

2. Literaturübersicht

2.1 Systematische Stellung des Feldhasen

Der Feldhase (althochdeutsch haso, »der Graue«) von dem Naturforscher Peter Simon Pallas (1741 - 1811) im Jahr 1778 als *Lepus europaeus* benannt, gehört zur Ordnung der Hasentiere (*Lagomorpha*). Diese gliedert sich in zwei große Familien: die Pfeifhasen (*Ochontoridae*) und die Hasenartigen (*Leporidae*). Zur Familie der *Leporidae* gehören 11 Gattungen. Neben den 10 Gattungen der Kaninchen stellt die Gattung Echte Hasen (*Lepus*) die artenreichste Gruppe dar. Zur Gattung *Lepus* gehören 29 Arten (ANGERMANN, 1983). Die Beurteilung der Lagomorphen (*Duplicidentata* ILLIGER, 1811; *Lagomorpha* BRANDT, 1855) als eigene Ordnung gegenüber den Nagetieren (*Rodentia* BOWDITCH, 1821; *Simplicidentata*) ist gut begründet. Ähnlichkeiten mit der Ordnung der Nagetiere erwiesen sich als parallele Anpassungen im Verlauf der Entwicklungsgeschichte (STARCK, 1995). Die Einteilung in eine eigene Ordnung zeigte sich neben den morphologisch-anatomischen Merkmalsunterschieden und Abweichungen in der Blutzusammensetzung (ANGERMANN, 1972) auch vom embryologischen Standpunkt als gerechtfertigt (STARCK, 1958).

2.2 Verbreitung

Anhand von Knochenfunden ließ sich *Lepus* bereits in den voreiszeitlichen Steppen nachweisen (KOENEN, 1956). Während der folgenden Eiszeit konnte nur der dem Klima angepasste Schneehase in Europa überleben (ZÖRNBER, 1981). Postglazial erfolgte eine Besiedlung der Steppen durch *Lepus europaeus*. Die im Folgenden einsetzende Bewaldung wirkte sich ungünstig auf seine Verbreitung aus (SCHNEIDER, 1978). Die stärker werdende Bedeutung der Ackerbauwirtschaft und die damit in Verbindung stehende zunehmende Waldrodung und Ausdehnung der landwirtschaftlichen Nutzflächen erlaubten dem EFh seine heutige weitreichende Verbreitung. Er wird in der Literatur übereinstimmend als »Kulturfolger« bezeichnet und findet heutzutage sein natürliches Verbreitungsgebiet nahezu im gesamten europäischen Raum sowie Vorderasien (ZÖRNER, 1981; NOWAK, 1999).

2.3 Äußere Merkmale

Für den großwüchsigen EFh in den Gebieten des westlichen Europas wurde nach ANGERMANN (1974) in AVERIANOV et al. (2003) eine Kopf-Rumpf-Länge von 55,0

cm - 65,0 cm, eine Hinterfußlänge von 13,0 cm - 15,0 cm, eine Ohrlänge von 11,0 cm - 14,0 cm und ein Körpergewicht von 3,5 kg - 5,0 kg angegeben (AVERIANOV et al., 2003). SCHNEIDER (1978) bestimmte die Kopf-Rumpf-Länge auf 50,0 cm - 70,0 cm, die Hinterfußlänge auf 13,5 cm - 15,8 cm und die Ohrlänge auf 11,0 cm - 15,0 cm; das Körpergewicht zeigte eine Variation von 2,50 kg - 6,50 kg. ZÖRNER (1981) beschrieb die Körpermaße getrennt für das jeweilige Geschlecht. Adulte weibliche Tiere besaßen eine Kopf-Rumpf-Länge von 53,0 cm - 63,0 cm, eine Hinterfußlänge von 12,0 cm - 15,0 cm und eine Ohrlänge von 9,0 cm - 11,5 cm. Für die männlichen Tiere wurde eine Kopf-Rumpf-Länge von 53,0 cm - 63,0 cm, eine Hinterfußlänge von 12,0 cm - 14,7 cm und eine Ohrlänge von 9,2 cm - 11,5 cm angegeben. Das Körpergewicht betrug für die männlichen Tiere 3,91 kg - 3,96 kg und für die weiblichen Tiere 4,05 kg - 4,08 kg.

2.4 Geschlechterverhältnis

RIECK (1987) und ZÖRNER (1996) erwähnten im Geschlechterverhältnis während der pränatalen Entwicklung eine leichte Verschiebung zugunsten der männlichen Tiere. Beim Geschlechterverhältnis der adulten EFh zeigte sich dagegen ein geringfügig erhöhter Anteil weiblicher Tiere in den Herbst-Winter-Populationen (PIELOWSKI, 1969). Die Ursache hierfür wurde vom Autor in einer höheren Überlebenswahrscheinlichkeit der Häsinnen vermutet (PIELOWSKI, 1971). Der relativ geringfügige Überhang der weiblichen Tiere im Spätherbst konnte von anderen Autoren bestätigt werden. In Studien mit großem Stichprobenumfang konnten ZÖRNER (1996) 53,7 % und PEGEL (1986) 50,9 % weibliche Tiere ermitteln; BENSINGER (2002) bestimmte in ihren Untersuchungen 56 % Häsinnen.

2.5 Altersaufbau der Populationen

Das maximale physiologische Alter dieser Tierart wurde von KOENEN (1956) und MÜLLER-USING (1962) mit 8 - 12 Jahren angegeben. In einer Freilandstudie von PIELOWSKI (1971) zu Wiederfängen von Hasen, die im Jugendalter markiert worden waren, konnte der älteste Hase mit 12,5 Jahren gefunden werden. 18 der insgesamt 326 Wiederfänge zeigten ein Alter von mehr als fünf Jahren. Dabei handelte es sich ausschließlich um weibliche Tiere. Der Anteil solcher älteren Tiere schien jedoch sehr gering und wurde als bedeutungslos für die Populationsdynamik eingeschätzt. PETRUSEWICZ (1970) beschrieb, dass sich eine Hasenpopulation nach 5 - 6 Jahren bis auf wenige Individuen erneuert hat. Die Statistik der Feldhasenpopulationen zeigen den

typisch pyramidalen Altersaufbau. Bei Rückmeldungen in Gebieten mit markierten Junghasen nahmen Jungtiere bis zu einem Jahr einen Anteil von 50,0 % - 68,7 % ein. Der Anteil der zwei- bis dreijährigen Tiere lag bereits unter 10 % und der Anteil der vier- bis fünfjährigen unter 5 % (RIECK, 1956; PIELOWSKI, 1975; BROEKHUIZEN, 1979; RIECK, 1987).

2.6 Jagdliche Nutzung

Jagdrechtlich gehört *Lepus europaeus* zu den Niederwildarten (<http://www.ljv-nrw.org>). Bereits im Jahr 944 wurde der Kirche das Jagdrecht auf Hochwild verliehen. Daraus leitete LINDNER (1940) ab, wie weit die Trennung in hohe und niedere Jagd zurückgeht.

Heute ist in Deutschland nach der Bundesjagdzeitenverordnung die Bejagung des EFh vom 1. Oktober bis 15. Januar erlaubt (DEUTSCHER JAGDSCHUTZ-VERBAND e. V., 2003); Jagdzeiten Bundesrepublik Deutschland, VO des Bundesministeriums für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft v. 2. April 1977 (BGBl. I, S., 531), zuletzt geändert durch VO vom 25. April 2002 (BGBl. I, S. 1487). In manchen Bundesländern wurde jedoch diese Zeit nochmals eingeschränkt. So gilt z. B. für das Land Nordrhein-Westfalen abweichend eine Jagderlaubnis vom 1. Oktober bis 31. Dezember (DEUTSCHER JAGDSCHUTZ-VERBAND e. V., 2003); § 19 Abs. 2 und des § 24 Abs. 1 des LJG-NW i.d.F. vom 11.7.1978 (GV. NW. S. 318) zuletzt geändert durch Gesetz vom 10.4. 1997 (GV. NW. S 356), abweichend von § 1 der VO des BMVL über die Jagdzeiten vom 25. April 2002 (BGBl. I. S. 1487).

2.7 Haltung in menschlicher Obhut

Der EFh konnte bisher nicht erfolgreich domestiziert werden. Bereits 1940 regte LIENHARDT die Etablierung von Gefangenschaftszuchten an, um mangelhafte Kenntnisse über die Biologie dieser Tierart zu beseitigen. Trotz der weltweiten Verbreitung des Genus *Lepus* gestalteten sich Haltung und insbesondere Zucht in Gefangenschaft bis in die heutige Zeit aufwendig und schwierig (HEDIGER, 1948; PUGET, 1966; SLAMEČKA und ŠEBOVÁ, 1991). In Zuchtanlagen gehaltene EFh befanden sich in der Vergangenheit in dem Institut National de la Recherche Agronomique in Jouy-en Josas, Frankreich. Dieses wurde durch eine Mehrzahl von Veröffentlichungen zur Reproduktionsbiologie belegt. Dabei umfassten frühe (MARTINERT et al., 1970) und spätere Publikationen (CAILLOL et al., 1992) eine Folge von Studien zu dieser Thematik. Ebenfalls wurden an der Universität von Tel Aviv über einen langfristigen Zeitraum

Forschungsarbeiten an EFh aus einer Gefangenschaftszucht durchgeführt (STAVY et al., 1978; STAVY und TERKEL, 1992).

