

Kapitel 4

Diskussion

4.1 Verlauf der Trächtigkeit beim Elefanten

Anders als in der klassischen Embryologie, die auf der morphologischen und histologischen Beschreibung von post mortem Präparaten beruht, wurde in der vorliegenden Arbeit die frühe pränatale Entwicklung des Elefanten anhand von Ultraschallaufnahmen an lebenden Föten beschrieben, ohne dass entsprechende Präparate vor allem für die frühen Entwicklungsstadien vorliegen. Dieses Vorgehen bietet den großen Vorteil, dass die Entwicklung eines Individuums über einen längeren Zeitraum dargestellt werden kann. Jedoch muss man sich darüber im klaren sein, dass sonographische Darstellungen immer nur das Resultat der Interaktion von Schallwelle und Gewebe sind. Auf dem Bildschirm wird lediglich das Echo als physikalisches Ereignis dargestellt, welches nicht immer ein anatomisches oder morphologisches Korrelat besitzt. Für die Interpretation der gewonnenen Bilder ist also eine genaue Kenntniss der technischen Grundlagen und eine kritische Hinterfragung der Ergebnisse notwendig. Im folgenden wird der Verlauf der Trächtigkeit beim Elefanten anhand der gewonnenen Ultraschalldaten beschrieben. Zur Deutung der im Ultraschall sichtbaren Strukturen werden histologische Beschreibungen aus der Literatur sowie vergleichend theoretische Überlegungen zur Frühentwicklung herangezogen.

In dieser Arbeit erfolgte die erste sonographische Darstellung der Trächtigkeit beim Ele-

fanten an Tag 50. Sie zeigte eine flüssigkeitsgefüllte Blase von 7,8 mm Durchmesser, die im folgenden als Blastozyste bezeichnet wird (Abb. 4.1). Ein Embryonalschild war sonographisch nicht sichtbar. Dieses Entwicklungsstadium entspricht wahrscheinlich der von Perry (1974) beschriebenen Blastozyste, die allerdings schon einen Durchmesser von 100 mm nach Fixierung besaß. Nach Perry war hier histologisch noch kein Embryonalschild sichtbar. Da die Blastozyste nicht adäquat konserviert wurde, konnte sie histologisch nicht eindeutig charakterisiert werden. Da in späteren Entwicklungsstadien die Mesodermbildung aber gerade erst begonnen hatte, schliesst Perry, dass die Blastozyste zweiblättrig war. Die superfizielle Einnistung der Blastozyste erfolgte in einer der drei uterinen Schleimhautfalten (Perry, 1974). Da sich das umgebende Uterusepithel unversehrt darstellte, bezeichnete Perry dieses Entwicklungsstadium noch als präimplantativ. Die früheste sonographische Darstellung einer Blastozyste zeigte, dass diese von allen Seiten von aktivierter, mütterlicher Schleimhaut umgeben war. Dieser Befund weist auf eine beginnende Implantation hin.

Im Vergleich zu anderen Spezies scheint der Zeitraum zwischen Ovulation und Implantation beim Elefanten aussergewöhnlich lang zu sein. Die lange Lutealphase des Elefanten, in welcher der Uterus auf eine Einnistung vorbereitet ist, bietet der Blastozyste ein großzügiges Zeitfenster für die Implantation. In einem erfolglosen Zyklus ohne Befruchtung beginnt erst 8 - 10 Wochen nach der Ovulation die nächste follikuläre Phase, in der ein neuer sprungreifer Follikel heranreift (Brown, 2000).

Es gibt keine Beobachtungen zu der Frage, welche Vorgänge sich an der befruchteten Eizelle vor der Implantation abspielen. In Analogie zu anderen Spezies muss man jedoch annehmen, dass die befruchtete Eizelle auf ihrem Weg vom Eileiter bis in den Uterus die ersten Zellteilungen durchläuft und sich über das Morulastadium zur Blastozyste entwickelt (Schnorr, 1985). Mit dem Schlupf aus der Zona pellucida kann die Blastozyste dann aktiv Flüssigkeit aufnehmen und an Größe zunehmen. Vom Pferd ist bekannt, dass sich die Blastozyste zwischen Tag 11 und Tag 17 frei von einem Uterushorn in das andere bewegen kann (Ginther, 1983). Die embryonale Mobilität scheint hier durch das Größenwachstum der Blastozyste zum Erliegen zu kommen (Kähn, 2003). Ähnliche Verhältnisse könnten auch

beim Elefanten vorliegen. Eine frei schwimmende Blastozyste wäre aufgrund der Größe des Uterus allerdings sehr schwer sonographisch darstellbar.

Eine weitere Frage, die durch die späte Implantation aufgeworfen wird, ist die nach der Ernährung der Blastozyste. Nach Allen *et al.* (2003b) und Perry (1974) wird die Wand der implantierten Blastozyste beim Elefanten von einer Choriovitellinmembran gebildet. Die äussere Trophoblasthülle wird also von entodermalen Dottersackzellen ausgekleidet (Abb. 4.1). Die Blastozyste, bestehend aus ektodermalem Trophoblast und Entoderm, kann durchaus schon durch Resorption Histiotrophe aufnehmen (Betteridge, 2000; Enders & Carter, 2006). Eine effektive Dottersackplazenta bildet sich jedoch erst durch das Einwachsen von gefäßführendem Mesoderm, welches sich zwischen Entoderm und Trophoblast schiebt. Die Dottersackplazenta übernimmt den gesamten feto - maternalen Stoff- und Gasaustausch (Mess *et al.* , 2003). Die Dottersackplazenta ist die definitive Plazenta der Marsupalier (Freyer *et al.* , 2003). Eine Dottersackplazenta wird heute als primitives und phylogenetisch altes Merkmal angesehen (Mess *et al.* , 2003; Carter, 2001). Bei den Eutheria tritt eine Dottersackplazenta nur noch vorübergehend auf und wird im Verlauf der weiteren Ontogenese durch die Allantoisplazenta ersetzt. Dennoch scheint der Dottersack eine wichtige Rolle zu spielen. Beim Pferd beispielsweise beginnt die Implantation erst an Tag 38 (Ginther, 1983). Vor diesem Zeitpunkt ernährt sich der Embryo ausschliesslich durch Resorption von Uterussekreten über seinen Dottersack. Ab Tag 21 kann der Pferdeembryo sonographisch dargestellt werden und auch der Dottersack ist als helle, echogene Membran bis Tag 40 innerhalb der Blastozyste sichtbar (Kähn, 2003). Der Hund besitzt ebenfalls einen sonographisch nachweisbaren Dottersack, der jedoch keine Plazenta bildet und somit wohl eine untergeordnete Rolle in der Ernährung des Embryos spielt (Schnorr, 1985). Eine weitere wichtige Aufgabe des Dottersacks ist die Hämatopoese und Urkeimbildung. Beim Menschen markiert möglicherweise die Umwandlung des primären in den sekundären Dottersack den Übergang von der primitiven Dottersack- zur Allantoisplazenta (Drews, 1993).

