blut ein wichtiger Bestandteil bei der Reaktion auf Verletzungen (Blutgerinnung und Fibrinolyse) sowie der Hämostase. Zu den Aufgaben gehört auch eine Schwell- und Stützwirkung durch den von ihm ausgehenden Flüssigkeitsdruck.

Zu den vorstehend schon erwähnten bedeutendsten Aufgaben des Blutes bei Vertebraten gehört der Transport von Sauerstoff von den Atemorganen (Lunge, Kiemen) zu den Zellen und von Kohlenstoffdioxid, das Endprodukt verschiedener Stoffwechselprozesse ist, zurück zur Lunge. Hauptverantwortlich für diesen Gastransport ist der in den roten Blutkörperchen enthaltene Blutfarbstoff Hämoglobin, ein Proteid (↑3.4 Hämoglobin).

98,5 % des im Blut enthaltenen Sauerstoffs sind chemisch an Hämoglobin gebunden. Nur die restlichen 1,5 % sind physikalisch im Plasma gelöst. Dies macht Hämoglobin zum vorrangigen Sauerstoff-Transportsystem aller Wirbeltiere, kommt aber



auch bei Evertebraten vor. Unter normalen Bedingungen ist beim Säuger das die Lungen verlassende Hämoglobin zu etwa 96 – 97 % mit Sauerstoff gesättigt. Desoxygeniertes Blut, das am Gewebe Sauerstoff abgegeben hat, ist dabei immer noch zu ca. 75 % mit Sauerstoff gesättigt. Vögel haben geringfügig höhere Sättigungsraten.

Kohlenstoffdioxid wird im Blut auf verschiedene Art und Weise transportiert: Der kleinere Teil wird physikalisch im Plasma gelöst, der Hauptteil jedoch in Form von Hydrogencarbonat ( $\text{HCO}_3^-$ ) und als an Hämoglobin gebundenes Carbamat transportiert. Die Umwandlung von Kohlenstoffdioxid zu Hydrogencarbonat wird durch das Enzym Carboanhydrase katalysiert.

**Lymphhe** (lat. *lymp̄ha*, „klares Wasser“) ist die in den Lymphgefäßen enthaltene, wässrige, hellgelbe Flüssigkeit. Sie ist das Zwischenglied zwischen der Gewebsflüssigkeit (Interzellular-flüssigkeit) und dem Blutplasma. Das Lymphsystem mit den Lymphgefäßen als Leitungsbahnen ist neben dem Blutkreislauf das wichtigste Transportsystem im menschlichen Körper. Es ist auf den Transport von Nähr- und Abfallstoffen spezialisiert und kontrolliert, filtriert und entsorgt in den Lymphknoten auch Krankheitserreger und Fremdkörper.

Lymphhe besteht aus geformten Elementen (Lymphozyten) und Lymphplasma. Ihr pH-Wert beträgt 7,41. Die Lymphhe ist anfangs ähnlich wie die Gewebsflüssigkeit zusammengesetzt, aus der sie sich bildet. So enthält sie Harnstoff, Kreatinin, Glucose, Natrium-, Kalium-, Phosphat- und Calcium-Ionen. Hinzu kommen zahlreiche Enzyme wie Diastase, Katalase, Di-Peptidasen und Lipase, außerdem Fibrinogen und Fibrinvorläufer. Fibrinogen und Fibrin sind wie im Vollblut für die Gerinnung bei länger stehender Lymphhe verantwortlich. Dabei werden die Lymphozyten eingeschlossen, die überstehende Flüssigkeit wird Lymphserum genannt.

Die Konzentration von Proteinen in der Gewebsflüssigkeit beträgt etwa 2 g/L. In den Lymphgefäßen des Verdauungstraktes kann diese Konzentration auf bis zu 4, in denen der Leber auf bis zu 6 g/L ansteigen. Durch Vermischung beträgt der durchschnittliche Eiweißgehalt der Lymphhe 3-5 g/L. Nach einer fettreichen Mahlzeit kann die Konzentration der Lipide in der Lymphhe 1-2 % betragen. Fettreiche Lymphhe sieht durch feine Fett-Tröpfchen milchig (Suspension) aus und wird als Chylus bezeichnet. Bildung der Lymphhe: Aus den Kapillaren gelangt ein Teil des Blutplasmas auf Grund der Differenz zwischen onkotischem (= kolloidosmotischer) Druck und Perfusions-Druck in das umliegende Gewebe. Dieser Prozess dient der Ernährung der Zellen sowie dem Abtransport von Stoffwechselendprodukten. Da die zellulären Elemente des Blutes die Gefäßwand nicht durchdringen, besteht diese jetzt Gewebsflüssigkeit genannte Flüssigkeit nur aus Wasser und gelösten Stoffen. Mit den gelösten und zum Abtransport bestimmten Stoffwechsel-Endprodukten gelangen etwa 90 % der Gewebsflüssigkeit wieder über den sog. Milchbrustgang („Milch“, weil die Lymphhe oft durch Fett-Tröpfchen milchig aussieht) in das normale Blutgefäßsystem zurück. Die übrige Flüssigkeit sammelt sich als „Rest“-Lymphhe in den Lymphbahnen, Als Lymphagoga werden Lymph-treibende Mittel bezeichnet. Dazu gehören Hühnerweiß, Galle, Pepton, Salze, Harnstoff und Zucker.

