

## 4 Diskussion

Die beobachteten Seitenpräferenzen der Rüsselbewegungen von Asiatischen Elefanten bestätigen die Hypothese II, dass die komplexen Bewegungen flexibler Greiforgane mit der Spezialisierung auf eine Seite in ihrer Organisation vereinfacht werden könnten.

### 4.1 Rechts- und Linksrüssler

Die beobachteten freilebenden Asiatischen Elefanten zeigten individuelle Seitenpräferenzen bei Rüsselbewegungen im Kontext der Nahrungsaufnahme.

Jedes der Tiere drehte die Rüsselhand in signifikantem Ausmaß häufiger entweder rechts oder links um eine Futterpflanze (Objektkontakt). Daher können die Elefanten in „Rechts-“ und „Linksrüssler“ unterschieden werden. Die vertikale Orientierung des Grases ist prädestiniert für das Drehen der Rüsselhand zu einer Seite. Möglicherweise wird die Entscheidung, ob sich der Rüssel rechts oder links um das Grasbüschel dreht, von der Präferenz eines Auges zur visuellen Kontrolle der Manipulationen und den damit assoziierten, für die visuell-räumliche Bewegungskontrolle relevanten Regionen des Kortex getriggert. Die visuelle Kontrolle der Futtermannipulation könnte sich auf das Auge beschränken, welches nicht durch den Rüssel verdeckt wird. Obwohl RENSCH und ALTEVOGT (1953) an gefangenen Elefanten mit visuellen Lernexperimenten den Tieren die Fähigkeit zur Nutzung optischer Reize bei der Manipulation von Objekten bescheinigten, waren die experimentellen für die täglichen Bedingungen beim Fressen nicht repräsentativ. Aufgrund der relativ kleinen und lateral platzierten Augen mit engem Sehfeld scheint der visuellen Kontrolle bei der Futtermannipulation nur eine untergeordnete Rolle zuzukommen (MARIAPPA, 1986). Andere Autoren hingegen sehen in der Anhäufung von Ganglienzellen im oberen temporalen Bereich der Retina einen Hinweis auf die Fähigkeit der Elefanten, ihre Rüsselbewegungen binokular visuell zu kontrollieren (STONE & HALASZ, 1989).

Die Seitenpräferenzen bei der Objektmanipulation bestätigten die Befunde an gefangenen Elefanten, die beim Fressen von Blättern und Rinde ebenfalls eine Seite für Rüsselbewegungen bevorzugen (MARTIN, 2001). Ein ausführlicher Vergleich wird noch folgen (MARTIN, in Vorb.). Da die Seitenpräferenzen bei den Rüsselbewegungen der Elefanten im Uda Walawe Nationalpark aus den Daten mehrerer separater Beobachtungstage gepoolt wurden, ist das Phänomen als stabil anzusehen.

Eine vergleichbare Präferenz einer Drehrichtung anderer unpaarer Greiforgane wurde beim Greifschwanz der Klammeraffen festgestellt. Als 5. Extremität vorwiegend in der Lokomotion genutzt, windet sich der greiffähige Teil des Schwanzes bevorzugt in einer