Beim Elefanten ist die Entwicklung der verschiedenen Fruchthüllen und ihre Funktion

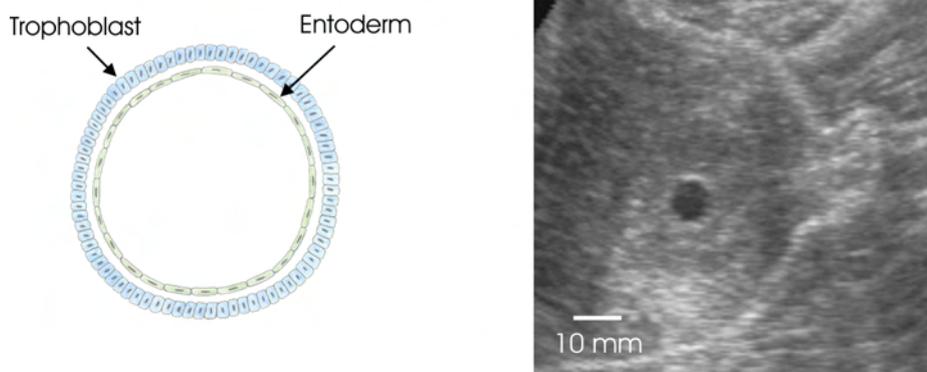


Abbildung 4.1: li: Schema 2-blättrige Keimscheibe aus Trophoblast und entodermalen Zellen (Dottersack). re: korrespondierendes Sonogramm. Der Embryo konnte in diesem Stadium sonographisch nicht nachgewiesen werden

während der pränatalen Entwicklung noch nicht vollständig geklärt. Amoroso & Perry (1964) beschreiben einen Dottersack in einem 2 g schweren Embryo, der von einem feinen Gefäßnetz überzogen ist. Nach den neu entwickelten Formeln (3.4) und (3.21) entspricht dies einem Alter von ca. 104 bzw. 90 Tagen. Der Dottersack ist nach Amoroso & Perry hier bereits in Rückbildung. Die Gefäßversorgung muss als starker Hinweis auf eine Dottersackplazenta gewertet werden, ebenso wie die Beobachtung einer Choriovitellinmembran in der von Allen *et al.* (2003b) beschriebenen implantierten Blastozyste. Auch Mossman (1987) geht in seinen vergleichenden Betrachtungen über die fötalen Membranen der Säugetiere davon aus, dass der Elefantenembryo vorübergehend eine Dottersackplazenta besitzt (Abb. 4.2). Zeller (1988) betrachtet das Vorhandensein eines Dottersacks in der frühen Ontogenese als typisches Merkmal von Spezies mit superfizieller Implantation, zu denen auch der Elefant gehört (Amoroso & Perry, 1964). Die einzige histologische Studie hierzu ist die von Perry (1974). Perry beschreibt hier eine dreiblättrige Blastozyste in welcher ein Embryonalschild sichtbar ist. Unterhalb des embryonalen Ektoderm befindet sich eine dünne Mesodermischiicht, die sich über den entodermalen Dottersack schiebt. In einem späteren Entwicklungsstadium ist der konvex gebogene Embryo bereits 5 mm groß und in sein Amnion eingehüllt. Der entodermale Dottersack wird teilweise von einer mesodermalen Schicht bedeckt. Exocoel ist noch vorhanden, wird aber schon durch die aus dem Enddarm

hervortretende Allantois verdrängt (Perry, 1974). Perry nimmt an, dass der Dottersack in diesem Stadium mit einem Durchmesser von ca. 35 mm seine maximale Größe erreicht hat.

Sonographisch konnte beim Elefanten ab Tag 68 eine Membran dargestellt werden, die aufgrund ihrer zum Embryo ventralen Orientierung und anhand vergleichbarer sonographischer Befunde bei Pferd (Kähn, 2003), Hund (Yeager *et al.*, 1992) und Mensch (Timor Tritsch *et al.*, 1990) als Dottersack gedeutet wurde. Da der Dottersack beim Elefanten die Blastozyste anfangs völlig ausfüllt, ist anzunehmen, dass er eine bedeutende Rolle als Resorptions- und Atmungsorgan inne hat. Dies würde auch für die alte Stammesgeschichte dieser Spezies sprechen und eine Erklärung dafür bieten, wie sich der Embryo vor der abgeschlossenen Implantation ernährt. Der Dottersack war sonographisch bis ca. Tag 120 als flüssigkeitsgefüllte, rundlich - ovale Struktur sichtbar. Ungefähr 100 Tage p.o erreichte er mit einem Durchmesser von ca. 37 mm seine größte Ausdehnung. Die Größe des Embryos betrug zu diesem Zeitpunkt ca. 32 mm. Seine offene Verbindung zum Darmrohr verengte sich im Verlauf der weiteren Trächtigkeit zusehends, so dass er schliesslich als gestieltes Säckchen frei beweglich und mal ventral, mal dorsal des Embryos anzutreffen war. Bis Tag 140 p.o konnte der Dottersack noch sonographisch dargestellt werden. In späteren Stadien war dies aufgrund der Größe des gesamten Konzeptus und der voluminösen Allantoissäcke nicht mehr möglich. Eine vollständige Rückbildung des Dottersacks, wie von Amoroso & Perry (1964) beschrieben, konnte aber nicht bestätigt werden.

Die Bildung der Amnionhöhle konnte sonographisch nicht dargestellt werden. Aufgrund der Seltenheit histologischer Präparationen, vor allem junger Entwicklungsstadien, gibt es hierzu auch keine Hinweise in der Literatur. Grundsätzlich wird in der klassischen Embryologie zwischen Spaltamnion und Faltamnion differenziert. Zu den Spezies, die ein Spaltamnion ausbilden, gehören Nager, Primaten und auch der Mensch. Die Bildung der Amnionhöhle findet hier vor der Entwicklung des Dottersacks statt (Drews, 1993). Der ektodermale Anteil der zweiblättrigen Keimscheibe richtet sich auf und öffnet sich zum Trophoblast hin, so dass dieser nun das Dach des entstandenen Spaltraumes bildet. Anschließend kleiden amnioblastische Zellen des Embryos die Höhle aus und bilden so die Amnionhöhle.

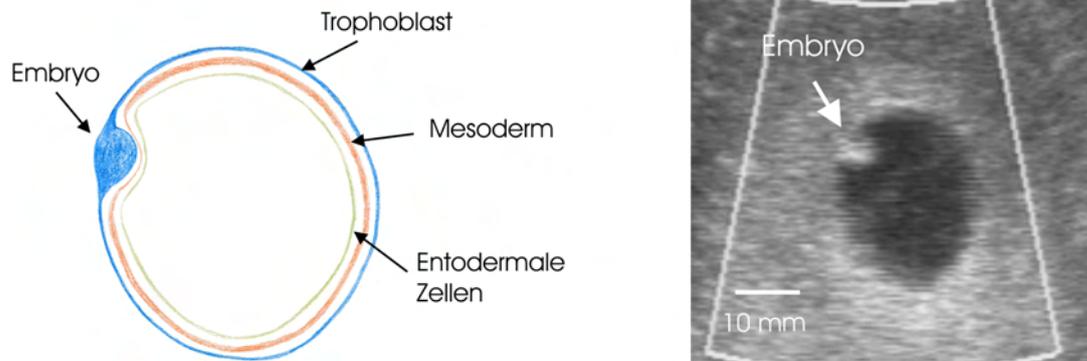


Abbildung 4.2: li: Schema 3-blättrige Keimscheibe aus Trophoblast, Mesoderm und entodermalem Dottersack; re: korrespondierendes Sonogramm (Tag 68 p.o)

Ein Faltamnion hingegen entwickelt sich nach der Entstehung des Dottersacks aus der dreiblättrigen Keimscheibe (Schnorr, 1985). Die Mesodermischiicht spaltet sich in ein dem Ektoderm zugewandtes parietales und ein dem Entoderm zugewandtes viszerales Blatt. Die so gebildeten Amnionfalten vereinigen sich über dem Embryo und hüllen diesen ein. Im Verlauf der Amnionbildung erfolgt auch die Abfaltung des Embryos vom Dottersack. Typische Vertreter der Faltamnionbildung sind Fleischfresser und Huftiere.