Funktion: Das Lymphsystem transportiert Stoffe, deren große molare Masse den direkten Transport aus dem Gewebe in die Zirkulation durch die Kapillarwand nicht zulässt. Dazu gehören Eiweiße und Lipide aus dem Verdauungstrakt. Weiterhin kommt ihr eine zentrale Rolle im Immunsystem zu, da sie Fremdkörper und Keime zu den Lymphknoten transportiert. Dort wird die Immunantwort eingeleitet, indem sich die für die betreffenden Fremdkörper spezifischen Lymphozyten vermehren. Die Vermehrung von spezifischen T- und B-Zellen im Lymphknoten wird als „*Germi-*



nal Center" Reaktion bezeichnet. Auch diese Zellen werden aufgenommen und der Zirkulation zugeführt. Dies gewährleistet, dass Fremdkörper überall im Körper bekämpft werden können.

Bei einer Störung des Lymphabflusses durch „Verstopfung“ der Lymphgefäße kommt es zu Lymphödemen; das sind Flüssigkeitsansammlungen im Interstitium (Zwischenzellraum). Eine weitere Ursache ist die vorwiegend in tropischen Regionen auftretende *Elephantiasis*, bei den durch Insekten übertragenen parasitären Würmern (Filarien), die den normalen Abfluss der Lymphe behindern. Betroffen sind dabei meist die Beine.

Eine durch Bakterien verursachte Entzündung der Lymphbahnen wird als *Lymphangitis* bezeichnet, die Entzündung der Lymphknoten als *Lymphadenitis*. Last but not least können sich Krebszellen vom Primärtumor über die Lymphgefäße im Körper ausbreiten. Man spricht dann von lymphogener Metastasierung.

## 1.2 Evolutionsaspekte – Tiere mit und ohne Blut

Jede einzelne Zelle ist für den Erhalt ihres Stoffwechsels auf den dauernden Stoffaustausch mit ihrer Umwelt angewiesen. Da mit der Entwicklung komplexer Vielzeller nicht mehr jede Zelle mit ihrer Oberfläche in direktem Umwelt-Kontakt steht und die passive Diffusion ein zeitraubender Vorgang ist, dessen Dauer proportional zum Quadrat der Entfernung zunimmt, wird mit zunehmender Größe des Lebewesens ein aktives Transportmedium für diese Austauschprozesse notwendig. Diese Flüssigkeit verkürzt die Diffusionsstrecke und beschleunigt damit den Stoffwechsel. Bei Tieren mit einem geschlossenen Blutkreislaufsystem wird die zirkulierende Flüssigkeit „Blut“ genannt. Die Außenwände des Gefäß-Systems (z.T. mit Muskulatur und Stützsystemen) werden durch das Mesoderm (3. Keimblatt) gebildet. Das innere Endothel entstammt aus dem 2. Keimblatt.

Bei Tieren mit offenem Blutkreislauf sind Blut- und interstitielle Flüssigkeit sowie ihre Räume nicht (mehr) voneinander getrennt. Die hier zirkulierende Flüssigkeit wird als Hämolymphe bezeichnet. Sie ist die Körperflüssigkeit der Arthropoden (Gliederfüßer) und vieler Mollusken (Weichtiere). Diese „Blut“-Flüssigkeit enthält Plasma und Blutzellen und strömt „offen“ in einer den ganzen Körper durchziehenden, schwammartigen Leibeshöhle, die durch Verschmelzung („Mixocoel“) von primärer und sekundärer Leibeshöhle (Coelom) entstanden ist. Die Hämolymphe dient wie Blut unter anderem dem Transport von Nährstoffen, dem Temperatenausgleich, der Kraftübertragung, dem Verschluss von Wunden u.a.m. Den Nachteil des relativ langsamen Blutflusses in einem offenen Kreislauf kompensieren Insekten z.B. dadurch, dass die Hämolymphe nicht dem Atemgas-Transport dient, sondern dieser getrennt über Tracheen gewährleistet wird.