Richtung um das Substrat (DITTWALD, 2001; MATZKE, 2001; DITTWALD et al., 2002). Über ähnliche Seitenpräferenzen weiterer unpaarer Greiforgane wie die Greifschwänze des Opossums, Wickelbären und platyrrhiner Affen wurde bisher noch nichts publiziert. Auch rüsselähnliche Organe wie die Tapirnase oder die Oberlippe einiger Herbivoren wurden unter diesem Aspekt nicht untersucht. Als Beispiele weiterer im Kontext der Nahrungsaufnahme eingesetzter unpaarer Organe seien die Zungen einiger Amphibien und Reptilien erwähnt. Diese schnellen in der Regel geradewegs auf die Beute zu, die an der klebrigen Oberfläche haften bleibt (LAUDER & REILLY, 1994; BELS et al., 1994). Chamäleons umschließen ihre Beute mit der Spitze ihrer Zunge, anstatt die Zungenspitze herumzuwickeln (HERREL et al., 2000). DORAN (1975) klassifizierte die Zungen von Säugetieren in intra- und extra-orale Typen. Ameisenfressende Tiere wie *Tachyglossus*, *Tarsipes* und *Manis* besitzen eine extra-orale Zunge, die von einem einzigen mittigen Nerv innerviert wird. Sie wird herausgestreckt, so dass die Insekten an ihr kleben bleiben. Eine Seitenpräferenz bei diesen Zungen ohne Greiffunktion scheint nicht erforderlich zu sein. Die für die meisten Säuger typischen intra-oralen Zungen dagegen werden bilateral vom *N. hypoglossus* und *N. lingualis* innerviert. Insbesondere Herbivoren sind fähig, ihre Zungen um eine Futterpflanze zu winden (HIEMAE, 2000). Besonders ausgeprägt ist dies bei Giraffen zu beobachten. Studien über Seitenpräferenzen fehlen jedoch.

Über die Hälfte der für diese Arbeit beobachteten Asiatischen Elefanten bevorzugten beim Reichen und Zurückführen eine Seite des Maules in signifikanter Weise. Seitenpräferenzen beim Zurückführen wurden für wilde Elefanten in Indien und Sri Lanka bereits von KURT (1986) erwähnt, der die Individuen als „Rechts-Fresser“ und „Links-Fresser“ identifizierte, jedoch nicht quantifiziert. Da alle Elefanten dieser Studie beim Objektkontakt, jedoch nur die Hälfte der Tiere beim Reichen und Zurückführen Seitenpräferenzen aufwiesen, erscheint die Bezeichnung „Rechts-Rüssler“ und „Links-Rüssler“ akkurater.

Die funktionelle Asymmetrie der umorganisierten Gesichtsmuskulatur des Rüssels könnte analog zu jener der fazialen Asymmetrie bei Primaten sein, die zu verschiedenen emotionalen Signalen (FERNANDEZ-CARRIBA et al., 2002) und Mundformen bei der Vokalisation führt (HOOK-COSTIGAN & ROGERS, 1998). Krallenaffen nutzen beim Fressen vorzugsweise eine Mundseite und zwar in Abhängigkeit der zum Halten des Futters bevorzugten Hand (HOOK-COSTIGAN & ROGERS, 1995). Elefanten haben keine Wahl zwischen zwei Greiforganen. Stattdessen könnte die Technik, mit welcher die um die Pflanze gewundene Rüsselhand geöffnet wird, um die Futterportion auf die Zunge zu schieben, die Wahl der Maulseite beeinflussen. Längere Gräser, die rechts oder links aus der Rüsselhand herausragen, erfordern möglicherweise die Anwendung diverser Techniken und damit auch den Wechsel der Maulseite. Dies mag erklären, weshalb einige Elefanten statt einer signifikanten Seitenpräferenz nur eine Tendenz zeigten.

Ein weiteres Beispiel für die Präferenz einer Körperseite liefern die von LASKA (1998) untersuchten Klammeraffen. In Gefangenschaft bogen sie ihren Greifschwanz ausschließlich

um die rechte oder die linke Seite des Körpers, um mit dem greiffähigen distalen Ende das Futter außerhalb der Handreichweite zu greifen. In Ruheposition wird der Schwanz bevorzugt um eine Seite des Körpers gelegt (LASKA & TUTSCH, 2000). Seitenpräferenzen scheinen demnach auch bei unpaaren, anatomisch symmetrisch organisierten Greiforganen von Vorteil zu sein, die auf den ersten Blick keine Asymmetrien vermuten lassen.