Aufgrund seiner Verwandtschaft zu den Huftieren bildet der Elefant wahrscheinlich ein Faltamnion aus. Das frühe Auftreten des großen Dottersacks spricht ebenfalls für diese Hypothese. Auch Perry (1974) spricht von einem Faltamnion. Die ersten sonographischen Darstellungen des Embryos an Tag 68 (Abb. 3.2(a)) deuten darauf hin, dass eine Abfaltung zu diesem Zeitpunkt noch nicht stattgefunden hat. Spätestens ab Tag 80 jedoch ist eine deutliche dorsokonvexe Krümmung festzustellen. Die Amnionmembran selbst konnte sonographisch nicht dargestellt werden. Ein echoloser, flüssigkeitsgefüllter schmaler Spalt um den Embryo wurde jedoch als Amnionhöhle gedeutet (Abb. 3.8(b)).

Die definitive Plazenta wird beim Elefanten von der Allantois gebildet. Während beim Menschen und anderen Säugern die Allantois von der gestielten, entodermalen Blase zur rein mesodermalen Gefäßbildung reduziert wurde, besitzt der Elefant noch eine große, membranöse Allantois (Abb. 4.3). Die ungewöhnliche Aufzweigung der jeweils paarig angeleg-

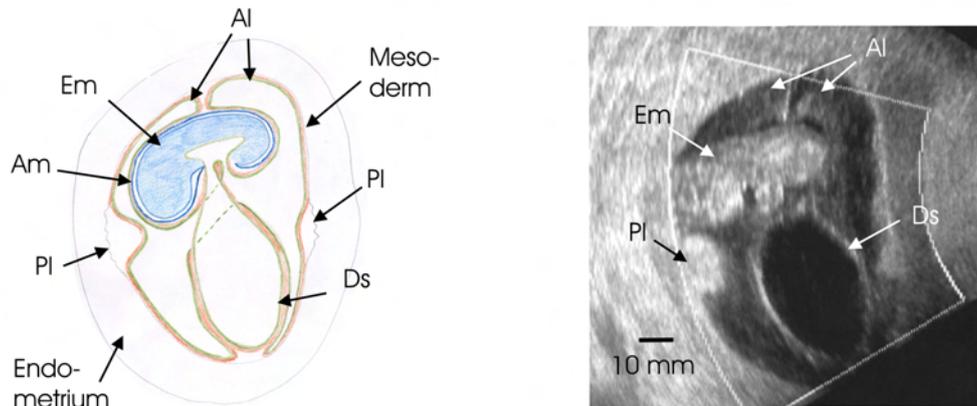


Abbildung 4.3: li Schema: Die Amnionhöhle (Am) liegt dem Embryo (Em) eng an. Der Dottersack (Ds) hat keinen Kontakt zum Endometrium. Die Allantois (Al) bildet mit ihrem gefäßführenden Mesoderm die Plazenta (Pl). re korrespondierendes Sonogramm (103 Tage p.o)

ten Nabelarterie- und vene in zwei weitere Gefäßpaare, bestehend aus je einer Vene und Arterie, bedingt eine Vierteilung des Allantoissacks (Amoroso & Perry, 1964). Die Säcke verschmelzen einerseits zum Allantoamnion, andererseits zum Allantochorion und hüllen den Embryo vollständig ein (Amoroso & Perry, 1964)(Abb. 4.3). Eine Chorionhöhle, wie sie vom Menschen bekannt ist, existiert beim Elefanten in diesem Sinne nicht. Vielmehr wird die gesamte extraembryonale Höhle anfangs vom Dottersack, später von der Allantois ausgefüllt.

Sonographisch konnte gezeigt werden, dass die Allantoissäcke im Gegensatz zum Dottersack mit trüber Flüssigkeit gefüllt waren (Abb. 3.8(a)). Bei der Flüssigkeit handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um fötalen Harn, der, von der Niere gebildet, über den Allantoisgang in die Allantoissäcke gelangt. Die Füllung der Allantois, die bereits mit 83 Tagen beobachtet wurde, ist ein Indiz für die ausgeprägte Funktion der Vor- und Nachniere, wie sie von Gaeth *et al.* (1999) beschrieben wurde. Mit fortschreitendem Wachstum nahmen die Allantoissäcke in ihrem Volumen zu. Neben ihrer Funktion als Auffangreservoir für den fötalen Harn sorgen die Allantoissäcke auch dafür, dass dem heranwachsenden Fötus genügend Bewegungsraum zur Verfügung steht, indem sie um das dehnbare Amnion ein

großzügiges Kissen bilden. Die Menge an Allantoisflüssigkeit konnte abgeschätzt werden, indem die Summe der Masse des Muttertieres nach der Geburt, die Masse der Plazenta und die Masse des Neugeborenen von der Masse des Muttertieres kurz vor der Geburt subtrahiert wurde. Die Differenz betrug ca. 90 kg und entspricht somit ungefähr einem Volumen von 90 l. Die große Menge Allantoisflüssigkeit belegt die ausgeprägte Harnproduktion der Nieren und spielt auch beim Geburtsvorgang eine wichtige Rolle. Sobald der Fötus in den Geburtsweg eintritt, rupturieren die Allantoissäcke und setzen ihre Flüssigkeit frei. Cervix, Vagina und Vestibulum werden so befeuchtet und ermöglichen ein leichtes Hinabgleiten des Fötus. Findet die Geburt nicht unmittelbar nach dem Abgang der Allantoisflüssigkeit statt, entsteht zwischen der bereits behaarten Haut des Fötus und der mütterlichen Schleimhaut ein beträchtlicher Reibungswiderstand, der den Geburtsvorgang erheblich erschwert.

Die von Soma & Kawakami (1991) und Amoroso & Perry (1964) beschriebene Aufzweigung der Nabelgefäße in 4 paarige Gefäßstränge, bestehend aus je einer Arterie und einer Vene konnte auch sonographisch bestätigt werden. Die dadurch resultierende kurze Nabelschnur verhindert so entgegen der Auffassung von Moss (2001) eine Strangulierung des Fötus während des Geburtsvorganges.