## 1.3 Blutfarbstoffe: rotes, violettes, blaues, grünes, farbloses Blut

**1.3.1 Hämoglobin** (↑Kap. 3.4) ist der farbgebende Stoff für das rote Blut der Wirbeltiere: Genauer gesagt, verdankt es seine Farbe seinem Sauerstoff-bindenden Anteil, der Hämgruppe (sog. prosthetische Gruppe des Hämoglobins mit einem zentralen Eisen-Atom, die die farbgebenden, konjugierenden Doppelbindungen im Prophyrin-Ring enthält). Die zweite Komponente, das Globin selbst, ist ein artspezifisches, linear aufgebautes, kurzes Eiweißmolekül. Seine Aminosäure-Sequenz kann daher sehr gut für Verwandtschafts-Analysen (nicht nur bei Vögeln) benutzt werden. Allein durch die Farbe des Blutes kann oxigeniertes Hä-



moglobin (hellrot) von desoxygeniertem Hämoglobin (dunkelrot) unterschieden werden. Außer bei Wirbeltieren kommt das rote Hämoglobin auch bei vielen Schnecken, Muscheln und auch bei Regenwürmern vor.

**1.3.2 Hämerythrine** (von griech. Häm = Blut und erythos = rot) sind rot-violette respiratorische Blutproteine, die bei einer Reihe mariner wirbelloser Tiere (z.B. Ringelwürmer, Spritzwürmer, Armfüßer) für den Sauerstoff-Transport bzw. -Bindung verantwortlich sind. An Land lebende Tierstämme, die über Hämerythrin verfügen, sind nicht bekannt. Im aktiven Zentrum von Hämerythrin befindet sich (im Gegensatz zum Hämoglobin und trotz ihres Namens) keine Häm-Gruppen, sondern ein „zweikerniges“ durch Aminosäuren koordiniertes Eisenzentrum. Dieses Zentrum kann Sauerstoff binden. Bei Abwesenheit von Sauerstoff liegt es in der Oxidationsstufe II/II ( $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{2+}$ ) und bei Anwesenheit von Sauerstoff in der Oxidationsstufe III/III ( $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{3+}$ ) vor. Die Farbe des oxidierten Moleküls ist violett, desoxidiert ist es farblos.

**1.3.3 Häemocyanin** (von griech. *Häm* = Blut, *cyanos* = himmelblau) ist der blaue Blutfarbstoff der Gliederfüßer (Arthropoden; u.a. Krebse, Spinnentieren; bei Insekten, die Tracheen besitzen, tritt es in nur geringerem Maße auf) und Weichtiere (u.a. Muscheln, Schnecken und Tintenfische). Auch Häemocyanin dient dem Sauerstofftransport. Anders als beim roten, eisenhaltigen Hämoglobin wird der Sauerstoff im Häemocyanin von zwei Kupfer-Ionen gebunden. Außerdem besitzt Häemocyanin keine Porphyrin-Struktur wie Häm sondern die Kupfer-Ionen sind über Aminosäure-Reste (Histidin) an das Protein gebunden. Die Kupfer-Ionen verleihen dem Häemocyanin seine im oxygenierten Zustand blaue Farbe; desoxygeniert ist Häemocyanin farblos. Die Bindung des Sauerstoffs ist stärker als beim Hämoglobin, was in der Summe zu einer geringeren Transportkapazität für Sauerstoff führt. Häemocyanin ruft starke Abwehrreaktionen der Immunsysteme von Säugetieren hervor. Es wird daher als Adjuvans verwendet. Jedoch ist es völlig ungiftig und wird schnell abgebaut. Man nimmt an, dass wegen des „blauen Blutes“ die Weinbergschnecke früher eine beliebte Delikatesse in Adelshäusern war.

**1.3.4 Chlorocruorin** (choro = Clor, grünliches Gas; cruorin = geronnenes Blut) ist das Atmungs-pigment einiger marin lebender Ringelwürmer. Es liegt in gelöster Form in deren Blut vor und ist für dessen grüne Farbe verantwortlich. Wie beim Hämoglobin wird der Sauerstoff über zweiwertiges Eisen, das mit einem Porphyrin-Ring assoziiert ist, gebunden.

**1.3.5 Sonderformen:** Neben den o.g. Sauerstoff-bindenden Blutfarbstoffen gibt es einige wenige, sehr artspezifische Sonderformen (z.B. Vanadin-Chromogen) auf die hier nicht im Detail eingegangen wird. Viele (kleinere, gering stoffwechselaktive) Evertibraten besitzen (brauchen) kein Atmungspigment ( $\uparrow$ 1.9 Hämolymphe). Bei ihnen reichen die normale physikalische Löslichkeit der Atemgase in der Körperflüssigkeit (Lymphe) und ihr Transport via Diffusion für den Gasstoffwechsel aus.

## 1.4 Physikalische Eigenschaften des Blutes

### 1.4.1 Blutvolumen

Das Gesamtvolumen des zirkulierenden Blutes steht, nicht nur bei den Vögeln, in enger, relativ konstanter Beziehung zur Körpermasse. Das Blutvolumen ist für die Aufrechterhaltung des Kreislaufs von größter Bedeutung, so dass es auch bei unter-



schiedlicher Wasseraufnahme, Wasserproduktion im Stoffwechsel, Wasserausscheidung und selbst bei plötzlichem, starkem Blutverlust relativ konstant gehalten werden muss und kann. Bei adulten Vögeln beträgt das Gesamt-Blutvolumen ca. 6-10 % ihrer Körpermasse (Säuger: 6-8 %, Wirbeltiere allgemein 5-10 %); ↑Tab. 1.1.