Derzeit gibt es auf dem Gebiet der Bundesrepublik Deutschland nur eine zoologische Einrichtung (<http://www.tierpark-goerlitz.de>), die den EFh zu ihrem Tierbestand zählt. Darüber hinaus existiert in der Schweiz ein Tierpark, der diese Tierart dauerhaft in seinen Bestand aufgenommen hat (<http://www3.stzh.ch>, Wildpark Langenberg). Die Haltung und Zucht von EFh ist zwar möglich, wird jedoch nur von wenigen Institutionen derzeit in Europa betrieben. Dabei handelt es sich auch hier wieder vorrangig um Forschungseinrichtungen bzw. kommerziell genutzte Zuchtanlagen. Zuchtstationen von EFh, die momentan für wissenschaftliche Untersuchungen genutzt werden, bestehen heute z. B. seit 1985 in Österreich an der Veterinärmedizinischen Universität der Stadt Wien (HARTL et al., 1991; <http://www.vu-wien.ac.at>) sowie seit 1987 in der Slowakei (SLAMEČKA und ŠEBOVÁ, 1991). In Deutschland wurde am IZW im Jahr 2002 eine Haltung und Zucht dieser Tierart etabliert (<http://www.izw-berlin.de>).

2.8 Populationsentwicklung

RIECK (1956) benannte für den EFh einen beginnenden allmählichen Rückgang bereits in der zweiten Dekade des letzten Jahrhunderts. Insbesondere wurde aber für die letzten vier Jahrzehnte vielfach eine deutliche Abnahme der Jagdstrecken dieser Tierart in verschiedenen Ländern Europas beschrieben. Beispiele hierfür sind: Deutschland (ENGELHARDT et al., 1985; STUBBE et al., 1994; MÜLLER, 1996; SCHÄFERS, 1996; AHRENS und KOTTWITZ, 1997; HOFFMANN et al., 1997; ESKENS et al., 1999; KUGEL, 2000; KILIAS und ACKERMANN, 2001; SPITTLER, 2001), Schweiz (SALZMANN-WANDELER, 1976; PFISTER et al., 2002), Frankreich (MARBOUTIN und PEROUX, 1995), Österreich (ONDERSCHEKA, 1996) und Polen (PANEK und KAMIENIARZ, 1999).

Die Jagdstrecken wurden mangels langfristiger und flächendeckender Untersuchungen der realen Dichte bisher als Grundlage zur Ableitung von Bestandstrends verwendet. Die Streckenzahlen wurden jedoch schon vor einigen Jahren als nicht-einheitliche Datengrundlage eingeschätzt (BOYE, 1996).

Wurden Ende der 1970er Jahre in Deutschland noch 1,4 Mill. Hasen während einer Jagdsaison erlegt, so ging diese Zahl auf ca. 400.000 Stück am Ende der 1990er Jahre zurück (DOBIAS, 1997). Die Entwicklung der Jagdstrecken in Deutschland zeigte bereits seit Mitte der 1960er Jahre einen deutlichen Unterschied zwischen dem west- bzw.

ostdeutschen Raum. Dieses setzt sich bis in die heutige Zeit fort. Auf dem Gebiet der alten Bundesländer wurden Ende 1990 durchschnittlich noch 2 Feldhasen je km² erlegt. Dagegen betrug auf dem Gebiet der neuen Bundesländer die Zahl erlegter Tiere bereits seit 1980 nur noch 0,1 - 0,2 Hasen km² (STRAUSS und POHLMAYER, 2001 b).

Regional konnten insbesondere in den letzten Jahren unterschiedliche Bejagungsintensitäten mit zum Teil völliger Schonung dieser Tierart z. B. in Niedersachsen (STRAUSS und POHLMAYER, 1996) und Hessen (BENSINGER et al., 2000) verzeichnet werden. Im Rahmen von Wildtiererfassungsprogrammen ermittelte ausgeprägte lokale Abundanzunterschiede erfordern zukünftig eine differenzierte Betrachtung in den jeweiligen Habitaten (STRAUSS und POHLMAYER, 2001 a).

Gleichwohl dokumentieren die Jagdstrecken jedoch einen rückläufigen Trend. Es kann davon ausgegangen werden, dass 1950 - 1970 Jahre deutlich höhere Feldhasendichten anzutreffen waren (AVERIANOV et al., 2003).

Eine mehr exakte und wissenschaftlich nachprüfbarere Methode stellt die Erfassung der Bestandsdichten durch Scheinwerfertaxation dar (PEGEL, 1986). Die flächendeckende Erfassung auf dem Gebiet der Bundesrepublik Deutschland wurde 2001 in Auftrag gegeben (Landesforstanstalt Eberswalde, Universität Trier, Tierärztliche Hochschule Hannover, 2002).

Seit 1994 wird der EFh in Kategorie 3 (gefährdet) für die Bundesländer Hessen und Mecklenburg-Vorpommern sowie in Kategorie 2 (stark gefährdet) für die Bundesländer Sachsen-Anhalt, Brandenburg und Berlin geführt (NOWAK et al., 1994). Im Mai 2000 wurde er schließlich in Kategorie 3 der Roten Liste des Landes Nordrhein-Westfalen aufgenommen (FELDMANN et al., 1999). Der tatsächliche Gefährdungsgrad dieser Tierart wird jedoch weiterhin kontrovers diskutiert und der Sinn der Gefährdungseinstufung, insbesondere ihr Nutzen im Hinblick auf Lösungsansätze für den Erhalt dieser Tierart, in Frage gestellt (SPITTLER, 2001).

2.9 Rückgangsursachen

Populationsdichten sind multifaktoriell geprägt. Das spiegelt sich auch in der Ursachenforschung zum Rückgang des EFh wider. Die Ergebnisse der internationalen Forschung zeigen auf, dass verschiedene Faktoren an dem komplexen Beziehungsgefüge ursächlich beteiligt sind. Eine konkrete Risikoeinschätzung für diese Tierart gelang bisher nicht, aber von einer Bedrohung wird allgemein ausgegangen. Das belegt die Zunahme der

Bundesländer, in denen der EFh in der Liste bedrohter Tierarten aktuell geführt wird (STRAUSS und POHLMAYER, 2001 b).

2.9.1 Infektionskrankheiten

In vielen Untersuchungen wurde eine mögliche Belastung der Populationen durch virale, insbesondere durch das EBHSV, European Brown Hare Syndrom Virus (Calicivirus klassifiziert nach OHLINGER und THIEL, 1991), (FRÖLICH et al., 1996; ESKENS et al., 2000), durch bakterielle (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; KÖTSCHKE und GOTTSCHALK, 1990) sowie durch parasitologische Erkrankungen (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; NICKEL, 1995) beschrieben. Mit Ausnahme von temporären Seuchenzügen, z. B. EBHSV, schienen sich diese Krankheitsgeschehen nicht langfristig bestandsreduzierend auszuwirken (STRAUSS und POHLMAYER, 2001 b), obwohl viele Infektionskrankheiten lokal einen erheblichen Einfluss ausüben können. Der Kondition und Adaptationsfähigkeit wurde dabei eine entscheidende Rolle zugeschrieben (FRÖLICH et al., 2001). Eine herausgehobene Bedeutung wurde der Kokzidiose bei der Jungtiersterblichkeit, insbesondere im Zusammenhang mit feucht-kalten Witterungsbedingungen, beigemessen (NICKEL, 1995; SPITTLER, 2001). FRÖLICH et al. (2003) konnten in Schleswig-Holstein zwar in den lokalen Feldhasenbeständen Antikörper gegen EBHSV, *Yersinia spp.* und *Toxoplasma gondii* feststellen, jedoch wurde diesen Infektionskrankheiten dort nur eine untergeordnete Bedeutung für die Populationsdynamik zugeschrieben.

2.9.2 Klimatische Bedingungen

Negative Einflüsse lokaler Klimabedingungen auf die jährlichen Zuwachsraten wurden von BRESINKSI (1976), EIBERLE et al. (1982) und NYENHUIS (1995) genannt. Die Ursachen für die sprunghaften Streckenrückgänge, die Ende der 1970er Jahre beobachtet wurden, waren in überdurchschnittlich nass-kalten Witterungsverhältnissen begründet (SPITTLER, 1987). Langfristige Änderungen klimatischer Bedingungen in Mitteleuropa, die durch Arealverschiebungen den Rückgang des EFh beeinflussen, fanden bei MÜLLER (1996) Erwähnung.

2.9.3 Bejagungsintensität

Die Diskussion um die Bejagung dieser Tierart und der mögliche langfristige Einfluss der Jagd auf die Populationsdichten wird von den verschiedenen Interessengemeinschaften

kontrovers geführt (BOYE, 1996). Eine Reduzierung des Bestandes lässt sich auf Grund unangemessener lokaler Bejagung nicht ausschließen, jedoch konnte in den letzten Jahren in erster Hinsicht eine Zurückhaltung bei der Bejagung und in manchen Gebieten eine vollständige Schonung registriert werden (SPITTLER, 2001; STRAUSS und POHLMAYER, 2001 a).