Es konnte sonographisch dargestellt werden, dass die Bildung der Gürtelplazenta von zwei bis drei voneinander unabhängigen Plazentainseln ausgeht (Amoroso & Perry, 1964). Die Plazenta wuchs von diesen Inseln ausgehend bandförmig aus und bildete einen Ring um die Äquatorialebene des Embryos. Der vollständige Schluss des Plazentagürtels konnte sehr gut mit 3D - Ultraschalltechnik dokumentiert werden. Im Multiplanar Modus war es möglich, genau die gewünschte Ebene, in diesem Fall die Ebene, welche den gesamten Plazentagürtel zeigt, einzustellen. In zwei von drei mit 3D - Ultraschall untersuchten Elefanten war ein geschlossener Plazentagürtel an Tag 105 (E10) bzw. 110 (E11) zu beobachten. Die Plazenta von E12 hingegen war auch in späteren Stadien noch an zwei Stellen unterbrochen. Die Nachgeburten dieser Elefanten wurden untersucht. Dabei bestätigte sich das sonographische Ergebnis: während die geburtsreifen Plazenten von SE10 und SE11 einen geschlossenen Plazentaring aufwiesen, war die Plazenta von E12 an zwei Stellen von häutigem

Allantochorion unterbrochen. Vergleichbare Beobachtungen wurden auch von Amoroso & Perry (1964) gemacht. Aus diesen Befunden kann gefolgert werden, dass die Plazenta in einem Zeitraum von etwa 110 Tagen ihre endgültige Gestalt angenommen hat.

Ein weiteres Merkmal der Plazenta, das sowohl makroskopisch als auch histologisch beschrieben wurde (Amoroso & Perry, 1964; Benirschke, 1983; Allen *et al.*, 2003b) sind die großen Blutlakunen, die sich in den Randzonen befinden. Sonographisch waren die Blutlakunen als echolose, tiefschwarze Bereiche innerhalb des Plazentagewebes sichtbar. Mit Colour Doppler Flow konnten sie eindeutig als blutgefüllt identifiziert werden.

Eine postpartale massive Einblutung in den Uterus, bedingt durch die Ablösung des gefäßführenden Hilus der Plazenta, wie sie von Allen *et al.* (2003b) postuliert wird, konnte durch sonographische Untersuchungen 2 Wochen post partum (n = 5) nicht bestätigt werden.

Der Embryo selbst war erstmals an Tag 62 als echoreiche, rundliche Struktur am Rande der Blastozyste zu erkennen. Mit der Größenzunahme der Allantoissäcke rückte er jedoch immer weiter in die Mitte der Blastozyste vor. Kurz nach der Differenzierung in Kopf und Rumpf zwischen Tag 83 - 90 war der Rüssel als helles, echogenes Dreieck zu erkennen. Seitlich am Kopf waren die Ohren zu sehen und auch die Extremitätenknospen traten als runde Vorwölbungen am Körper hervor. Zwischen Tag 95 - 118 erfuhr der Nabel eine typische Erweiterung, die wegen ihrer Ähnlichkeit mit entsprechenden Strukturen bei anderen Eutheria (Mensch, Ratte, Maus) als physiologische Nabelhernie bezeichnet wurde. Hierbei werden Dünndarmschlingen durch ein gesteigertes Wachstum der Leber aus dem Bauchraum verdrängt und in den Nabelstrang vorgeschoben (Timor Tritsch *et al.*, 1990). Man kann davon ausgehen, dass die Erweiterung des Nabels beim Elefanten auf die gleiche Ursache zurückzuführen ist. Ab Tag 103 war die dreieckige Nase weiter in die Länge gewachsen und nun zweifelsfrei als Rüssel zu bezeichnen. Das frühe Auftreten des charakteristischen Rüssels in der Ontogenese weist darauf hin, dass es sich hier um ein phylogenetisch altes Merkmal handelt. Überhaupt war die gesamte Gestalt des jungen Fötus schon erstaunlich elefantenähnlich und nicht mehr mit einer anderen Spezies zu verwechseln. Diese Feststellung wurde auch schon in heute historischen Artikeln von Durieux (1912) und Lönnberg

(1904) gemacht.

Ein typisches Ultraschallmerkmal ist das sogenannte Mittelecho, mit dem sich die Falx cerebri darstellt. Es dient bei der pränatalen Ultraschalluntersuchung beim Menschen zur Charakterisierung der Hirnreifung (Timor-Tritsch IE., 1991). Ein Mittelecho konnte beim Elefanten erstmals an Tag 108 beobachtet werden. Aufgrund der angeführten Merkmale wie der äusseren Gestalt, der Rückbildung der Nabelhernie und des Auftretens des Mittelechos kann die Embryogenese des Elefanten mit ca. 100 bis 120 Tagen als abgeschlossen betrachtet werden.

Die frühe Fötalperiode war durch eine Differenzierung der Organe sowie durch weiteres Größenwachstum bestimmt. Eine Organdifferenzierung zeigt sich sonographisch in der Darstellung von Magen- und Harnblase, einer zunehmenden Skelettdifferenzierung, dem Hervortreten der Leber - Lungen - Grenze, der deutlichen Zeichnung der Nieren und nicht zuletzt in der Differenzierung des Gehirns. An Tag 145 konnten auf diese Weise alle Organe sonographisch dargestellt werden. Umso erstaunlicher ist es, dass die Fötalperiode noch bis Tag 640 weitergeht. In Abb. 4.4 ist die Embryonal- und Fötalentwicklung modellhaft dargestellt. Die aus der Zeitachse herausgeklappten Achsen bezeichnen den Teil der Embryonal- bzw. Fötalentwicklung, der sonographisch verfolgt werden konnte. Die wichtigen Entwicklungsschritte während der Embryonalperiode sind in schematischen Zeichnungen verdeutlicht. Trotz der im Vergleich zu anderen Spezies sehr späten Implantation beträgt die Embryonalperiode beim Elefanten nur ca. ein Sechstel der Gesamtträchtigkeit. Im Vergleich hierzu macht die Embryonalperiode des Menschen ca. ein Viertel der pränatalen Entwicklung aus.

Eine sonographische Geschlechtsdifferenzierung war nicht möglich. Es ist anzunehmen, dass die Entwicklung der äußeren weiblichen bzw. männlichen Geschlechtsorgane später in der fötalen Entwicklung erfolgt. Eine fötale Geschlechtsbestimmung über einen erhöhten Blutserumtestosteronspiegel der Mutter wurde von Duer *et al.* (2002) für den asiatischen Elefanten im zweiten und letzten Drittel der Trächtigkeit nachgewiesen. Eine eindeutige sonographische Unterscheidung der Geschlechter ist aber auch sicher in der späteren Fetogenese

schwierig, da die weiblichen Genitalorgane eine starke männliche Ausprägung aufweisen: eine externe Vagina fehlt völlig. Stattdessen geht diese in einen ca. 100 cm langen Urogenitalkanal über, der, von großen Klitorisschwellkörpern flankiert, am Beckenboden beginnt, nach kranioventral umschlägt und kranial der Hinterbeine ventral endet (Abb. 1.1). Eine überraschend ähnliche Anatomie der Geschlechtsorgane ist auch von den weiblichen Tüpfelhyänen (*Crocuta crocuta*) bekannt (Frank *et al.*, 1990). Cunha *et al.* (2005) haben die Entwicklung der Geschlechtsorgane während der Ontogenese untersucht und festgestellt, dass die substantielle Entwicklung des Penis und der Klitoris androgenunabhängig erfolgt. Die geschlechtsspezifische Position der Retraktormuskulatur, die Größe und Form des Sinus urogenitalis und die Entwicklung der Prostata hingegen sind androgenabhängige Ereignisse (Cunha *et al.*, 2005). Über die Vor- und Nachteile der Maskulinisierung der weiblichen Geschlechtsorgane bei der Tüpfelhyäne, die wie der Elefant eine weiblich dominierte Sozialstruktur aufweist, wurde schon viel diskutiert (Racey & Skinner, 1979; Muller, 2002). Beim Elefanten liegen hierfür noch keine entsprechenden Untersuchungen vor.