**Tab. 1.1:** Beispiele für Blut- und Plasma-Volumina bei verschiedenen Vogelarten (nach STURKIE 1976). Die teils starken Schwankungen dürften ihre Ursache vermutlich (auch) in methodischen Gründen haben und weniger artbedingt sein.

Vogelart	Masse [g]	Geschlecht	Blut-Volumen [mL/100 g]	Plasma-Volumen [mL/100 g]
Stockente ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	980	-	10,2	6,5
Felsentaube ( <i>Columba livia</i> )	310	-	9,2	4,4
Jagdfasan ( <i>Phasianus colchicus</i> )	1 190	♂	6,7	4,5
	1 110	♀	4,8	3,2
Rotschwanzbussard ( <i>Buteo jamaicensis</i> )	925	-	6,2	3,5
Virginia-Uhu ( <i>Bubo virginianus</i> )	1 495	-	6,4	3,4
Wachtel ( <i>Coturnix c. japonica</i> )	98	♂	7,4	4,7
	117	♀	6,8	4,3
<b>Mittelwerte</b>	-	-	<b>7,2</b>	<b>4,3</b>

#### 1.4.2 Blutkörperchen-Senkungsgeschwindigkeit (Sedimentation der Erythrozyten)

Die Sedimentation der Erythrozyten kennzeichnet ihre Senkungsgeschwindigkeit in einer mit einem Anti-Koagulans versehenen Blutprobe pro Zeiteinheit. Sie wird in mm/h angegeben und auf ein oder zwei Stunden bezogen. Sie läuft in 3 Phasen ab:

- Langsames Absinken einzelner Zellen
- Zusammenballung der Erythrozyten zu großen Agglomeraten, was die Senkung beschleunigt
- Die Agglomerate behindern sich gegen Ende des Vorganges und verringern die Geschwindigkeit (Sackungsstadium)

Als mittlere Sedimentationsrate gelten bei Vögeln 1,4-5 mm/h (MEHNER & HARTFIELD 1983), wobei die Senkung von einer Vielzahl an Faktoren abhängt: Zahl, Schwerkraft der Blutzellen, deren Größe, Form und spezifisches Gewicht, Widerstand des umgebenen Plasmas u.a.m. Die Blutsenkungsgeschwindigkeit kann über einen Zeitraum von 1 oder 2 Stunden angegeben werden, wodurch größerer Differenzen in den angegebenen Werten entstehen, weshalb immer der Bezugs-Zeitraum angegeben werden sollte. Die Blutsenkungsgeschwindigkeit ist somit beim Vogel im Vergleich zum Säuger wesentlich niedriger (z.B. Mensch ♂: Einstunden-Werte 3-8; Zweistunden-Werte 5-18 mm/h; ♀: Einstunden-Werte 6-11; Zweistunden-Werte 6-20 mm/h). Der geringere Wert der Vögel kann durch die geringere Anzahl an (grö-



ßeren) Erythrozyten begründet werden. Generell erfolgt die Blutsenkung bei gesunden Vögeln langsamer als bei kranken, denn durch eine Veränderung der Eiweißkörper und/oder der Erythrozyten(-Ladung) kann sich die Sedimentationsrate erhöhen, d.h. die Senkung läuft schneller ab. Das ist z.B. bei Entzündungen, Infektionen, rheumatischen Erkrankungen, Malignen Tumoren, Para-Proteinämien (abnorme Eiweiß-Vermehrung im Blut bei bestimmten Formen, von Blut- bzw. Lymphdrüsenkrebs, z.B. Plasmozytom oder Morbus Waldenström), Eiweißverlusten bei Nierenschäden (nephrotisches Syndrom), Herzinfarkt, Lungeninfarkt oder Lungenembolie oder Leberzirrhose der Fall.

### 1.4.3 Viskosität von Blut und Plasma

Die Viskosität des Gesamtblutes wird von der Erythrozyten-Form, ihrer Zahl und ihrer Größe beeinflusst und ist für die Blutzirkulation von wesentlicher Bedeutung. Die Viskosität des Plasmas wiederum hängt vom Proteingehalt ab und ist bei weiblichen Tieren höher, da Östrogen die Plasma-Viskosität erhöht. Bei Truthähnen (*Meleagris gallopavo*) fand man, dass die Viskosität proportional mit der Zunahme des Hämatokrits steigt (USAMI et al. 1970). Sie ist zudem höher als die der Säuger, was vermutlich mit der erniedrigten Deformierbarkeit der kernhaltigen Vogelerythrozyten zusammenhängt.