Die nachgewiesene funktionelle Asymmetrie unpaarer Greiforgane kann eine hemisphärische Asymmetrie reflektieren. Im Kortex des Klammeraffen sind spezifische somatosensorische und motorische Repräsentationsareale des Schwanzes im Vergleich zu Altweltaffen ohne Greifschwanz oder zu Neuweltaffen mit einem weniger intensiv genutzten Greifschwanz wie *Cebus* erheblich vergrößert (FULTON & DUSSER DE BARÈNNE, 1933). Dies lässt eine anspruchsvolle neuronale Kontrolle des Greifschwanzes von *Ateles* vermuten. LASKA (1998) wies darauf hin, dass die funktionelle Asymmetrie ein Indiz für vergrößerte kortikale Areale der korrespondierenden Hemisphären sein könnte. Auch der lateralisierte Gebrauch des Mundes (HOOK-COSTIGAN & ROGERS, 1995; 1998) und die faziale Asymmetrie im Kontext der Kommunikation werden auf diese Weise interpretiert (FERNANDEZ-CARRIBA et al., 2002).

Die funktionelle Asymmetrie des anatomisch symmetrischen Rüssels, messbar als Seitenpräferenz, kann demzufolge ein Indikator für die Asymmetrie der Hirnhemisphären sein, wie sie bei anderen Vertebraten bereits beschrieben wurde (WITELSON, 1977; BRADSHAW, 1989; HOPKINS & PILCHER, 2001). Bei Elefanten wurde bisher weder die Repräsentation des Rüssels im motorischen Areal des Kortex genügend untersucht (HAUG, 1970; COZZI et al., 2001), noch wurde ein Hinweis über anatomische Asymmetrien des Gehirns gegeben. Der Kortex ist hochgradig strukturiert mit einem Faltungsindex, der sogar den des Menschen übertrifft (HAUG, 1969). Ein großer Anteil extra-kortikalen Gewebes ist für komplexe, multi-modale oder höher geordnete Gehirnfunktionen reserviert (HOFMAN, 1982). Zytoarchitektonische Unterschiede im Kortex des Elefanten lassen differenzierte kortikale Areale vermuten, obwohl nichts über die präzise Lage der Funktionseinheiten bekannt ist (HAUG, 1966). HAUG (1970) nahm an, dass der Rüssel hauptsächlich vom voluminösen Kleinhirn kontrolliert wird. Die gefundenen Seitenpräferenzen des Rüssels unterstützen jedoch die Annahme, dass der Neokortex einen dominanten Einfluss auf die Bewegungskontrolle ausübt.

Die Seitenpräferenzen der Rüsselbewegungen blieben auf die individuelle Ebene beschränkt. Es wurden keine Seitenpräferenzen auf der Populationsebene gefunden. Dies gesellt die Seitenpräferenzen des Rüssels zu den Pfotenpräferenzen bei Ratten, Mäusen, Katzen und den Fußpräferenzen von Papageien (z. B. WALKER, 1980; BISAZZA et al., 1998), zu den Handpräferenzen bei den meisten untersuchten Tierprimaten (z. B. MCGREW & MARCHANT, 1996; 1997a; 2001) und zu den Seitenpräferenzen des Greifschwanzes bei *Ateles* im Kontext der Lokomotion (DITTWALD, 2001; MATZKE, 2001; DITTWALD et al., 2002) und der Position (LASKA & TUTSCH, 2000). Hinsichtlich der von MCGREW & MARCHANT (1997b)

für Handbewegungen bei Primaten etablierten Seitenpräferenzlevel fügen sich die Rüsselbewegungen freilebender Asiatischer Elefanten zwischen Level 2 für Reichen und Zurückführen und Level 3 für Objektkontakt ein. Individuelle Seitenpräferenzen könnten als bloße Adaptationen des Individuums interpretiert werden, die sich trainingsbedingt ergeben und daher ohne evolutionäre Bedeutung sind (DENENBERG, 1981). Demgegenüber betonen andere Autoren die Relevanz von Lateralisierungen in der Evolution allein aufgrund der Möglichkeit, damit die Effizienz von Gehirnfunktionen zu erhöhen. Solange genügend Individuen einer Population Seitenpräferenzen zeigen, könnte deren Richtung irrelevant bleiben (ROGERS, 1989).