Um eine Erklärung für die lange Trächtigkeit des Elefanten zu finden, muss dessen Ontogenesetyp genauer analysiert werden. Klassischerweise werden zwei Haupttypen in der Ontogenese unterschieden: Nestflüchter und Nesthocker (Portmann, 1938). Letztere sind gekennzeichnet durch eine kurze Tragezeit und große Würfe. Bei der Geburt sind die Jungtiere noch völlig hilflos und nackt. Augen und Ohren sind durch epitheliale Überzüge verschlossen und die Bewegungskoordination sowie die Fähigkeit zur Temperaturregulation sind noch nicht ausgeprägt. Zu den typischen Vertretern der Nesthocker gehören folgende Säugetierfamilien: Insektenfresser (Insectivora), fast alle Fledermäuse (Chiroptera), Fleischfresser (Carnivora) mit Ausnahme der Fleckenhyäne (*Crocuta*), Hasenartige (Lagomorpha) mit Ausnahme des Hasens (*Lepus*), Hörnchen (Sciuromorpha) und Mäuseartige (Myomorpha). Im Gegensatz zu den Nesthockern besitzen Nestflüchter eine lange Tragezeit, an deren Ende sie nur wenig Jungtiere zur Welt bringen. In ihrem Äusseren ähneln die Jungtiere bereits zum Geburtszeitpunkt sehr den Adulten. Auch ihre Bewegungskoordination ist fast vollkommen. Vertreter der Nestflüchter sind die Wale (Cetacea), Robben (Pinnipedia), Paarhufer (Artiodactyla), Unpaarhufer (Perissodactyla), Primaten und

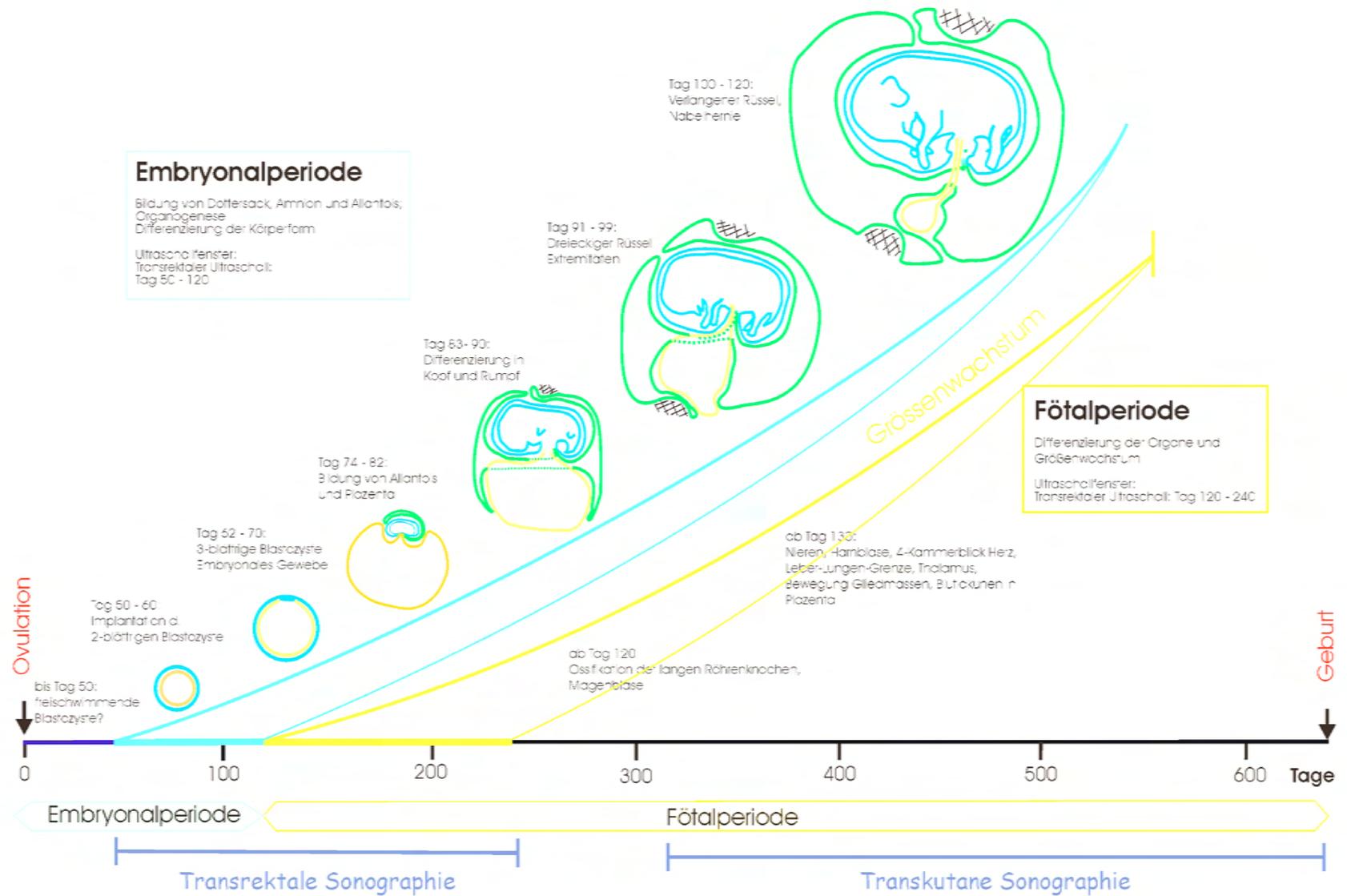


Abbildung 4.4: Schema der pränatalen Entwicklung des Elefanten. Der Teil der pränatalen Entwicklung, innerhalb welcher transrektale Sonographie möglich war, ist als blaue (Embryonalperiode) bzw. grüne (Fötalperiode) Fläche über der Zeitachse dargestellt.

Rüsseltiere (Proboscidea).

Nach Portmann (1938) ist der Nesthockerzustand bei den Säugern primitiv und der Nestflüchterzustand fortgeschritten. Die Herkunft der Nestflüchter von ursprünglichen Nesthockern zeigt sich unter anderem in der Verwachsung der Augenlider während der Fötalperiode. Dieser Mechanismus erhält das feuchte Entwicklungsmilieu der Amnionflüssigkeit, welche die Nesthocker frühzeitig verlassen. Bei Nestflüchtern, die länger in der Amnionflüssigkeit verbleiben, ist dieser vorübergehende Lidverschluss eigentlich nicht notwendig und wird nur verständlich, wenn er als Wiederholung der primitiven Entwicklung gesehen wird.