2.9.4 Prädation

Auch hinsichtlich der Rolle der Prädation auf die Populationsentwicklung gehen die Meinungen weit auseinander. Als Beutegreifer für den Hasen wurden Rotfuchs (PEGEL, 1986; SPÄTH, 1989), Greifvögel sowie Hunde und Katzen (AHRENS und MORDHOSRT, 1994), Hermelin, Marder und Rabenkrähe (BOYE, 1996; SPITTLER, 2001) beschrieben. PIELOWSKI (1990) gab an, dass die Beeinflussung des Feldhasenbestandes durch die verschiedenen Prädatoren keine Änderung erfahren hat. Auf Grund der Zunahme der generalistischen Beutegreiferarten jedoch beurteilten andere Autoren die Prädation als zunehmenden negativen Einflussfaktor auf die Populationsdynamik von Niederwildarten (GORETZKI et al., 1999; SPITTLER, 2001). Im Zusammenhang mit den Tollwutseuchenzügen und dem damit verbundenen lokalen Rückgang der Füchse konnte ein gleichzeitiger Anstieg der Hasenpopulationen beobachtet werden (SPITTLER, 1972). Auch heute wird eine negative Korrelation zwischen den Bestandsdichten des EFh und des Rotfuchses bestätigt (FRÖLICH et al., 2003).

2.9.5 Anthropogene Einflussfaktoren

Anthropogen verursachte Biotopveränderungen wurden bisher häufig an erster Stelle als mögliche Rückgangsursachen genannt. Arbeiten zu dieser Thematik erstellten PIELOWSKI (1966; 1990), SCHROEPFER und NYENHUIS (1982), MARBOUTIN und AEBISCHER (1996), AHRENS und KOTTWITZ (1997), RÜHE (1999), PANEK und KAMIENARZ (1999) sowie VAUGHAN et al. (2003). Die innerhalb der letzten Jahrzehnte stattgefundenen Veränderungen in der Bearbeitung der landwirtschaftlichen Nutzflächen wurden besonders hervorgehoben. Dabei schrieb PIELOWSKI (1990) den schnell fahrenden Maschinen mit breitem Aktionsradius einen direkten, negativen Einfluss auf die Mortalitätsraten des Jungwildes zu. In diesem Zusammenhang wurde der Begriff des «Ernteschocks» geprägt. Nach der Ernte der Hauptfrucht gehen bedingt durch die heutige Art und Weise der schnellen Feldbearbeitung große Flächen des Deckungs- und Äsungsangebotes verloren (ONDERSCHEKA, 1996).

2.9.5.1 Schadstoffe und deren mögliche Einflüsse auf die Physiologie der Fortpflanzung

Zunehmend steigt die Zahl der Berichte über Auswirkungen anthropogener Schadstoffe auf die Reproduktionsleistung von Wildtierpopulationen (COLBORN et al., 1993, BROWN, et al., 1996; HOSE und GUILLETTE, 1995; CAMPELL und HUTCHINSON, 1998). Dabei wird der Begriff Schadstoffe und Umweltchemikalien häufig synonym benutzt. Das Umweltprogramm der Bundesregierung¹ definierte Umweltchemikalien als Stoffe, die durch menschliches Zutun in die Umwelt gebracht werden und in Mengen und Konzentrationen auftreten können, die geeignet sind, Lebewesen, insbesondere den Menschen zu gefährden (Hrsg.: HULPKE, KOCH und WAGNER, 1995).

Die Zahl toxisch wirkender Substanzen, die sich im Boden, im Wasser als auch in der Luft anreichern können und über die Pflanzen in die Nahrungskette von Tier und Mensch gelangen, ist groß und ergibt eine lange Liste. Chemische Natur und Anwendung können dabei sehr unterschiedlich sein.

In der Humanmedizin werden die Auswirkungen der veränderten Umwelt und des menschlichen Lebenswandels, insbesondere auf die Fruchtbarkeitsleistung männlicher Individuen, seit mehreren Jahrzehnten intensiv diskutiert (KAVLOK et al., 1996; JAHN und GÜNZEL, 1997).

In der Liste der umwelttoxischen Substanzen werden Herbizide, Insektizide und andere Agrochemikalien, z. B. Chlorcholinchlorid als Halmverkürzer, Weichmacher aus Kunststoffen, polychlorierte Biphenyle, Pharmazeutika, ionisierende Strahlung und Schwermetalle wie Blei, Cadmium, Quecksilber und Arsen, genannt.

STUBBE und STUBBE (1997) führten in verschiedenen Naturräumen umfangreiche Untersuchungen zum Gesundheitsstatus des EFh durch. Im Rahmen dieses Projektes erfolgten auch Rückstandsuntersuchungen auf Schwermetalle, persistierende Organochlorverbindungen sowie kumulierte Radioaktivität. Nach Angaben der Autoren fanden sich jedoch keine Anhaltspunkte für eine nachhaltige Schädigung, die zum Rückgang der Populationen geführt hätte.

LUTZ (1999) konnte zeigen, dass die in den letzten Jahren eingeführten Gesetzesänderungen zu schadstoffärmeren Kraftstoffen sich sowohl beim Rehwild als auch beim EFh positiv auf die Schadstoffbelastung auswirken.

¹ Umweltbundesamt (Hrsg.), Was Sie schon immer über Umweltchemikalien wissen wollten, S. 178, Stuttgart: Kohlhammer 1980

2.9.5.1.1 Endokrin - aktive Umweltchemikalien

Eine besondere, nach Wirkung zusammengefasste Substanzgruppe sind die sogenannten „Endocrine disruptors“ (Ed). Sie wirken auf die endokrine Fortpflanzungssteuerung und sind als exogene Einzelsubstanzen oder Gemische, die eine Funktionsveränderung des endokrinen Systems bedingen, definiert.

Endokrin wirksame Umweltchemikalien können nachteilige Effekte auf die Gesundheit eines intakten Organismus, und/oder seiner Nachkommen und/oder der gesamten Population haben. Darüber hinaus wurden die „potential endocrine disruptors“ als Stoffgruppe abgegrenzt. Hierbei handelt es sich um Substanzen, die möglicherweise störend in die hormonellen Regelkreise eingreifen (VOS et al., 2000). Die endokrine Funktion kann durch eine Störung auf die Synthese, die Sekretion, den Transport, die Bindung oder Elimination körpereigener Hormone erfolgen und hat Auswirkungen auf die Aufrechterhaltung der Homeostase, Fortpflanzung, Entwicklung und / oder auf das Verhalten.

Ed sind beispielsweise Xenosteroide. Das sind Stoffe, die auf Grund struktureller Ähnlichkeiten mit körpereigenen Steroiden eine endokrine Wirkung haben können. Zu den Xenosteroiden gehören verschiedene chemische Verbindungen, z. B auch Substanzen pflanzlicher Herkunft. Der sicherlich am besten bekannte östrogene Effekt von Phytoöstrogenen ist die Süßkleekrankheit. PRICE und FENWICK (1985) wiesen nach, dass es durch die verstärkte Aufnahme von Rotklee zu Infertilität bei Schafen kommt. WUTTKE et al. (1999) erstellten eine lange Liste möglicher Fremdstoffe mit endokriner Wirkung. Zur Zeit wird unterschieden zwischen Substanzen mit östrogener (Phthalate; ortho-substituierte polychlorierte Biphenyle; Dichlordiphenyltrichlorethan, DDT; Dichlordiphenyldichlorethylen, DDE; Methoxychlor; Bisphenol A; Alkylphenole), antioestrogener (Dibenzo-p-dioxine; coplanare polychlorierte Biphenyle), antigestagener (Carbamate) und antiandrogener (Vinclozolin; DDE; Methoxychlor; Dibenzo-p-dioxine; Flutmid; Linuron) Wirkung (PFLIEGER-BRUSS und SCHILL, 2002).

Bei verschiedenen Invertebraten, Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren wurde ein kausaler Zusammenhang zwischen Xenoöstrogenexposition, der gestörten Fruchtbarkeit und lokalen oder regionalen Populationsveränderungen nachgewiesen (VOS et al., 2000). In Tierexperimenten konnte gezeigt werden, dass insbesondere eine *in-utero* oder perinatale Exposition mit exogenen Östrogenen oder Antiandrogenen negative Auswirkungen auf die Fertilität der Nachkommen hat (SKAKKEBAEK et al., 2001). Die Effekte auf die Reproduktionsphysiologie beinhalten außerdem Maskulinisierungen und

Feminisierungen bei weiblichen bzw. männlichen Nachkommen, Veränderungen an den Reproduktionsorganen mit Fehl- und Missbildungen, Embryotoxizität, foetale Entwicklungsstörungen sowie eine beeinträchtigte Reproduktionsfunktion bis zur Unfruchtbarkeit ein (VOS et al., 2000; PFLIEGER-BRUSS, und SCHILL, 2002).

Die Bewertung des Gefährdungsrisikos ist jedoch auf Grund der Komplexität der Zusammenhänge nur schwer zu erfassen (KAVLOCK et al., 1996). Rezeptorbindung, Speicherung, kumulative Wirkung, Transport, Ausscheidung und Interaktionen zwischen verschiedenen Rezeptoren müssen berücksichtigt werden. Organisationsebene und Entwicklungsstadien der Zielorgane sowie die Speziespezifität spielen eine entscheidende Rolle.

2.9.6 Problematik

Die Ursachenforschung für den Rückgang der Hasenpopulationen gestaltete sich auf Grund der Komplexität schwierig. Die zuvor dargestellten Ursachen können sich direkt oder indirekt auf den Zuwachs einer lokalen Population auswirken. Bestimmende Parameter für den Zuwachs einer Population sind Mortalitätsrate und Fortpflanzungsleistung. Wildtiere, die in unseren Breiten leben, erfahren einen jährlichen Normalverlauf von saisonal determinierten Veränderungen. Der EFh unterliegt dem physiologischen Rhythmus der Fortpflanzungsdepression und

-aktivität. Die Beurteilung der reproduktiven Leistung und möglicher schädlicher Einflussfaktoren bei dieser Tierart setzen die Beachtung der physiologischen saisonalen Variabilität voraus.