**Tab 1.2:** Viskosität von Vogelblut im Vergleich zu Wasser (nach STURKIE 1976) bei verschiedenen Nutz-Vogelarten.

Vogelart	Gesamtblut	Wasser	Temperatur [°C]
Haushuhn ( <i>Gallus domesticus</i> )	3,67	1,42	42
Hausente ( <i>Anas platyrhynchos f. domestica</i> )	4,00	1,50	14-20
Hausgans ( <i>Anser anser f. domestica</i> )	4,60		

### 1.4.4 Säure-Base-Gleichgewicht

Vitale Reaktionen, z.B. Enzymreaktionen, metabolische Vorgänge, Dissoziation von Ionen-Komplexen und die Aufrechterhaltung der Membran-Funktion sind an einen engen Bereich der extrazellulären Wasserstoffionen-Konzentration gebunden. Der pH-Wert des Blutes ist der Ausdruck eines Gleichgewichtes zwischen Vorgängen, die eine Azidose bewirken, und solchen, die eine Alkalose verursachen. An der Konstant-Haltung des pH-Wertes ist das Gleichgewicht-System (Puffersystem)  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$  ausschlaggebend. Der Base-Partner ( $\text{HCO}_3^-$ ) wird durch die Nieren langsam reguliert, der Säureanhydrid-Anteil ( $\text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$ ) schnell durch die Lungen ausgeschieden. Obwohl Unterschiede bezüglich der Hämoglobin- sowie Plasmaprotein-Konzentration und der Körpertemperatur bestehen, scheint das o.g. Gleichgewicht durch die Puffersysteme des Blutes bei Vögeln und Säugern identisch zu funktionieren. Der pH-Wert wird dabei bei beiden Gruppen in einem engen Bereich von 7,30-7,45 konstant gehalten.



## 1.5 Typen und Zahlen von Blutzellen allgemein

Die Blut-Zellen werden in Erythrozyten (rote Blutkörperchen), Leukozyten (weiße Blutkörperchen) und Thrombozyten (Blutplättchen) unterschieden.

Die Erythrozyten dienen dem Transport der Atemgase Sauerstoff und Kohlendioxid. Sie enthalten Hämoglobin, ein Protein, das für Sauerstoffbindung und Sauerstofftransport im Blut verantwortlich ist. Es besteht aus dem Eiweiß *Globin* und der *Häm*-Gruppe, die mit Eisen einen Komplex bildet. Dieser Eisen-Komplex verleiht dem Blut aller Wirbeltiere seine rote Farbe. Etwa 0,5-1 % der im Blut kreisenden roten Blutkörperchen sind Retikulozyten, das heißt noch nicht vollständig ausgereifte Erythrozyten. Im Gegensatz zum Säuger, bei welchen die Leukozyten in eosinophile, basophile und neutrophile Granulozyten, Monozyten und Lymphozyten unterteilt werden, unterscheidet man beim Vogel eosinophile, basophile und heterophile Granulozyten sowie Monozyten und Lymphozyten. Die Granulozyten werden nach dem Färbeverhalten ihres Protoplasmas benannt und dienen, genau wie die Monozyten, der unspezifischen Immunabwehr, während die Lymphozyten an der spezifischen Immunabwehr teilnehmen. Thrombozyten dienen der Blutstillung. Hier bestehen zu Säugern keine Unterschiede.

Die zahlenmäßige Zusammensetzung der Blutzellen kann zwischen den einzelnen Wirbeltierarten stark variieren. Besonders hohe Erythrozyten-Zahlen haben Ziegen (bis 14 Mio/ $\mu$ L), besonders niedrige das Geflügel (3-4 Mio/ $\mu$ L). Die Leukozyten-Zahlen haben ähnlich große Variationen: Rinder, Pferde und Menschen haben etwa 8 000/ $\mu$ L, während Schafe (bis zu 17 000/ $\mu$ L) und Vögel (bis 25 000/ $\mu$ L) besonders hohe Anteile an weißen Blutkörperchen aufweisen. Auch der Anteil der einzelnen Untertypen der Leukozyten variiert beträchtlich. Während bei Menschen und Pferden die Granulozyten dominieren (*granulozytäres Blutbild*), sind es bei Rindern die Lymphozyten (*lymphozytäres Blutbild*); bei Schweinen ist das Verhältnis von Granulo- zu Lymphozyten ausgeglichen (*granulo-lymphozytäres Blutbild*). Bei Vögeln unterscheidet man Arten mit dominierenden Lymphozyten-Zahlen (*lymphozytäres Blutbild*) und Arten mit dominierenden heterophilen Granulozyten-Zahlen (*heterophiles Blutbild*).

## 1.6 Kernhaltige und kernlose Blutzellen

Primär sind alle Blutzellen kernhaltig. Nur die Erythrozyten von Säugetieren schleusen im Verlauf ihrer Reifung, i.d.R. bevor sie in den Blutkreislauf eintreten, den Zellkern und die übrigen Zellorganellen aus. Diese sind in den aktiven Vorstufen, den Retikulozyten, jedoch noch vorhanden. Auch junge Erythrozyten können aber noch Reste von Kernmaterial und Chromatin, enthalten, die im Verlauf ihres Alterungsprozesses jedoch verschwinden.