## 4.2 Auffällig starke Seitenpräferenzen beim Objektkontakt

Die Unterschiede zwischen starken Seitenpräferenzen beim Objektkontakt und schwächeren Seitenpräferenzen beim Zurückführen und Reichen führen zu zwei Schlussfolgerungen. Erstens können die Rüsselbewegungskategorien Reichen und Zurückführen in Anlehnung an das motorische Schema, welches die räumliche und zeitliche Organisation von Greifbewegungen beim Menschen beinhaltet (JEANNEROD, 1984; CHRISTEL et al., 1998), als Transportkomponenten funktionell vom Objektkontakt als Manipulationskomponente differenziert werden. Zweitens ist die Manipulation des Objekts eine kompliziertere Aufgabe mit höheren kognitiven Anforderungen im Vergleich zu den Transportkomponenten Zurückführen und Reichen. Offenbar erfordert die Manipulationskomponente ein höheres Ausmaß an Spezialisierung auf eine Seite. Diese Ergebnisse stimmen mit der stärkeren Handpräferenz bei Primaten bei höherer Komplexität einer Aufgabe überein (BECK & BARTON, 1972; FAGOT & VAUCLAIR, 1988; 1991; BYRNE & BYRNE, 1991; BYRNE et al., 2001; PARNELL, 2001; HOPKINS et al., 2002). Des weiteren unterstützen die Befunde die Idee von BYRNE et al. (2001), laterale Spezialisierungen als Parameter zur Einschätzung kognitiver Komplexität zu verwenden. Allerdings zeigten ausführliche Messungen des Handgebrauchs gefangener Schimpansen eine Rechtspräferenz auf Populationsebene, die sich eher als multidimensionale statt als aufgabenspezifische Lateralität herausstellte (WESLEY et al., 2002).

Diese Interpretationen werden mit den Ähnlichkeiten zwischen den Transportkomponenten der Rüsselbewegungen im Hinblick auf die Richtung ihrer Seitenpräferenzen untermauert. Über die Hälfte der Individuen bevorzugte beim Objektkontakt, Zurückführen und Reichen jeweils die gleiche Seite. Nur 19 Tiere zeigten verschieden gerichtete Seitenpräferenzen, wobei zumindest bei den Transportkomponenten, Reichen und Zurückführen, meist die gleiche Seite des Mauls favorisiert wurde. Dass Bewegungen des Rüssels vom Maul von der gleichen Seite beginnen sollten, zu der sie geführt wurden, erscheint als logische Konsequenz eines effektiven Bewegungsablaufs. Allerdings wurde die Futterportion

gelegentlich zurechtgeschoben oder vom Rüssel im Maul manipuliert, weshalb die Option eines Wechsels der Maulseite offen blieb. Es könnte argumentiert werden, dass Elefanten, die einen kontinuierlichen Zahnwechsel haben, jene Maulseite mit der optimalen Molarenfläche zum Kauen bevorzugen. Allerdings erfolgt der Transport des Futters auf die Molaren mit der Zunge, welche die Futterportion vom Rüssel etwa in der Mitte erhält.

Die Elefanten zeigten stärkere Seitenpräferenzen in ihren Rüsselbewegungen verglichen mit den aus publizierten Daten rekonstruierten Indices von Handpräferenzen bei Primaten (MCGREW & MARCHANT, 1996; 2001; PARNELL, 2001; BYRNE et al., 2001). Bei freilebenden Schimpansen rangiert der Seitenindex zwischen 0,07 und 0,37 beim einfachen Greifen nach Futter, erhöht sich jedoch auf bis zu 0,91 beim Angeln nach Termiten oder beim Gebrauch eines Steins zum Öffnen von Nüssen (MCGREW & MARCHANT, 1996; 2001). Gorillas weisen bei der komplexen Manipulation von Futterpflanzen einen Seitenindex von etwa 0,89 auf (BYRNE & BYRNE, 1991). Gefangene Schimpansen zeigen je nach Aufgabe einen Händigkeitindex von 0,03 bis 0,23 (WESLEY et al., 2002). Beim Elefanten erreichte die Seitenpräferenz bei der Objektmanipulation mit dem unpaaren Rüssel bei einem Seitenindex von 0,95 bis 0,99 einen dem Werkzeuggebrauch freilebender Schimpansen oder der komplexen Futterm Manipulation wilder Gorillas vergleichbares Niveau. Reichen und Zurückführen beim Elefantenrüssel erreichten sogar stärkere Seitenpräferenzen als analoge Armbewegungen bei Menschenaffen. Dies hebt die Notwendigkeit der Spezialisierung kognitiv anspruchsvoller motorischer Kontrolle auf eine Seite hervor. Auch im Vergleich zum Seitenindex von 0,49 bei der Drehrichtung des Greifschwanzes von *Ateles* um das Substrat während der Lokomotion (DITTWALD et al., 2002) zeigt der Rüssel eine stärkere Spezialisierung seiner Bewegungen auf eine Seite. Möglicherweise fördert das vertikal orientierte Gras die Seitenpräferenzen des Rüssels eher als die diverse Orientierung des für den Greifschwanz relevanten Substrats im oberen Kronenbereich der Bäume.