2.10 Reproduktionsbiologie

2.10.1 Definition der Fortpflanzung

Fortpflanzung ist definiert als ein zyklischer Prozess, durch den die genetische Information an die nachfolgenden Generationen weitergegeben wird. Bei der geschlechtlichen (*sexuellen*) Fortpflanzung stellen Bildung und Fusion der Gameten, die anschließende Vereinigung der beiden haploiden Kerne und die Entstehung einer diploiden Zygote die Voraussetzung für die Entstehung eines neuen Individuums dar (WEHNER und GEHRING, 1990).

Im Fortpflanzungszyklus bei Säugetieren lassen sich folgende Hauptschritte untergliedern: Befruchtung, Embryonalentwicklung, Oogenese / Spermiogenese, Partnerselektion / Paarung, Östrusinduktion, Gravidität, Geburt und Laktation (BLOTTNER, 2001)

2.10.2 Regulation und Dauer der Fortpflanzungsperiode

Der Einfluss der Photoperiode auf die Fortpflanzung von Säugetieren ist bereits seit vielen Jahrzehnten bekannt (BAKER und RANSON, 1932; BISSONETTE, 1932). Saisonale Schwankungen der Fortpflanzungsleistung als Anpassung an Umweltveränderungen wurden als ein häufiges Phänomen bei Säugetieren der kalten und gemäßigten Zonen identifiziert. Dieses stellt sicher, dass Geburt und Aufzucht der Nachkommen unter günstigen Umweltbedingungen erfolgen (STEINLECHNER und NIKLOWITZ, 1992). Die Rolle verschiedener Umweltfaktoren, insbesondere der Wechsel der Tageslängen auf die Regelung der Hypophysen- und Gonadenaktivität, wurde bereits intensiv untersucht (BRONSON, 1994; TUREK und CAUTER, 1994).

Beim EFh wird die Fortpflanzungssaison durch die Photoperiode im Zusammenspiel von Epiphyse, Hypothalamus, Hypophyse und Gonaden reguliert (MARTINET und MORET, 1971; LINCOLN 1976; CAILLOL et al., 1986; MEUNIER und MARTINET, 1986; CAILLOL et al., 1989 b; CAILLOL et al., 1990).

Der EFh ist das kleinste europäische Säugetier, das den Winter ohne den Schutz einer Höhle oder eines Baues verbringt (KOEP, W. Schutzgemeinschaft Deutsches Wild e. V., SDWi - Merkblatt, 2000). Der Feldhase ist durch diese spezifische Lebensweise, die ihm und seinen Nachkommen kaum Schutz vor negativen Umwelteinflüssen bietet, in hohem Maße von optimalen Bedingungen bezüglich Nahrungsangebot und klimatischen Verhältnissen abhängig.

Die Phase der Fortpflanzungsaktivität und -fähigkeit des EFh wurde anhand der Entwicklung der Gonaden im Jahresverlauf sowie durch die Erhebung des Trächtigkeits- und Laktationsstatus und durch Beobachtungen zum Sexualverhalten im Freiland für diese Tierart für die Monate Dezember bis September festgelegt (MÖLLER, 1980; RACZYŃSKI, 1964; ZÖRNER, 1981). Auf der südlichen Hemisphäre sind die zyklischen Schwankungen der Reproduktionsaktivität entsprechend den Jahreszeiten verschoben (FLUX, 1967; BONONO und MONTENEGRO, 1997).

MÖLLER (1980) und ZÖRNER (1981) beschrieben die Länge der durchschnittlich beobachteten Fortpflanzungsphase des EFh zwischen 220 und 236 Tagen variiert. LINCOLN (1974) prägte den Begriff «March madness» und verdeutlichte damit den Abschnitt einer intensivierten Fortpflanzungsaktivität in den Monaten Februar bis April.

Unterschiede im Verlauf der Fortpflanzungsaktivität, insbesondere zeitliche Abweichungen beim Wiederbeginn, wurden von verschiedenen Autoren auf klimatische Umstände zurückgeführt (STIEVE, 1952; RACZYŃSKI, 1964; FLUX, 1967; MÖLLER, 1980). Unabhängig von dieser Art der Variation ist gezeigt worden, dass die weiblichen Tiere ca. ein bis zwei Monate später als die Rammler in einen neuen Reproduktionszyklus eintreten (FRAGUGLIONE, 1962; LINCOLN, 1974; ZÖRNER, 1981).

2.10.3 Geschlechtsreife

Das Erreichen der sexuellen Reife beim Junghasen ist abhängig vom Geburtstermin im laufenden Jahr. BREHM (1914) schrieb dazu: *Mit 15 Monaten sind sie erwachsen, schon im ersten Lebensjahre aber zur Fortpflanzung geeignet.*

LINCOLN (1974) und LINCOLN und Mac KINNON (1976) erbrachten den Beweis, dass der Einfluss der wechselnden Tageslängen eine beschleunigte bzw. verzögerte

geschlechtliche Reifung bewirkt. Der EFh erreicht nur dann in seinem Geburtsjahr die sexuelle Reife, wenn er zu Beginn der laufenden Fortpflanzungssaison geboren wurde. Tiere, die später geboren wurden, beenden die Pubertät erst mit dem Beginn der neuen Saison.

RACZYŃSKI (1964) beschrieb, dass bei Junghasen, die am Ende der Reproduktionssaison des Vorjahres geboren wurden, die Reifung des Keimdrüsengewebes im Vergleich zur Wiederanbildung der Hoden erwachsener Tiere verzögert erfolgt. Ein Angleichen ließ sich bis spätestens zum Monat Februar feststellen. Diese zeitliche Verzögerung konnte an der Spermienproduktion belegt werden (HAGEN, 1985).

Bei den weiblichen Tieren konnte eine Ovulation nur dann im Jahr ihrer Geburt durch hormonelle Stimulation ausgelöst werden, wenn sie zu Beginn der Reproduktionssaison geboren worden waren (CAILLOL et al., 1992).

BROEKHUIZEN und MAASKAMP (1981) konnten in ihren Untersuchungen an erlegten Hasen ab dem 4. Lebensmonat Gelbkörper am Ovar nachweisen und damit den frühen Beginn der ovariellen Aktivität dokumentieren. Im Alter von 5 Monaten ließ sich bei 50 % der Tiere im Untersuchungsmaterial eine Trächtigkeit feststellen. In der Arbeit von BRAY (1998) reproduzierten sich 15 % der weiblichen Tiere in ihrem Geburtsjahr. Sie waren alle in der Zeit vor Ende April geboren worden (BRAY, 1998). FLUX (1967) beschrieb in seinen Arbeiten, dass in Neuseeland bis zu 70 % der Junghasen im Jahr ihrer Geburt die Geschlechtsreife erreichen. Dagegen fand VALENTINCIC (1956) in einer kontrollierten Hasenpopulation auf der Insel „Biserni otok“, Rumänien, keine Häsin, die im Jahr ihrer Geburt gesetzt hatte.

Das frühe Eintreten in die Geschlechtsreife wurde auch für andere Hasenarten, wie für den Jack Rabbit (*Lepus californicus*) (GROSS et al., 1974) und den Schneeschuh-Hasen (*Lepus americanus*) (KEITH und MESLOW, 1967; VAUGHAN und KEITH, 1979), beschrieben. In der letztgenannten Arbeit folgerten die Autoren, dass dieses Phänomen nur die Tiere betrifft, die in den ersten Würfen einer neuen Reproduktionssaison geboren wurden.

LINCOLN (1974) bestätigte diese Ergebnisse für den EFh. Die weiblichen Individuen erreichten die Geschlechtsreife im Jahr ihrer Geburt nur dann, wenn der Setztermin vor Mitte des Monats März lag.

2.11 Reproduktionsbiologie der Feldhäsin

2.11.1 Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane

Entsprechend der anatomischen Lehre werden die weiblichen Geschlechtsorgane (*Organa genitalia femininae*) in keimbereitende, keimleitende und keimbewahrende Organe sowie das Begattungsorgan eingeteilt (NICKEL et al., 1987). STRAUSS (1964) gab an, dass der Genitaltrakt des EFh makroskopisch dem der anderen Lagomorphen gleicht, jedoch durch eine besondere Größe auffällt.

2.11.1.1 Keimdrüse, Eierstock, Ovarium

Die Keimdrüse liegt beiderseits symmetrisch kaudoventral der Nieren am Ende der bogenförmig verlaufenden Uterushörner (BLOCH und STRAUSS, 1958) auf Höhe des 4. Lendenwirbels (ARLOING, 1868). Sie ist mit ihrer großen Krümmung, dem konvexen Rand, dorsal und mit ihrer kleinen Krümmung, dem konkaven Rand, ventral gerichtet.

Bei juvenilen Tieren sind die Keimdrüsen schlank und langgestreckt, beim erwachsenen Tier sind sie dick und walzenförmig (BLOCH und STRAUSS, 1958) und besitzen eine auffallende Größe (ARLOING, 1868; BLOCH und STRAUSS, 1958). Der Längendurchmesser beträgt während der Zeit der sexuellen Aktivität 20 - 25 mm bzw. 33 mm und der Querdurchmesser 12 mm - 17 mm, bzw. 17,5 mm (STIEVE, 1952; BLOCH und STRAUSS, 1958). Das Ovar selbst ist von gelber Farbe (ARLOING, 1868). Eine Rinden- und eine Markschicht lassen sich makroskopisch voneinander trennen (ARLOING, 1868; MASSÁNYI et al., 2000 a). Die den Eierstock umgebende Bindegewebslage (*Tunica albuginea*) ist deutlich ausgeprägt. Darunter befinden sich Follikel unterschiedlicher Entwicklungsstufen sowie Gelbkörper unterschiedlichen Alters (BLOCH und STRAUSS, 1958; STRAUSS, 1964). Letztere werden als auf der Oberfläche sichtbare Höcker dargestellt (VALENTINCIC, 1956). Dagegen beschrieben BLOCH und STRAUSS (1958) die Eierstockoberfläche als glatt und glänzend. Bisweilen konnten diese Autoren junge Gelbkörper beobachten, die pilzförmig über die Oberfläche hinausragten.