Da die Erythrozyten keine Mitochondrien mehr besitzen, wird ihr Energiebedarf über die anaerobe Glykolyse sichergestellt. Da mit dem Zellkern auch die DNA fehlt, findet sich in den Erythrozyten ein „Vorrat“ an mRNA. Durch den Abbau der Organellen wird zusätzlicher Platz für Hämoglobin geschaffen. Das Fehlen von Zellkern und Organellen bei den reifen roten Blutkörperchen der Säugetiere ist einzigartig im Tierreich. Bei allen anderen Wirbeltieren, also auch bei Vögeln, sind diese noch vorhanden.

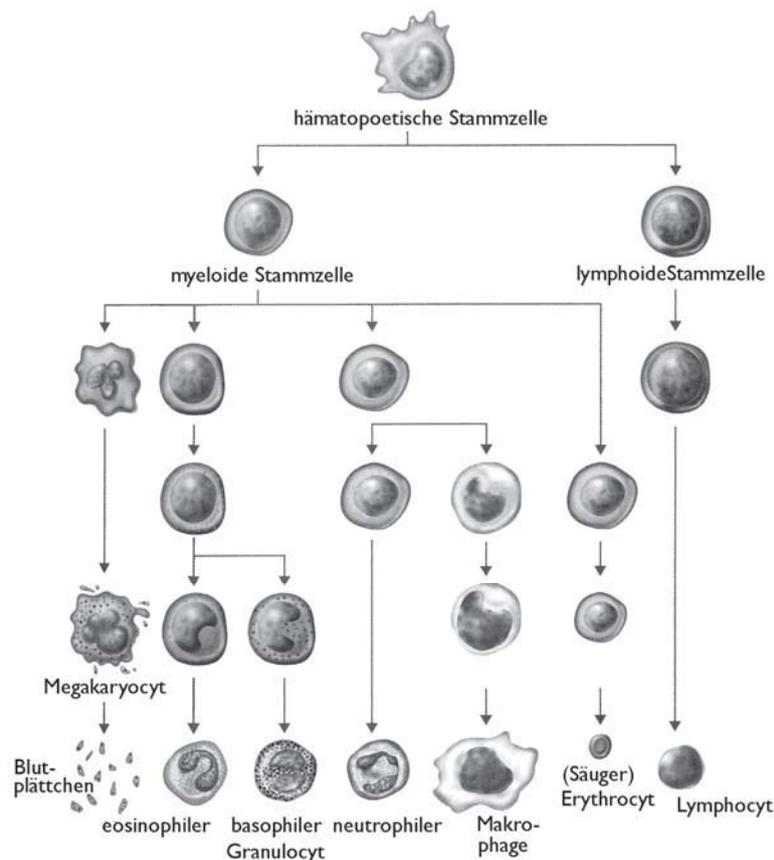
Die durch das Fehlen des Zellkerns bikonkave Form ermöglicht es dem Säuger-Erythrozyten, Sauerstoff schneller aufzunehmen, da die Diffusionsstrecke von der Zellmembran in das Innere der Zelle verkürzt ist. Sehr wichtig für die Funktion von kernlosen Erythrozyten ist aber auch ihre starke, hutförmige Verformbarkeit, die es ihnen erlaubt, auch kleinste Kapillaren zu passieren. Durch den engen Kontakt zwi-



schen Erythrozyten und dem Endothel der Gefäßwand ist der Gasaustausch in den Kapillaren besonders effektiv. Bei den Vögeln scheinen diese fehlenden Eigenschaften aber keine erkennbaren Nachteile mit sich zu bringen, obwohl sie weniger und größere Erythrozyten besitzen als die Säuger. Warum das so ist, bleibt unklar. Unter speziellen Bedingungen können Erythrozyten *in vitro* auch andere Formen annehmen: die Becherform und die Stechapfelform. Becherförmige Erythrozyten werden als Stomatozyten und stechapfelförmige als Echinozyten bezeichnet. Echinozyten können durch nachlässige Verarbeitung des Blutbildes beispielsweise durch Austrocknung entstehen, sind aber auch Altersformen (↑Abb. 1.2).

### 1.7 Auf- und Abbau, Lebensdauer und Alterung der Blutzellen

Bei Vertebraten werden alle bekannten Blut-Zellen in einem Hämatopoese genannten Vorgang im Knochenmark gebildet (↑Abb. 1.1). Aus pluripotenten Stammzellen differenzieren sich multipotente Stammzellen, die auf verschiedene Zelllinien festgelegt werden und aus diesen entwickeln sich dann wiederum die einzelnen zellulären Blut-Bestandteile. Ein Fließgleichgewicht zwischen Bildung und Zerfall der Blutzellen hält deren Zahl in ihrem Funktionsraum konstant.