### 4.3 Geschlechtsspezifische Unterschiede

Beim Geschlechtervergleich zeigten Kühe generell stärkere Seitenpräferenzen als Bullen, wobei die Unterschiede beim Reichen und Zurückführen ein signifikantes Niveau erreichten. Ähnliche Befunde sind von freilebenden Gorillas bekannt (BYRNE & BYRNE, 1991; PARNELL, 2001). Elefantenkühe haben durch die Spezialisierung ihrer Bewegungen auf eine Seite offenbar einen größeren Vorteil als Bullen. Im Gegensatz zu Bullen leben Kühe in Gruppen und müssen einen großen Anteil ihrer Aufmerksamkeit dem Nachwuchs widmen. (MCKAY, 1973). Möglicherweise machen sie eher von der Möglichkeit Gebrauch, zumindest einfache motorische Programme wie Reichen und Zurückführen durch Beschränkung der Bewegungen auf eine Seite einer Routine zu unterwerfen.

Die Stärke der Seitenpräferenzen unterschied sich nicht zwischen den Altersgruppen. Untersuchungen an Primaten zeigten eine mit zunehmendem Alter sich verstärkende Seitenpräferenz, die mit der Differenzierung der Hemisphären im Verlauf der Ontogenese interpretiert wird (HOPKINS & BARD, 1993; 2000; HOOK & ROGERS, 2000). Diesbezüglich wäre für die Rüsselbewegung ein altersbezogener Anstieg der Stärke der Seitenpräferenz zu erwarten gewesen. Die Ontogenese der Seitenpräferenz könnte allerdings auf ein enges Zeitfenster begrenzt sein, frühzeitig bei Neonaten (bis zu 2 Jahre) mit dem Beginn der Futterexploration erfolgen (MARTIN, 2001) und bei den hier untersuchten Juvenilen bereits abgeschlossen sein.