Die innere Struktur des Eierstocks ist geprägt durch ein homogen erscheinendes Zellmaterial. Die in großer Menge vorkommenden «Zwischenzellen» (STIEVE, 1952) bzw. von BLOCH und STRAUSS (1958) als «Luteinzellen» oder «luteinisierte» Hauptmasse bezeichnet, ersetzen das Bindegewebe der weiblichen Keimdrüse vollständig. Die Bildung dieses homogenen Eierstockgewebes wird durch eine wiederkehrende Atresie von Tertiärfollikeln, deren Umbildung in epitheloide, lipoidhaltige Zellen, sowie deren anschließende Verschmelzung erklärt (BLOCH und STRAUSS, 1958). Auch PARDEHI

(1981) beschrieb in seiner Arbeit eine Umwandlung des ursprünglichen Ovargewebes in das für die Hasenartigen typische großzellige luteinisierte Stromagewebe, dessen Anteil sowohl mit dem individuellen Grad der sexuellen Maturation als auch im Verlauf der Reproduktionssaison zunimmt. Darüber hinaus beschreibt dieser Autor inselartig im interstiellen Gewebe liegende Granulosa - Luteinzellen.

Der Umbau von Bindegewebszellen der *Theka interna* atresierender Tertiärfollikel in epitheloide, lipoidhaltige Zellen ist für kleine Nagetiere und für den Menschen in einem gewissen Ausmaß während der Schwangerschaft beschrieben worden. Diese nur zeitweilig bestehenden, als interstitielle Zellen oder weibliche Zwischenzellen bezeichneten Formationen sollen an der Östrogenbildung beteiligt sein. Die genaue Funktion ist aber bisher noch ungeklärt (BUCHER und WARTENBERG, 1992).

Untersuchungen zum Hormongehalt der Zellen des Ovarstromas beim EFh ergaben keinen Aufschluss über mögliche Funktionsweisen (JEWGENOW, pers. Mitteilung).

Die Größe der Primärfollikel bzw. der im Wachstum befindlichen Follikel wird mit 30,8 µm - 35,9 µm bzw. 139 µm - 222 µm (MASSÁNYI et al., 2000 a) und 23,10 µm - 53,85 µm bzw. 61,55 µm - 507,70 µm im Durchmesser (SLAMEČKA et al., 2001) angegeben. Die Größe präovulatorischer Follikel wurde mit 2 mm - 4 mm (BLOCH und STRAUSS, 1958) bzw. mit ≥ 1500 µm im Durchmesser beschrieben (CAILLOL und MARTINET, 1981).

2.11.1.2 Eileiter, *Salpinx*, *Tuba uterina*

Eine ausgeprägte Eierstockstasche (*Bursa ovarica*), gebildet aus dem Eileitergekröse (*Mesosalpinx*) und dem Eierstocksband (*Lig. ovarii proprium*) fehlt bei der Feldhäs in (BLOCH und STRAUSS, 1958). Der Eileiter beginnt nach ARLOING (1868) an der kleinen Krümmung nahe der kranialen Extremität des Eierstockes. Nach STRAUSS (1964) findet er seinen Anfang mit einem trichterförmigen Fimbrienkranz (*Infundibulum tubae uterinae*) an der kaudalen Extremität, welche aber auf Grund der bogenförmigen Lagerung den kranialen Eierstockpol darstellt.

Der Eileiter verläuft in gleichmäßigen Windungen über die dorsale Fläche des Ovars (STRAUSS, 1964). Es lässt sich die charakteristische Zweiteilung in einen erweiterten Anfangsteil (*Ampulla tubae uterinae*) und einen im weiteren Verlauf engeren Abschnitt (*Isthmus tubae uterinae*) erkennen. Die Mündung (*Ostium uterinum tubae*) ist als Schleimhautfortsatz gestaltet (STRAUSS, 1964; MARTINET und RAYNAUD, 1973). Dabei springt das Ende des Eileiters ein kurzes Stück in das Lumen des Gebärmutterhorns

vor. Die Mündung ist fimbrienartig aufgesplittert und funktioniert als Einwegventil (BLOCH und STRAUSS, 1958).

2.11.1.3 Gebärmutter, *Uterus*, *Metra*

Die Gebärmutter besteht bei der Feldhäsin aus zwei getrennten Anteilen, die vor ihrem Übergang in die Scheide auf einer Strecke von ca. 2 cm eng beieinander laufen, jedoch isoliert voneinander jeder mit einem eigenen Gebärmutterhals (*Cervix uteri*) in die *Vagina* mündet (ARLOING, 1868). Spätere Arbeiten bestätigen das, und so wurde, entsprechend den Verhältnissen beim Kaninchen (NICKEL et al., 1987) ein *Uterus duplex* für den EFh definiert (BLOCH und STRAUSS, 1961; STRAUSS, 1964; MARTINET und RAYNAUD, 1973; ZÖRNER 1996; HELL et al., 1997; BRAY 1998; MASSÁNYI et al., 2000 a; BENSINGER, 2002).

Der Aufhängeapparat, das breite Gebärmutterband (*Ligamentum latum uteri*, *Mesometrium*), umfasst den Uterus sowie einen Teil der Scheide. Es ist stark ausgeprägt und hat seinen Ursprung an der internen Fläche der Muskeln in der Lendenwirbelgegend (ARLOING, 1868).

Der Uterus der nichttragenden Feldhäsin fällt im Vergleich zum Kaninchen durch seine Größe auf (BLOCH und STRAUSS, 1958). Jedes Horn ist zylindrisch geformt und nach ARLOING (1868) ca. 15 cm lang sowie 7 mm - 8 mm dick. ZÖRNER (1981) beschrieb in der Phase des Anöstrus bei adulten Tieren eine Gesamtlänge des Genitaltraktes von 19 cm sowie die Länge der einzelnen Hörner von 8 cm - 9 cm. Ihr Durchmesser wurde mit 4 mm - 6 mm bestimmt. Die Uterushörner verbreitern sich jedoch in der Östrusperiode auf 10 mm - 15 mm und können nach dem Setzakt eine Breite von 25 mm erreichen.

Im Querschnitt zeigt sich das Lumen der Gebärmutter eng und auf Grund von vier ausgeprägten, gut gegeneinander abgesetzten Schleimhautleisten meist kreuzförmig (STRAUSS, 1964). Nach der ersten Trächtigkeit verliert der Querschnitt seine charakteristische Kreuzform und erhält eine sternförmige Struktur (BLOCH und STRAUSS, 1958; STRAUSS, 1964).

Die Muskulatur des Uterus (*Myometrium*) wird gebildet aus einer inneren zirkulären und einer äußeren longitudinalen Lage glatter Muskelfaserzüge. Die innenliegende Schleimhautschicht (*Endometrium*) besteht aus einschichtigem Zylinderepithel und einer gut vaskularisierten Bindegewebsschicht (BRAY, 1998). Das *Endometrium* enthält zahlreiche tubulöse Drüsen, die ausgeprägter an den Spitzen der Schleimhautfalten zu finden sind als auf deren Basis (MARTINET und RAYNAUD, 1973).

2.11.1.4 Scheide, *Vagina*, *Colpos*

Die *Vagina* ist dorsoventral abgeflacht und weitete sich gegen den Scheidenvorhof (*Vestibulum vaginae*) etwas auf (ARLOING, 1868). Ihre Länge beträgt bis zur Mündung der Harnröhre 5 cm - 6 cm (ARLOING, 1868; STRAUSS, 1964)

Der äußere Gebärmuttermund (*Ostium uteri externum*) der beiden Gebärmutterhörner wurde als rosettenförmig beschrieben. (ARLOING, 1868).

Der Scheidenvorhof (*Vestibulum vaginae*) wird durch die Mündung der Harnröhre (*Ostium urethrae externum*) begrenzt, die sich ungefähr 6 cm vor der Öffnung der Scham (*Vulva*) befindet (ARLOING, 1868; STRAUSS, 1964). Die Klitoris ist ein stark entwickeltes Organ und besitzt eine Gesamtlänge von 4 cm. Der äußerlich sichtbare freie Teil ist ungefähr 8 mm lang (ARLOING, 1868).

2.11.2 Zyklus und Eisprung

Das Zyklusgeschehen des weiblichen EFh wurde von CAILLOL et al. (1989 a) als saisonal polyöstrisch beschrieben. Die Feldhäsin zeigt eine durch die Begattung induzierte Ovulation (STIEVE, 1952; OTTOW, 1952; CAILLOL et al., 1989 a). Der Follikelsprung erfolgt 10 Std. (STARCK, 1995) bzw. 12 - 48 Std. (OTTOW, 1952) nach der Paarung. Im Rahmen von Verhaltensbeobachtungen in einer Gefangenschaftszucht konnte eine sexuelle Attraktivität des Weibchens in einem sechs- bis siebentägigen Rhythmus festgestellt werden (CAILLOL und MARTINET, 1979).