**Abb. 1.1:** Bildung von Blutzellen. Blutzellen leiten sich von haematopoetischen Stammzellen ab, die sich differenzieren und Haemozyten bilden können. In der ersten Runde der Differenzierung bilden sich zwei Zelllinien: die myeloiden (knochenmarkähnlichen) und lymphoiden Stammzellen. Bei Vögeln verläuft die Genese identisch mit der Ausnahme, dass der Erythrozyten-Kern in der Zelle verbleibt.

Die Erythropoese (analog Leukopoese, Thrombopoese) bezeichnet als Unterscheidung zur Hämatopoese nur die stufenweise Differenzierung einer Stammzelle zum



Erythrozyten (bzw. Leukozyten oder Thrombozyten). Der Prozess der Reifung und Proliferation der Erythrozyten wird sowohl beim Säuger als auch beim Vogel durch das in Niere und Leber produzierte Hormon Erythropoietin ("EPO") gefördert. Erythropoietin oder Epoetin, historisch auch Hämatopoetin ist ein Glykoprotein-Hormon. Es zählt zu den so genannten „*Erythropoiesis Stimulating Agents*“ (Kurzform: ESA). Als Therapeutikum wird biotechnologisch hergestelltes Erythropoietin vorwiegend bei der Behandlung der Blutarmut eingesetzt. Daneben erwarb sich EPO durch zahlreiche Dopingkandale insbesondere im Radsport den zweifelhaften Ruf als „Radfahrerdroge“.

Eine wichtige Rolle bei der Erythropoese spielt Eisen, das zur Bildung von Hämoglobin benötigt wird. Außerdem spielen die Vitamine B<sub>12</sub> und Folsäure, die an der Eisen-Resorption im Dünndarm beteiligt sind, eine Rolle. Bei einem Sauerstoffmangel im Körper wird die Hormonausschüttung erhöht, was zu einer erhöhten Zahl an roten Blutkörperchen führt. Dieser Regulationsvorgang ist auch über eine erhöhte Anzahl von Retikulozyten (unreifen roten Blutkörperchen) messbar.

Gerade ein Lebensraum im Gebirge führt zu dauerhaft hohen Hämoglobin- und Erythrozyten-Werten, denn bedingt durch den erniedrigten Sauerstoff-Partialdruck verschiebt sich die Sauerstoffbindungskurve des Hämoglobins, so dass weniger HB mit Sauerstoff beladen wird (MC GRATH 1979). Der als Folge am Gewebe gemessene Sauerstoffmangel führt zu einer EPO-Ausschüttung und zur vermehrten Neubildung von Erythrozyten. Diese Regulationsmechanismen machen sich Sportler durch Höhentraining vor Wettkämpfen zunutze.

Das hämatopoetische System der Vögel gilt als labiler und reaktionsfreudiger als das der Säuger. Die Zellreifung erfolgt in viel kürzerer Zeit. Allgemein wird angenommen, dass die Erythropoese unter der Kontrolle humoraler Faktoren steht und die Hypoxie der fundamentale erythropoetische Stimulus zum Auftreten des Erythropoetins führt. Das aviäre Erythropoetin bleibt bei den Säugern wirkungslos und umgekehrt. Das Vogel-Erythropoetin ist ein Protein, das durch Trypsin zerstört wird und keine Sialinsäure (Abkömmling der Neuramin-Säure) enthält. Sein Produktions-Ort ist unbekannt (MEHNER & HARTFIELD 1983).

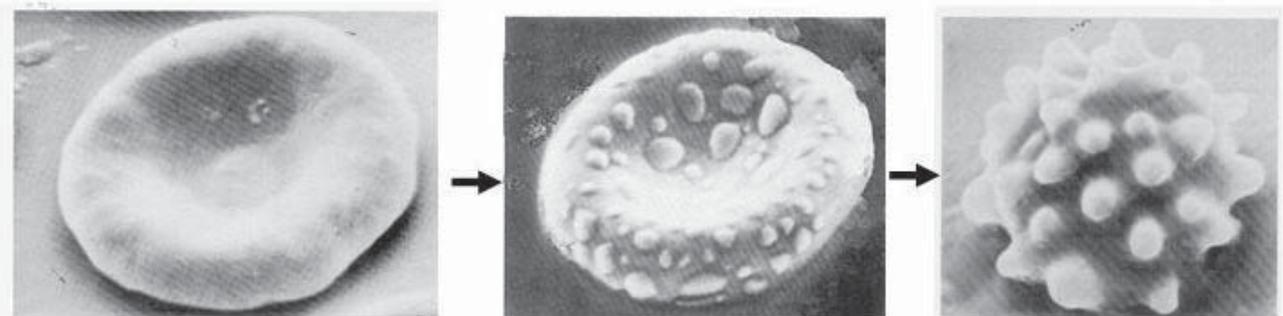
Alle Blutzellen werden im Knochenmark gebildet. Das Knochenmark ist ein netzartiges, stark durchblutetes, mesodermales Gewebe, das die Hohlräume im Innern der Knochen ausfüllt. Rote und weiße Blutkörperchen sowie Blutplättchen entwickeln sich dort aus gemeinsamen Vorläuferzellen, den so genannten Stammzellen der Blutbildung (hämatopoetische Stammzelle). Beim Vogel erfolgt die Entwicklung im Knochenmark intravasculär aus indifferent großen Endothelzellen, beim Säuger extravasculär (MEHNER & HARTFIELD 1983).