Durch die längere Gestationsperiode wird bei Nestflüchtern ein höherer Grad der Cerebralisation erreicht (Portmann, 1962). Um den Grad der Cerebralisation zu veranschaulichen, führte Portmann eine sog. Vermehrungszahl ein welche angibt, um welchen Faktor die Hirnmasse bei der Geburt vervielfacht werden muss, um den Adultwert zu erreichen. Für typische Nesthocker beträgt der Vermehrungsfaktor 8 - 9, für Nestflüchter 2 - 3. Der Mensch besitzt einen Vermehrungsfaktor von 4 und nimmt damit eine Sonderstellung ein. Zwar hat der Mensch eine lange Gestationsperiode und bekommt in der Regel auch nur ein Neugeborenes, doch im Vergleich zum echten Nestflüchter ist ein menschliches Neugeborenes noch relativ unvollkommen. Die Proportionen sind noch sehr verschieden vom Erwachsenen, gerichtete Bewegungen können nicht ausgeführt werden und die Abhängigkeit von der Mutter ist sehr ausgeprägt. Viele wichtige Fähigkeiten und Eigenschaften erlangt der Säugling erst in seinem ersten Lebensjahr. Portmann schliesst hieraus, dass bei einem menschenähnlich organisierten Nestflüchter der Geburtstermin später liegen müsste und die Gravidität somit etwa 21 Monate betragen würde. Der Mensch kann als physiologische Frühgeburt betrachtet werden (Portmann, 1938; Bluestone, 2005). Seine Ontogenese ist insofern einzigartig, als bei gesteigerter Hirnentwicklung keine Verlängerung der Gravidität auftritt. Der Schäeldurchmesser ist für die Passage des Geburtsweges, der durch das enge Becken begrenzt wird, der limitierende Faktor. Wichtige Reifungsprozesse, die bei anderen Spezies intrauterin stattfinden, werden folglich in die postnatale Periode verlegt. Dies setzt zwangsläufig eine große Investition in den einzelnen Nachkommen mütterlicherseits voraus.

Der Hamster hingegen besitzt im Hinblick auf seine Körpergröße die kürzeste Gestationsperiode unter den Eutheria (Martin & Maclarnon, 1988). Bereits nach 16 Tagen bringt er bis zu 12 Jungtiere zur Welt. Das Gehirn der Neugeborenen ist noch so unvollständig ausgereift, dass der Hamster als Modellspezies für die Erforschung des Zentralnervensystems gilt (Martin & Maclarnon, 1988).

Über die pränatale Gehirnentwicklung des Elefanten ist leider nicht viel bekannt. Sikes (1971) stellte jedoch schon fest, dass sich die Gehirnmasse eines fast geburtsreifen Fötus mit 4,1 kg kaum von der adulten Hirnmasse mit 4,5 kg unterscheidet. Friant (1969) beschrieb das Gehirn von drei Afrikanischen Elefantenföten mit Schädel - Steiss - Längen von 324, 360 bzw. 710 mm. Dabei beobachtete er, dass das Gehirn des größten Fötus morphologisch sehr dem des adulten Elefanten glich. Weiterhin bemerkte Friant, dass der Elefant ein großes Riechhirn, aber auch, ähnlich wie der Mensch, ein ausgeprägtes Neopallium besitzt. Mariappa (1986), der sich in seinen Beschreibungen des fötalen Gehirns auf Smith (1902) bezieht, weist ebenfalls auf das große Neopallium hin und betont seine morphologische Ähnlichkeit mit dem menschlichen Neopallium. Phylogenetisch betrachtet entwickelt sich das Endhirn aus dem Riechhirn (Drews, 1993). Bei den Reptilien besteht es lediglich aus einer Vorwölbung an der Wurzel des großen Bulbus olfactorius, bei niederen Säugetieren bedeckt es bereits das Mittelhirn. Höhere Säuger zeichnen sich durch eine enorme Oberflächenvergrößerung des Neopalliums aus, die durch die Bildung von Windungen und Furchen noch verstärkt wird. Bei geruchsorientierten Tieren wie beispielsweise dem Hund oder Elefant, erstrecken sich diese bis auf den Bulbus olfactorius. Im Gegensatz zu Mensch und Walartigen ist auch die Hippocampusregion des Elefanten stark gefaltet und vergrößert (Hakeem *et al.*, 2005; Haug, 1970). Die starke Ausprägung des Hippocampus wird von Hakeem *et al.* (2005) mit dem außergewöhnlichen chemischen und sozialen Gedächtnisleistungen des Elefanten in Verbindung gesetzt. Die Matriarchin muss als führende Elefantenkuh ihre Familiengruppe zu Wasserstellen führen können, die geographisch oft sehr weit auseinanderliegen und sich in ihrer Verfügbarkeit saisonal unterscheiden (Payne, 2003). Auch können sich Elefanten über Jahrzehnte an den spezifischen Harngeruch ihrer Mutter erinnern (Rasmussen & Krishnamurthy, 2000).

Das bereits gut ausgeprägte fötale Gehirn könnte eine entscheidende Rolle für die lange Trächtigkeit des Elefanten spielen. Anstatt die Gehirnreifung wie der Mensch auf die postnatale Periode zu verschieben, scheint diese hier noch intrauterin stattzufinden. Die Anatomie des Geburtskanals stellt beim Elefanten keine Begrenzung für das Schädelwachstum des Fötus dar. Bei der Geburt ist der Schädel bereits vollständig verknöchert (Hildebrandt, persönl. Mitteilung). Weitere Hinweise, die die Theorie einer weitreichenden intrauterinen Hirnreifung stützen, sind die aussergewöhnlichen kognitiven Leistungen, die ein Elefantenjunges imstande ist zu erbringen. In Garry Johnsons Zuchtzentrum, Perris, Kanada, wurde gefilmt, wie ein einen Tag altes Neugeborenes einen Ball, der ihm von einem Pfleger zugeschubst wurde, mit dem Rüssel gezielt zum Pfleger zurückrollen konnte. In der African Lion Safari, Cambridge, Kanada, wurde ein sehr klein geborenes Jungtier zum Säugen immer auf ein Podest gestellt, damit es das Euter der Mutter erreichen konnte. Nach einigen Tagen stellte sich das Jungtier ohne Aufforderung auf das Podest, sobald es trinken wollte, worauf seine Mutter ebenfalls zum Podest kam. Diese Begebenheiten verdeutlichen auch das enorme Lernpotential des Elefantenjungen.

4.2 Pränatales Wachstum

Die bisher verwendeten Formeln nach Huggett & Widdas (1951) und Craig (1984) zur Altersbestimmung von Elefantenföten beruhen auf einem angenommenen linearen Zusammenhang zwischen der dritten Wurzel der Masse und fötalem Alter. Aus der Formel nach Huggett & Widdas resultiert, dass das pränatale Wachstum ab Tag 66 p.o beginnt. Craig hingegen nimmt an, dass echtes pränatales Wachstum erst ab Tag 130 p.o einsetzt, die Wachstumsgeschwindigkeit dafür jedoch größer ist als nach Huggett & Widdas.