Die Durchführung von Abstrichen der Vaginalschleimhaut zur Zyklusdiagnose ergab kein wiederkehrendes Muster bestimmter Zelltypen oder Veränderungen in einer zeitlichen Abfolge, auch wenn zu diesem Zeitpunkt durch ein hinzukommendes Männchen eine Begattung erfolgte (BLOCH et al. 1963).

Die Östradiolkonzentrationen im Blutserum zeigten eine individuelle Variabilität und Fluktuation zwischen 20 pg/ml - 100 pg/ml ohne Beziehung zum Sexualverhalten (STAVY und TERKEL 1984; CAILLOL et al. 1991).

2.11.3 Saisonalität

CAILLOL et al. (1986) zeigten im Blutserum die saisonale Variation der LH-Konzentration auf. Nach den Angaben dieser Autoren stieg der Basalwert im Monat März signifikant an, erreichte sein Maximum im Juli und fiel im August steil auf Konzentrationen unter 0,5 ng/ml Serum. Dagegen zeigte FSH kein saisonales Muster (CAILLOL et al., 1990).

PARDEHI (1981) wies nach, dass die Ovulationsaktivität in den Spätherbstmonaten sistiert. Diese beginnt erst wieder im Januar. Nach RACZYŃSKI (1964) und ZÖRNER (1996) wiesen die Ovarien im November und Dezember das geringste Gewicht auf. Erst ab Januar nahm es rasch zu und erreichte, bedingt durch das Vorhandensein aktiver *Corpora lutea*, sein Maximum zwischen Februar und April.

Die von der Jahreszeit abhängige Gewichtsvariation der Gonaden wurde von verschiedenen Autoren beschrieben und ist zusammenfassend in Abb. 1 dargestellt.

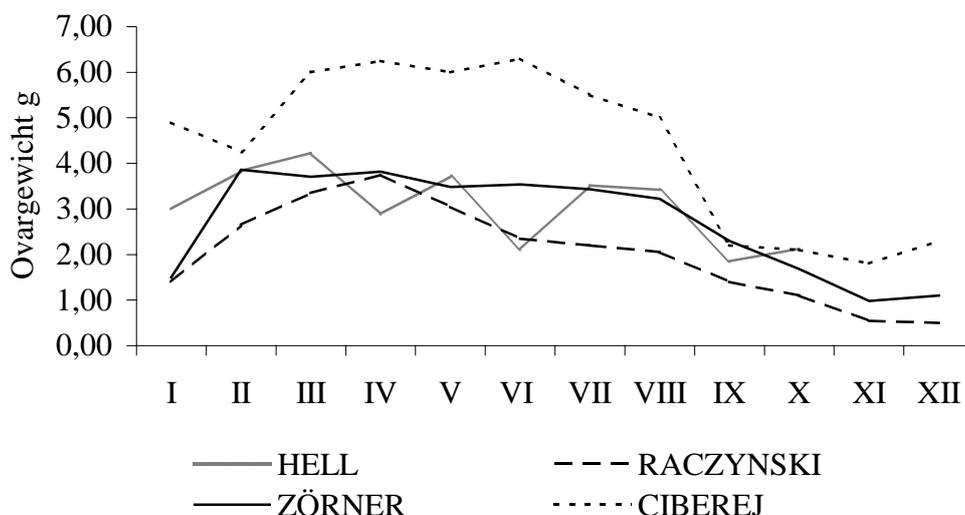


Abb. 1: Ovargewicht (g) im Jahresverlauf nach den Angaben verschiedener Autoren (RACZYŃSKI, 1964; ZÖRNER, 1981; CIBEREJ et al., 1991; HELL et al., 1997).

Maximale Werte des Ovargewichts wurden bei trächtigen Tieren oder bei Tieren, die bereits geworfen haben, erreicht (RACZYŃSKI, 1964).

HELL et al. (1997) bestimmten darüber hinaus eine zeitliche Übereinstimmung zwischen den Gewichtsmaxima und dem Auftreten der Trächtigkeiten im Verlauf der Reproduktionssaison.

2.11.4 Gravidität

2.11.4.1 Plazentation

MARTINET (1977) ermittelte beim EFh den Zeitpunkt der Implantation der Fruchtanlage in die Gebärmutter Schleimhaut am sechsten Tag p.c., zwei Tage nachdem der Keimling im Morulastadium in den Uterus eingetreten war. Die Art der Implantation wurde entsprechend der anderer Lagomorpha (STARCK, 1995) als superfiziell (MOSSMANN, 1987) bzw. zentral (BRAY, 1998) definiert. Das gilt als einfachste Form der Implantation und kommt ebenfalls bei Huf- und Raubtieren vor (SCHNORR, 1985).

STRAUSS (1957) charakterisierte den zottenbesetzten Teil des Chorions beim EFh als einen scheibenförmigen Bezirk (*Placenta discoidalis*). Er beschrieb, dass die Anheftung an den beiden mesometrialen Schleimhautleisten erfolgt. Im Verlauf der Plazentation kommt es zur Auflösung des Uterusepithels, und die Chorionzotten durchdringen die Basalmembran sowie das darunter liegende mütterliche Bindegewebe. Schließlich wird das Gefäßendothel des Endometriums erodiert. Das mütterliche Blut wird den Chorionzotten direkt zugeführt. Der Plazentartyp wurde von STRÁUSS (1956) als haemoendothelial bezeichnet, lässt sich aber entsprechend der Einteilung nach GROSSER (in: SCHNORR, 1985) auch als *Placenta haemochorialis* klassifizieren.

Nach der Definition durch STRAHL (in: SCHNORR, 1985) besitzt der EFh eine *Plazenta vera* und lässt sich den *Deciduata* zuordnen.

Für die *Lagomorpha* beschrieb STARCK (1995) eine primäre zunächst antimesometrial liegende Anheftungsstelle des Trophoblasten an die Uterusschleimhaut. Dabei liegt die Embryonalanlage gegensinnig. Bereits am Tag 8 p.c. kommt es zum Abbau der trophoblastischen Keimblasenwand an dieser Stelle und im weiteren zu einer sekundären zunächst hufeisenförmigen Anheftungszone im Bereich der beiden mesometrialen Schleimhautleisten des Endometriums.

Während der Geburt entsteht durch die Plazenta-Absstoßung ein Gewebeverlust der Schleimhaut. In der folgenden Zeit zeigen sich die ehemaligen Plazentationsstellen als kraterförmige, narbige Vertiefungen in der sonst gleichförmigen Struktur des Endometriums (BENSINGER et al., 2000). Der Reparatursprozess nach der Geburt ist zunächst unvollständig. Erst in dem sich an die Reproduktionsperiode anschließenden Anöstrus regeneriert sich die Uterusschleimhaut vollständig (BRAY, 1998).

2.11.4.2 Trächtigkeitsverlauf

In der Literatur existierten noch bis in die vierte Dekade des letzten Jahrhunderts stark divergierende Angaben über die Dauer der Tragzeit beim EFh. Die Angaben der verschiedenen Autoren variierten von 30 Tagen bis sechs Wochen (BREHM, 1914; PRELL, 1937). Erst durch die Zucht dieser Tierart in menschlicher Obhut zu dieser Zeit gelang es, die Trächtigkeitsdauer auf sechs Wochen festzulegen (BIEGER, 1941; HEDIGER, 1948). Die beobachtete Zeit zwischen zwei Setzterminen bei einer permanenten Paarhaltung war jedoch häufig kürzer. Nach HEDIGER (1948), BLOCH et al. (1967) und MARTINET et al. (1970) ist dieses auf eine erneute Konzeption während einer bereits bestehenden Trächtigkeit zurückzuführen.

CAILLOL und MARTINET (1976) und CAILLOL und MARTINET (1981) zeigten auf, dass die Progesteronkonzentrationen im Serum weiblicher Tiere im Östrus unter 5 ng/ml liegen. Zwei Tage nach dem Deckakt wird ein steiler der Progesteronkonzentration beschrieben, der bei bestehender Trächtigkeit ein Plateau mit ausgeprägten individuellen Unterschieden von 50 ng/ml - 200 ng/ml zum Ende der zweiten Trächtigungswoche erreicht. Ein Abfall des Progesterons auf die Basalwerte ist in diesen Untersuchungen 7 - 4 Tage vor der Geburt der Nachkommen zu messen.

STAVY et al. (1978) beobachteten dagegen ein dreiphasisches Muster der Progesteronsekretion mit Werten von 41,4 ng/ml (Tag 14 - 18 p.c.), 67,7 ng/ml (Tag 28 p.c.) bzw. 55 ng/ml (Tag 41 p.c.). ŠEBOVÁ et al. (1992) ermittelten einen zweiphasischen Verlauf der Progesteronsekretion während der Trächtigkeit mit einem ersten Gipfel von 19,5 ng/ml am 16. - 18. Trächtigkeitstag sowie einem zweiten Gipfel von 36 ng/ml am 34. - 36. Tag. Nach einer Paarung ohne nachfolgende Konzeption konnte die Ausbildung einer Scheinträchtigkeit beobachtet werden (CAILLOL et al., 1989 a). Zwischen einer Trächtigkeit und einer Pseudogravidität ließen sich im Muster der Progesteronsekretion zunächst keine Unterschiede ermitteln. Kam es zu keiner Befruchtung und anschließender Einnistung des Keimes, sank der Progesteronspiegel am Ende der zweiten Woche nach Ovulationsauslösung auf die Basalwerte (CAILLOL und MARTINET, 1981). Während der Trächtigkeit vorhandene *Corpora lutea* ließen sich makroskopisch klar differenzieren. Ihre Form war oval bis rund. Sie lagen eng beieinander und füllten häufig das Innere des Ovars gänzlich aus (RACZYŃSKJ, 1964). Die durchschnittliche Gelbkörpergröße betrug zwei Tage nach der Ovulation 2 mm und am Ende der zweiten Trächtigungswoche 5 mm im Durchmesser. Maximale Größen wurden mit einem mittleren Wert von 7 mm am Tag

35 - 41 beobachtet. Die Regression setzt nach der Geburt der Jungtiere schnell ein (CAILLOL und MARTINET, 1976).