Die verschiedenen Blutzellen reifen im Knochenmark heran und werden, sobald sie funktionsfähig sind, in die Blutbahn entlassen. Eine Ausnahme bildet lediglich ein Teil der Lymphozyten, eine Untergruppe der weißen Blutkörperchen: Sie reifen nicht im Knochenmark, sondern erst im lymphatischen Gewebe heran, um dort ihre spezifische Funktion zu erfüllen.

Die reifen Blutzellen haben eine relativ kurze Lebensdauer. Bei Blutplättchen und weißen Blutkörperchen reicht die Lebensdauer der Zellen von wenigen Tagen (z.T. nur Stunden) bis hin zu mehreren Monaten. Säuger-Erythrozyten können bis 120 Tage alt werden, Vogel-Erythrozyten nur 20-25 Tage. Der Verbrauch an Blutzellen ist daher immens: Jede Sekunde gehen Millionen Blutkörperchen zugrunde. Das Knochenmark muss so ständig Nachschub produzieren, damit das Blut seine Funktionen erfüllen kann.



Der Alterungsprozess der Blutzellen kann – sofern vorhanden – z.T. an der Form der Zellkerne verfolgt werden. Die Kerne junger Zellen sind mehr oder weniger rund, ihr Chromatin ist hell und klar differenziert; im Alter verformt sich der Kern und färbt sich dunkler; schließlich werden die Kerne pyknotisch und zerfallen. Bei kernlosen Säuger-Erythrozyten ist der Alterungsprozess auch an der Zell-Oberfläche zu erkennen (↑Abb. 1.2). Der Abbau alter Erythrozyten findet in der Milz und den Kupffer'schen Sternzellen der Leber statt. Das Hämoglobin wird in einem Abbauprozess über mehrere Schritte (über Bilirubin) zu Urobilin und Stercobilin abgebaut. Während Urobilin den Urin gelb färbt, ist Stercobilin für die typisch dunkle Farbe des Kots verantwortlich. Ein *Schistozyt* ist ein im Abbau befindlicher Erythrozyt bzw. das Fragment eines Erythrozyten.



**Abb. 1.2:** Die morphologische Alterung eines Säuger-Erythrozyten. Von links nach rechts zunehmendes Alter (maximales Alter ca. 120 Tage). Durch altersabhängige Degeneration strukturgebender Gerüstproteine kommt es zu einer Umformung der Erythrozyten-Oberfläche in „Ilgelform“.

Bei der Leukopoese bestehen zum Ausgleich für den plötzlichen, vermehrten Bedarf für die Leukozyten Speicher in Knochenmark und verschiedenen anderen lymphatischen Geweben. Im Knochenmark erwachsener Vögel entwickeln sich alle Granulozyten – genau wie die Lymphozyten (Vorstufe Lymphoblast) – in extravaskulären Räumen aus einer nichtgranulierten Stammzelle mit 10-12 µm Durchmesser und einem relativ großem Kern. Aus diesem Granuloblast oder Myeloblast entwickeln sich über die Stufen Meta-Granuloblast, Pro-Myelozyt und Meta-Myelozyt die reifen Granulozyten, die in die anliegenden Sinusoide einwandern und in die Zirkulation gelangen. Ab dem Stadium des Meta-Granuloblasten ist eine Unterscheidung in die drei Granulozyten-Typen möglich. Bei der mononukleären Zell-Linie entstehen im Knochenmark aus den unreifen Monoblasten durch Teilung Pro-Monozyten und schließlich Monozyten, die in die Blutbahn eintreten können. Dort verweilt dieser Zelltyp in der Regel nur wenige Tage und entwickelt sich nach dem Austreten aus der Blutbahn durch die Kapillarwand im interstitiellen Gewebe zum Makrophagen, der die am meisten ausgereifte Zelle dieser Linie darstellt (MEHNER & HARTFIELD 1983).

### 1.8 Relative Blutmengen: offene und geschlossene Blutkreisläufe

Den relativen Anteil der intrazellulären und extrazellulären Flüssigkeit bei verschiedenen Evertebraten und Vertebraten zeigt Abb. 1.3. Das Blut ist nur ein relativ kleiner Anteil der Körperflüssigkeit, das beständig im Umlauf gehalten wird und seine Inhaltstoffe mit der extrazellulären Flüssigkeit (Interstitial-Flüssigkeit) austauscht, die sie an die Intrazellulär-flüssigkeit weiterleitet. Dies ist nur bei einem geschlossenen Kreislaufsystem möglich. Die meisten Evertebraten haben ein offenes Kreislaufsystem, bei dem die gesamte Extrazellulär-Flüssigkeit im Umlauf gehalten wird.