#### 4.4 Vorteil der Seitenpräferenz

Bei freilebenden Gorillas und Schimpansen konnten Selektionsvorteile von Seitenpräferenzen direkt über den Präferenzindex quantifiziert werden. Individuen mit stärkerer manueller Lateralität fressen schneller (BYRNE & BYRNE, 1991; MCGREW & MARCHANT, 1999). Allerdings kann nicht ausgeschlossen werden, dass diese Effekte allein durch Übung zustande kommen und verschiedene Erfahrungen die zugrundeliegende Ursache sind. In dieser Studie wurde die Dauer jeder Rüsselbewegung gemessen, um die Vorteile der Seitenpräferenz zu untersuchen. Bei einem großen Herbivoren wie dem Elefanten, der als schlechter Futterverwerter auf den Konsum großer Futtermengen angewiesen ist, sollten schnellere Rüsselbewegungen die Futtereinnahme erhöhen und damit langfristig die Fitness steigern. Die Ergebnisse zeigten eine signifikant negative Korrelation zwischen Seitenindex und der Dauer beim Reichen und Zurückführen. Infolge der Zeitersparnis können starke Seitenpräferenzen beim Reichen und Zurückführen die aufgenommene Futtermenge erhöhen, vorausgesetzt, das Volumen der zum Maul transportierten Futterportion bleibt konstant. Umgekehrt könnte die Maximierung der Rate an Futterportionen eine stärkere Seitenpräferenz erforderlich machen. In welcher Weise sich Seitenpräferenz und Futtereinnahme aufeinander auswirken, bedarf einer weiteren Studie. Zudem muss noch untersucht werden, ob und auf welche Weise sich die Zunahme des Futterkonsums infolge der Etablierung von Seitenpräferenzen langfristig auf Wachstum, Gewicht und Reproduktionserfolg auswirken. Die Vorteile einseitiger Spezialisierungen überwiegen die Nachteile von Seitenpräferenzen wie z. B. die Beschränkung der Bewegungsmöglichkeiten auf eine Seite. Die Konzentration der Rüsselbewegungen auf eine Seite könnte es dem Elefanten ermöglichen, seine Manipulationsgeschicklichkeit mit einem größeren und diverseren Spektrum höchst präziser Bewegungen auf der bevorzugten Seite zu erweitern. Diese Spezialisierung scheint effizienter zu sein, als alle Manipulationen in allgemeinerer und unspezialisierterer Weise beidseitig auszuführen.

## 5 Zusammenfassung

Das Manipulationsgeschick des Elefantenrüssels im Umgang mit Objekten erinnert an die Objektexploration der Hände bei Primaten. Diese zeigen im Gebrauch ihrer Hände eine Seitenpräferenz, die mit der Spezialisierung der motorischen Kontrolle auf eine der beiden Hemisphären des motorischen Kortex einhergeht. Daher wurde geprüft, ob sich gemäß Hypothese II auch beim unpaaren Rüssel Spezialisierungen der Bewegungen auf eine Seite ergeben. Dies ist in Form (a) der Drehrichtung der Rüsselhand um vertikal orientierte Futterpflanzen beim Objektkontakt sowie (b) anhand der Seite des Mauls beim Zurückführen und (c) beim Reichen messbar.

41 Individuen freilebender Asiatischer Elefanten (*Elephas maximus*) wurden im Uda Walawe Nationalpark (Sri Lanka) beim Fressen von Gras gefilmt. Anzahl und Dauer rechts und links gerichteter Rüsselbewegungen in den Bewegungskategorien Objektkontakt, Reichen und Zurückführen wurden mit Hilfe des Computerprogramms *Observer Video Analysis* individuell gemessen.

Alle Individuen zeigten eine signifikante Seitenpräferenz beim Objektkontakt und wurden daher als „Rechts-“, bzw. „Linksrüssler“ bezeichnet. Beim Reichen und Zurückführen zeigten die Tiere eine schwächere Seitenpräferenz, wobei die Kühe einen höheren Seitenindex aufwiesen als die Bullen. Je stärker hierbei eine der Seiten bevorzugt wurde, umso weniger Zeit nahmen Reichen und Zurückführen in Anspruch.

Die Ausbildung von Seitenpräferenzen selbst bei unpaaren flexiblen Greiforganen wird als Hinweis auf die Spezialisierung der motorischen Kontrolle der Rüsselbewegungen auf eine der beiden Hemisphären des motorischen Kortex diskutiert. Dies bestätigt Hypothese II. Infolge der Beschränkung des neuronalen Kontrollaufwandes auf eine Seite könnte sich die funktionelle Kapazität des Gehirns vergrößern und die Organisation der Bewegungen des Rüssels vereinfachen. Statt die Bewegung beidseitig generalisiert zu belassen, ist mit der Ausbildung von Seitenpräferenzen insbesondere beim Objektkontakt die Erweiterung des Spektrums an Manipulationsbewegungen möglich. Die mit zunehmender Spezialisierung auf eine Maulseite beim Reichen und Zurückführen abnehmende Dauer ermöglicht eine schnellere Nahrungsaufnahme und erweist sich damit als Selektionsvorteil für den Megaherbivoren Elefant, der auf einen hohen täglichen Futterkonsum angewiesen ist.