Da bei Föten in utero die Masse nicht bekannt ist, können diese Formeln hier für die Altersbestimmung nicht eingesetzt werden.

Durch die longitudinale sonographische Untersuchung von trächtigen Elefantenkühen mit bekanntem Ovulationszeitpunkt war es möglich, Wachstumskurven und Formeln basierend

auf der Messung verschiedener biometrischer Parameter wie SSL, BPA, TH und FL zur fötalen Altersbestimmung zu entwickeln. Durch die Einbeziehung formalinfixierter Föten wurde weiterhin eine Formel zur Altersbestimmung auf Basis der fötalen Masse formuliert.

Das Alter der in der Literatur beschriebenen Elefantenföten kann nun anhand ihrer SSL (Formel 3.4) bzw. Masse (Formel 3.7) bestimmt werden. Für den von Amoroso & Perry (1964) beschriebenen, 2 g schweren Fötus E1 mit einer SSL von 40 mm ergibt sich nach Formel(3.4) ein Alter von 104 Tagen, nach Formel 3.7 ein ähnliches Alter von 108 Tagen. Ebenfalls von Amoroso & Perry (1964) beschrieben wurde ein 10 g schwerer Fötus E36 mit einer SSL von 100 mm. Nach Formel 3.4 errechnet sich daraus ein Alter von 143 Tagen, nach Formel 3.7 ist der Fötus jedoch erst 108 Tage alt. Vergleicht man diesen Fötus mit den formalinfixierten Föten EF11 und EF12, die mit einer vergleichbaren SSL von 112 mm und 114 mm bereits eine Masse von 107 g bzw. 114 g besitzen, so erscheinen die angegebenen 10 g bei einer SSL von 100 mm unwahrscheinlich. Es ist anzunehmen, dass hier ein Schreibfehler vorliegt, und der Fötus E36 in Wirklichkeit eine Masse von 100 g statt 10 g besaß. Für 100 g ergibt sich nach Formel 3.7 ein Alter von 145 Tagen. Diese Einschätzung ist wesentlich realistischer. Ein weiteres Merkmal, das eine Alterseinschätzung von 143 bis 145 Tagen sehr wahrscheinlich macht, ist der Dottersack. Der Fötus E36 besaß nach Amoroso & Perry keinen Dottersack mehr. Während die Ultraschallaufnahmen von Föten im Alter von 68 Tagen bis ca. 130 Tagen noch eine Membran aufwiesen, die als Dottersackmembran gedeutet wurde, war dies bei älteren Föten nicht mehr der Fall.

Die Alterseinschätzung auf Basis von Ultraschallmessungen bietet den großen Vorteil, dass nun auch eine Altersbestimmung von Elefantenföten in utero nach einer einmaligen sonographischen Untersuchung möglich ist. Je nach Lage und Erreichbarkeit des Fötus sowie der Qualität und Verlässlichkeit der Messung kann hierzu SSL, BPA, TH oder FL herangezogen werden. Die Beschreibung charakteristischer Merkmale in Tab. 3.2.6 liefert ebenso wichtige Anhaltspunkte über das Trächtigkeitsstadium und kann so für eine Altersbestimmung verwendet werden.

Der Vergleich der neu entwickelten Formeln mit den Formeln nach Huggett & Widdas

und Craig hat gezeigt, dass der bisher angenommene lineare Zusammenhang zwischen der dritten Wurzel der Masse und fötalem Alter in der frühen Trächtigkeit nicht der Wirklichkeit entspricht (Abb. 3.21). Für die Formel von Huggett&Widdas ergab sich eine Unterschätzung des wahren fötalen Alters um ca. 20 Tage. Nach der Craig'schen Formel wurde das Alter der Föten um bis zu 40 Tage überschätzt. Die Umgestaltung der Formel für den Elefanten hat sich im nachhinein nicht als Verbesserung erwiesen. In Anbetracht der langen Trächtigkeit scheinen diese Abweichungen sehr gering. Doch gerade für das Verständnis der Frühentwicklung ist eine exakte Altersbestimmung von enormer Wichtigkeit. In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass sich die Blastozyste erst an Tag 50 p.o sonographisch darstellen lässt. Die weitere Embryonalentwicklung schreitet dann jedoch zügig voran und geht mit großen Veränderungen in der Gestalt des Embryos und der Ausbildung der extraembryonalen Organe einher. Eine ungenaue Alterseinschätzung in dieser frühen Phase führt daher unweigerlich zu einer Fehlinterpretation der gemachten Beobachtungen.

Es muss allerdings beachtet werden, dass die neu entwickelten Formeln zur Altersbestimmung nur in dem Bereich gültig sind, in welchem sonographische Untersuchungen möglich waren. Eine Altersbestimmung nach dem ersten Drittel der Trächtigkeit ist mit diesen Formeln nicht möglich.

Um das pränatale Wachstum über den gesamten Verlauf der Trächtigkeit beschreiben zu können, wurden die Wachstumsmodelle von Gompertz (1825) und von Bertalanffy (1960) verwendet. Das Wachstum der meisten Spezies besitzt einen sigmoiden Verlauf (Evans & Sack, 1973; Brody, 1945; von Bertalanffy, 1960; Laird, 1967; Timiras & Valcana, 1972). Nach einer anfänglichen Phase starken Wachstums verlangsamt sich dieses nach dem Wendepunkt der Wachstumskurve. Ab hier nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit kontinuierlich ab. Bei der von Gompertz (1825) formulierten Wachstumsfunktion steht der Wendepunkt immer in einem konstanten Verhältnis zum Endwert bei $\frac{1}{e}$, also bei rund 37% des Endwertes. Diese Grundvoraussetzung trifft auf das Wachstum vieler Spezies zu und scheint auch für den Elefanten gut zu passen. Die Asymptote strebt hier gegen 101 cm, was durchaus realistisch ist. Auch der Wendepunkt $A * \frac{8}{27}$ des Wachstumsmodells nach von Bertalanffy

(1960) steht in einem festen Verhältnis zur Asymptote und beträgt ca. 30 % des Endwertes. Die Asymptote liegt mit ca. 115 cm ebenfalls in einem realistischen Bereich. Allerdings liess sich das Wachstumsmodell nach von Bertalanffy etwas weniger gut anpassen als das Gompertz'sche Modell, was sich in einem kleineren Wert für R^2 widerspiegelt.

Da die Angleichung der Wachstumsmodelle an die SSL - Messungen der Elefanten nach dem ersten Drittel der Trächtigkeit nur auf wenigen Abortdaten ($n = 3$) beruht, ist die Altersbestimmung hier weniger exakt. Es ist auch anzunehmen, dass das embryonale Wachstum einen etwas anderen Verlauf zeigt als das anschliessende fötale Wachstum. Von anderen Spezies ist bekannt, dass vor allem in der späten Gestationsperiode große individuelle Schwankungen bezüglich Körpergröße und -masse zu beobachten sind (Kalish *et al.*, 2004).