RACZYŃSKJ (1964) beschrieb die Größe der *Corpora lutea* mit 4 mm - 13 mm, wobei der Medianwert bei 9 mm lag. Dieser Autor gibt an, dass sich oft zu Beginn einer neuen Trächtigkeit noch die Gelbkörper der vorausgegangenen Gravidität am Eierstock nachweisen lassen. Diese sind jedoch atrophisch und lassen sich makroskopisch nur noch undeutlich abgrenzen. Während der Trächtigkeit lässt sich ein fortgesetztes Wachstum ovarieller Follikel beobachten, (STIEVE, 1952; BLOCH et al., 1961; MARTINET, 1980 a), die bis zum Ende der Tragzeit eine präovulatorische Größe erreichen (CAILLOL und MARTINET, 1981). Bei paarweise gehaltenen Tieren ist eine sexuelle Aktivität sowohl über den gesamten Trächtigkeitszeitraum mit deutlich gesteigerter Intensität am Ende der Tragzeit (BLOCH et al., 1961; MARTINET, 1980 a; CAILLOL und MARTINET, 1981; CAILLOL und MARTINET, 1983) als auch bei 20 % der Tiere unmittelbar nach dem Geburtstermin zu beobachten (CAILLOL und MARTINET, 1981). Unter experimentellen Bedingungen konnte durch hormonelle Stimulation mit hCG während der gesamten Trächtigkeit eine Ovulation ausgelöst werden. Vor dem 32. Trächtigkeitstag kommt es jedoch zum Verlust der Feten durch Abort. Durch den natürlichen Deckakt konnten Ovulationen erst mit dem 34. Trächtigkeitstag (MARTINET, 1980 a) ausgelöst werden. Deckakte, die in diesem späten Stadium der Trächtigkeit erfolgten, bewirkten einen steilen Anstieg der LH-Konzentrationen mit nachfolgender rascher Erhöhung der Progesteronkonzentration im Serum (CAILLOL et al., 1991). Die in derselben Studie ermittelten Östradiolkonzentrationen ließen keine klaren Beziehungen zur sexuellen Aktivität, zum Trächtigkeitsstatus oder dem Profil des Progesterons erkennen.

2.11.4.3 Überbefruchtung, Superfetation

Überbefruchtung bzw. Superfetation oder Supergravidität wird definiert als Konzeption während einer bestehenden Gravidität. Als Folge dessen sind unterschiedlich alte Fruchtanlagen in der Gebärmutter vorhanden. (WIESNER und RIBBECK, 1983). Bei Vertretern der Ordnung *Rodentia* wird dieses Phänomen häufig beschrieben (STIEVE-MIEGEL, 1955). Die Autorin wies die Superfetation bei der Bisamratte (*Ondatra zibethica* L.) in mehreren Fällen nach. WEIR (1974) konnte bei 50 % trächtiger Igelratten (*Casiragua*) einen fertilen Oestrus prä-partum zeigen.

Das sporadische Auftreten von Superfetation als pathologisches Ereignis wurde bisher für den Menschen (FÖDERL, 1932; RUNGE, 1942; WATZKA und HASELHORST, 1950;

KEHRER, 1951; SALFELDER und LAMBERTZ, 1951; WATZKA, 1952; FONTANA und MONIF, 1970; TUPPEN et al., 1999) sowie für verschiedene Haustiere (Hauskatze: MARKEE und HINSEY, 1935; Hausrind: GEE, 1971; Hausschwein: SMITH, 1927 a; SMITH, 1927 b; SWINEHART, 1939; SCHÜTZE, (1940); LARIVÉE, J. M., 1972; Kaninchen: STIEVE 1952; Schaf: EGBERTS und FONTYNE, 1977) beschrieben. Bei verschiedenen Wildtieren wurde die Superfetation in Einzelfällen dokumentiert: Biber (*Castor fiber*) (ŻUROWSKI und DODOSZYŃSKA, 1975), Panther (ANGHI et al., 1978), Virginia-Hirsch (*Odocoileus virginianus*) (BARTMANN, 1971), für Angehörige der Ordnung Fledertiere (KARIM und GUPTA, 1986), Igel (SCHÜTZ, 1953), Damhirsch (*Dama dama*) (STIEVE, 1952). Bereits Aristoteles (in: GOOLD, ed., 1979) hat beim EFh die Superfetation beschrieben. DIEZEL (in DIEZEL und MÜLLER-USING, 1962) griff Anfang am Anfang des letzten Jahrhunderts dieses Phänomen beim EFh auf. Später wurde es durch LIENHARDT (1940) und STIEVE (1952) als physiologisch.

Die Superfetation wurde für den EFh in der freien Wildbahn nur sporadisch beobachtet (RACZYŃSKI, 1964) und ist deshalb unbedeutend für die reproduktive Leistung (BROEKHUIZEN und MAASKAMP, 1981). Auch FLUX (1967) konnte zwar gegen Ende der Trächtigkeit das Wachstum neuer Gelbkörper nachweisen, jedoch wurden keine Fruchtanlagen unterschiedlichen Alters gefunden. In Gefangenschaftszuchten schien es jedoch ein häufiges Phänomen zu sein (HEDIGER, 1948) und wurde von MARTINET et al. (1970) in 66 % der Trächtigkeiten postuliert. Auch OCETKIEWICZ (1961) und JACOBS (1966) beschrieben die Superfetation bei in Menschenhand gehaltenen EFh. Die wenigen Beschreibungen dieser reproduktionsbiologischen Besonderheit in freilebenden EFh basierten auf dem Nachweis von Fruchtanlagen unterschiedlichen Alters, wogegen in Gefangenschaft in den meisten Fällen zunächst über das Auftreten verkürzter Zwischenwurfzeiten berichtet wurde. BLOCH et al. (1967) und MARTINET et al. (1970) konnten jedoch frühe Embryonen ein bis drei Tage vor der Geburt der Feten aus einer bereits bestehenden Trächtigkeit mikroskopisch nachweisen. STIEVE (1952) fasste in seiner Arbeit zusammen, dass die notwendigen Voraussetzungen für das Auftreten einer Superfetation durch ein anhaltendes Follikelwachstum und Deckaktivitäten während einer bereits bestehenden Trächtigkeit sowie durch eine induzierte Ovulation gegeben waren. Arbeiten der neueren Zeit belegten, wie bereits im vorhergehenden Kapitel beschrieben, dieses Modell und zeigten die Möglichkeit der Ovulationsauslösung durch den natürlichen Deckakt am Ende der Gravidität auf (MARTINET, 1980 a; CAILLOL et al., 1991). Viele Autoren waren der Meinung, dass das Phänomen der Superfetation nur dann eintreten

kann, wenn eine unilaterale Gravidität, die durch eine alternierende Belegung der Gebärmutterhörner bei dieser Tierart häufiger vorkommt, vorliegt (STIEVE, 1952; KNAUS, 1966; FLUX, 1967). MARTINET und RAYNAUD (1972) beschrieben das Auftreten einer neuen Konzeption, auch wenn in der vorausgegangenen Trächtigkeit beide Hörner der Gebärmutter belegt waren. In weiterführenden Untersuchungen wurde nachgewiesen, dass die Befruchtungsfähigkeit der Spermien bei EFh im weiblichen Genitaltrakt bis zu 30 Tage erhalten bleibt (MARTINET und RAYNAUD, 1972; MARTINET und RAYNAUD, 1973). Dagegen konnten STAVY et al. (1992) in der von ihnen in Israel etablierten Feldhasenzucht bei permanenter Paarhaltung keine verkürzten Zwischenwurfzeiten nachweisen. Ebenso resultierte die Anwendung der künstlichen Besamung durch diese Autoren während verschiedener Stadien der Trächtigkeit in keinem Fall in einer Superfetation.

Im Gegensatz dazu vermuteten BLOCH et al. (1967), dass das Auftreten von Embryonen verschiedenen Alters sowie das Überschneiden von Tragzeiten und das Aufeinanderfolgen zweier Trächtigkeiten auch auf eine verspätete Nidation oder eine verzögerte Keimentwicklung ohne neuerliche Befruchtung zurückgeführt werden kann. Ein temporärer Stillstand oder eine verzögerte Entwicklung des Embryos wurde durch den Begriff der embryonalen Diapause definiert und ist ein weitverbreiteter reproduktionsbiologischer Mechanismus innerhalb verschiedener Säugetierordnungen (MEAD, 1993). Eine präimplantive embryonale Diapause wurde bisher *Lagomorpha* nicht nachgewiesen (HERMES, 1997).