Die erstellten Kurven sollen vielmehr eine Vorstellung über das Wachstum während der Trächtigkeit geben. Ihr sigmoider Verlauf verdeutlicht, dass das Größenwachstum vorwiegend im ersten Teil der Trächtigkeit stattfindet. Nach dem Wendepunkt verlangsamt sich das Größenwachstum und strebt auf seinen fiktiven Endwert zu. In dieser Phase gewinnt der Fötus durch die vermehrte Bildung von Muskel- und Fettgewebe vor allem an Masse.

Das Größenwachstum ist mit der Geburt natürlich noch nicht beendet. Je nach Spezies wachsen die Tiere noch unterschiedlich lange Zeit weiter, bis die Größe des adulten Tieres erreicht ist. Tiere mit komplexen Sozialsystemen benötigen dafür mehr Zeit als Tiere mit einfacheren Sozialsystemen. Als Beispiel für letztere können die Mäuse herangezogen werden. Hier geht die Entwicklung vom säugenden Jungtier zum reproduktionsfähigen Adulten sehr zügig vonstatten: Weibliche Mäuse können bereits wenige Tage nach dem Absetzen trächtig werden und männliche Mäuse produzieren ca. zwei Wochen nach dem Absetzen Spermien (Barry, 1999). Die Strategie besteht darin, die reproduktive Quantität auf Kosten der Qualität zu maximieren.

Säugetiere mit komplexen Sozialsystemen hingegen besitzen eine verlängerte juvenile Phase, in der das Jungtier nicht mehr von der Muttermilch abhängig ist, die Geschlechtsreife

jedoch noch nicht erreicht hat. In dieser Phase ist das Jungtier besonders verletzlich. Zum einen muss es sich weitgehend selbst um seine Ernährung sorgen und sich dabei gegenüber anderen Gruppenmitgliedern durchsetzen, zum anderen ist es aufgrund seiner körperlichen Schwäche dem Druck von Predatoren vermehrt ausgesetzt. Es ist daher nicht verwunderlich, dass die postneonatale Mortalität in der jugendlichen Phase am höchsten ist (Pereira & Fairbanks, 1993).

Warum also haben die Nachkommen von hochsozialen Säugern wie Wolf, Hyäne, viele Wale und Primaten aber auch Elefant und Mensch eine solche juvenile Phase?

Janson & van Schaik (1993) argumentieren, dass die juvenile Phase essentiell für eine verlängerte Periode des Hirnwachstums und damit verbundener Lernvorgänge ist, welche für den Reproduktionserfolg sozial lebender Säuger verantwortlich sind. Soziale Fleischfresser, Elefanten und Primaten müssen lernen, sich in einer komplizierten Gruppenshierarchie zurechtzufinden. Weiterhin müssen sie durch Erfahrung und Nachahmung lernen zu jagen oder sich andere Nahrungsquellen zu erschliessen. Auch andere Fähigkeiten, wie beispielsweise die Jungenaufzucht, müssen zu einem großen Teil erlernt werden. Der Selektionsvorteil des Lernens besteht in der Anpassungsfähigkeit an verschiedenste Umweltbedingungen wie Klimaveränderungen und Änderung der Nahrungsressourcen (Johnson, 1982; Lancaster, 1985). Ein weiterer Vorteil des langsamen Wachstums während der juvenilen Phase könnte darin bestehen, dass ein langsamer wachsendes Tier weniger Energie benötigt und seine Fähigkeiten zum Nahrungserwerb in dieser Phase weiter ausbauen kann (Janson & van Schaik, 1993). Nach dieser Theorie hat sich die juvenile Phase zu einer Zeit entwickelt in der sich die Wachstumsrate verlangsamt und die Wachstumsdauer verlängert hat (Janson & van Schaik, 1993). Evolutiv könnte die juvenile Phase aber auch auf die Unterdrückung der sexuellen Reifung durch dominantere Gruppenmitglieder erklärt werden. Für Primaten, sozial lebende Carnivoren und Elefanten ist nachgewiesen, dass in der Hierarchie höher stehende Individuen subdominante Individuen unterdrücken und deren sexuelle Entwicklung hemmen (Pereira & Fairbanks, 1993). Diese Hemmung kann direkt durch die Beeinflussung endokriner Regelmechanismen als auch indirekt über Nahrungskonkurrenz erzielt werden.

In der Gruppenshierarchie weiter unten stehende juvenile Tiere mit langsamem Wachstum und spät einsetzender Pubertät könnten so größere Chancen haben, das Erwachsenenalter zu erreichen (Pereira & Fairbanks, 1993). Nach Alexander (1990) gilt: „(...) juvenile life has two main functions: to get to the adult stage without dying and to become the best possible adult.“

Der Elefant verwirklicht diese Strategie durch eine enorme mütterliche Investition in nur wenige Nachkommen. Eine Elefantenkuh kommt mit ca. 9 bis 10 Jahren in die Pubertät (Sukumar, 1992; Moss, 2001) und bringt nach fast zwei Jahren Trächtigkeit ihr erstes Junges zur Welt. Die Laktation kann sich über ein bis zwei Jahre hinziehen (Sukumar, 1992), bevor die Elefantenkuh erneut trächtig wird und ihr nächstes Jungtier nach weiteren 21 Monaten zur Welt bringt. Die durchschnittliche Zwischentragezeit beträgt somit ungefähr drei bis vier Jahre (Sukumar, 1992; Moss, 2001; Laws, 1967). Elefanten sind bis zu einem Alter von ca. 50 Jahren gebärfähig. Damit ergibt sich eine maximale Nachkommenzahl von zehn Tieren. Der Verlust eines Jungtieres wäre somit fatal. Die lange Trächtigkeit aber und die damit verbundene ausgeprägte Hirnreifung in utero ermöglichen es dem Neugeborenen, sich schnell in das komplexe System der Großfamilie einzuordnen. Wie auch andere typische Nestflüchter, wie beispielsweise das Pferd, kann das Elefantenjunge vom ersten Tag an laufen und ist in der Lage, der täglichen Wanderbewegung der Gruppe zu folgen. Durch seine große Lernfähigkeit ist es zudem fähig, auch zu anderen Gruppenmitgliedern als zu seiner leiblichen Mutter eine enge Beziehung aufzubauen. Es ist bekannt, dass sich solche sogenannten „Tanten“ oder „Pflegermütter“ gewissenhaft um das Elefantenjunge kümmern und es oft auch gemeinsam mit ihren eigenen Nachkommen säugen (Moss, 2001). Die erfolgreiche Eingliederung in den Sozialverband setzt also eine schnelle Auffassungsgabe voraus, die wiederum durch die ausgeprägte Hirnreifung in utero gegeben ist. Dies kann insofern als evolutiver Vorteil gewertet werden, als die Chance eines Jungtieres, das Erwachsenenalter zu erreichen und selbst Nachkommen zu haben umso größer ist, je mehr Gruppenmitglieder sich um es kümmern. Diese Theorie wird durch die im Vergleich zu anderen Säugern geringere neonatale und postneonatale Sterblichkeit unterlegt.