2.11.4.4 Embryonale und foetale Entwicklung

Die pränatale Individualentwicklung lässt sich in drei Perioden unterteilen. (1) Als Blastogenese wird die Zeit von der Befruchtung bis zum Abschluss der Entwicklung der zweischichtigen Keimscheibe definiert. (2) Die Embryonalperiode beginnt mit dem Auftreten des Primitivstreifens und beinhaltet die Bildung des Mesoderms, der Eihäute sowie die Anlage sämtlicher Organe. (3) In der nachfolgenden Foetalperiode erfolgt die Differenzierung und das Wachstum der Organe (SCHNORR, 1985). Eine andere, insbesondere in der Humanmedizin übliche Einteilung ist die Unterteilung der Gravidität in drei zeitlich gleich lange Abschnitte, die Trimester. Dieses wird auch beim EFh angewandt. Der Zeitraum vom Deckakt bis zur erfolgreichen Zygotenbildung wurde für den EFh bisher nicht separat erfasst (HEDIGER, 1948), so dass sich die Gesamtlänge der Trächtigkeit als Zeitraum zwischen Deckakt (p.c.) und Geburt definiert. Für den EFh

wurde der Konzeptus am Ende des ersten Trimesters (14. Tag) als später Embryo und am 22. Tag als Foetus angesprochen (CIBEREJ, 1993). In der Vergangenheit wurden bereits Untersuchungen zum Körpergewicht (BROEKHUIZEN und MARTINET, 1979; CIBEREJ, 1993) sowie Längenwachstum (BROEKHUIZEN und MARTINET, 1979; ŠTĚRBA, 1981; CIBEREJ, 1993) in Abhängigkeit zum Tag der beobachteten Kopulation unternommen und entsprechende Verlaufskurven erstellt. ŠTĚRBA (1981) beschrieb für den EFh eine für den Nestflüchter typische s-förmige relative foetale Wachstumskurve, mit einer verlangsamten Steigung am 30. Trächtigkeitstag. Am Ende des ersten Trimesters betrug die SSL nach den Angaben von ŠTĚRBA (1981) 12 mm und nach BROEKHUIZEN und MARTINET (1979) 30 mm sowie die Körperlänge nach den Angaben von CIBEREJ (1993) 11,8 mm. Im weiteren Verlauf besaß der Foetus am Ende des zweiten Trimesters (Tag 28 p.c.) eine SSL von 67 mm - 80 mm (BROEKHUIZEN und MARTINET 1979; ŠEBOVÁ et al., 1997) bzw. eine Körperlänge von 65 mm (CIBEREJ, 1993) und ein Gewicht von 15 g - 19,5 g (BROEKHUIZEN und MARTINET 1979; CIBEREJ, 1993; ŠEBOVÁ, 1997). Anhand der Ergebnisse von CIBEREJ (1993) und ŠEBOVÁ (1997) zum Längenwachstum der Fruchtanlagen wurde der folgende Kurvenverlauf erstellt.

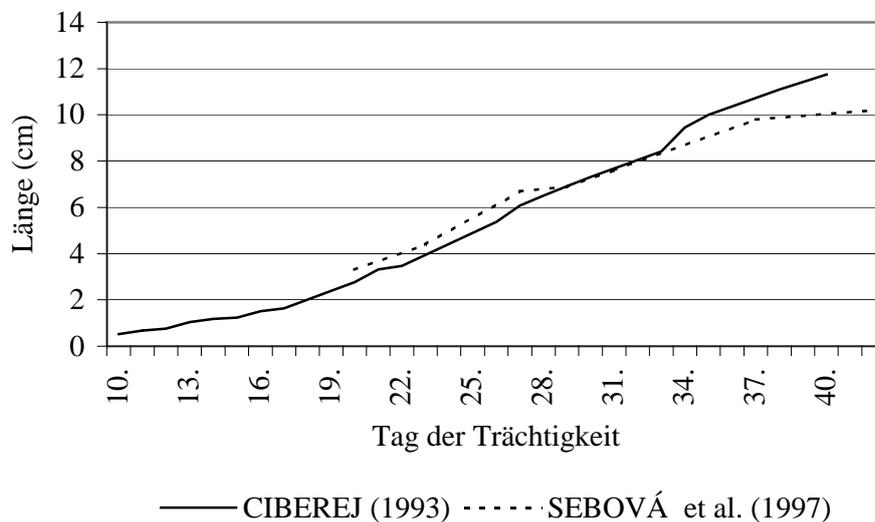


Abb. 2: Längenwachstum der Fruchtanlagen: Körperlänge nach CIBEREJ (1993); SSL nach ŠEBOVÁ (1997).

Der Gesichtsschädel beim adulten EFh macht mehr als 50% der Gesamtschädellänge aus (NIETHAMMER und KRAPP, 2003). Von daher erscheint die Modifizierung der

gebräuchlichen Maßangabe SSL in Körperlänge, wie sie durch CIBEREJ (1993) vorgenommen wurde, sinnvoll.

Die pränatale Entwicklung anhand äußerlich sichtbarer Merkmale ist in der folgenden Tabelle (Tab. 1) nach den Angaben verschiedener Autoren zusammengefasst.

1. Trimester (Tag 0 - 14)		BEFRUCHTUNG
	Tag 7	Primitivstreifen
	Tag 8	Ausbildung des Neuralrohres
	Tag 11	Wachstum von Extremitätenknospen und Schwanzanlage
	Tag 12	Pigmentierung des Auges; beginnende Ausbildung des Handtellers
2. Trimester (Tag 15 - 28)		
	Tag 16	Handteller ausgebildet; Andeutung der Wirbelsäule
	Tag 17	Entwicklung der Ohrmuschel; Trennung der Finger und Zehen
	Tag 19	Schließung des Gaumendaches; beginnende Ossifikation
	Tag 20	Trennung der Finger und Zehen abgeschlossen
	Tag 21	Physiologische <i>Hernia umbilicalis</i> bildet sich zurück
Tag 23	Beginnende Ausbildung der Zehenendorgane	
Tag 25	Tasthaare der Oberlippe ausgebildet	
3. Trimester (Tag 28 - 42)	Tag 29	Beginnendes Wachstum der Körperhaare
	Tag 30	Zehenendorgane gut entwickelt
	Tag 37	Körper vollständig behaart
	Tag 38	Öffnung der Lidspalte
Tag 42	▼ GEBURT	

Tab. 1: Pränatale Entwicklung (ŠTERBA, 1981; CIBEREJ, 1993; ŠBOVÁ et al., 1997).

VALENTINCIC (1956) beschrieb die Ausbildung der Körperbehaarung am Tag 28 p.c. und die Öffnung der Augen 35 - 37 Tage p.c.; BROEKHUIZEN und MARTINET (1979) sowie CIBEREJ (1993) fanden eine vollständige Ausbildung des Haarkleides mit dem 34. Trächtigkeitstag p.c. und gaben die Öffnung der Lidspalten zwischen dem 38. und 39. Tag p.c. an.

Bei den in freier Wildbahn lebenden Tieren wurde eine Geburtsmasse von 130 g (MÜLLER-USING, 1962), 100 g - 165 g (FLUX, 1967), 85 g - 155 g (PIELOWSKI, 1971), 90 g - 150 g (ANGERMANN, 1972) bestimmt und das Neugeborene besaß eine Länge von 115 mm (ŠTERBA, 1981). Unter kontrollierten Haltungsbedingungen wurden folgende Körpermassen der Neonaten bestimmt: 100 g - 170 g (HEDIGER, 1948), 100 g - 130 g (KUMMER, 1970), 88 g - 124 g (MARTINET et al., 1970) und 75 g - 140g (SACKMANN, 1977). Auftretende Unterschiede standen in einen umgekehrt proportionalen Zusammenhang zwischen der individuellen Geburtsmasse und der Wurfgröße (MARTINET et al., 1970).

Der EFh ist ein typischer Vertreter der Nestflüchter. ZÖRNER (1981) beschrieb, dass die Neugeborenen vollständig behaart zur Welt kommen; die Augen sind geöffnet und die Milchzähne bereits sichtbar. Wie HEDIGER (1948) darstellte, besitzen diese Tiere unmittelbar nach der Geburt die Fähigkeit zur selbstständigen Fortbewegung.

Bis zum 29. Tag der Gestation ließen sich keine Unterschiede in der pränatalen Entwicklung zwischen Feldhase und dem Kaninchen feststellen. Die Entwicklung der für Nestflüchter charakterisierenden Eigenschaften erfolgt erst im letzten Drittel der Trächtigkeit (ŠTERBA, 1981).

2.11.5 Laktation

BROEKHUIZEN und MAASKAMP (1980) zeigten, dass das Säugen der Jungen einmal in 24 Stunden nach Sonnenuntergang erfolgt. Die Jungtiere treffen am oder in der Nähe des Geburtsplatzes mit dem Muttertier zusammen. Für die Länge der Laktationsperiode wurde sowohl unter kontrollierten Haltungsbedingungen (MARTINET et al., 1970) als auch in freier Wildbahn (BROEKHUIZEN und MAASKAMP 1980) eine Dauer von ungefähr einem Monat angegeben. Kommt es nicht zu einer erneuten Trächtigkeit während dieser Zeit, kann die Laktationsperiode auch verlängert sein. Die Dauer des täglichen Säugens betrug nur wenige Minuten und verkürzte sich mit voranschreitendem Wachstum der Jungtiere (MARTINET und DEMARNE, 1984).

Das Säugen erfolgte in sitzender Stellung des Muttertieres (SCHNEIDER, 1978), dabei konnte in Gefangenschaft ein häufiger Wechsel der Zitzen beobachtet werden (MARTINET und DEMARNE, 1984). Die Menge der aufgenommenen Milch im Verlauf der Säugeperiode zeigte ein dreiphasisches Muster. Es wurde ein Anstieg bis in die zweite Lebenswoche, ein Plateau bis zum Ende der dritten Lebenswoche und ein nachfolgender Abfall bis zum 30. Lebenstag beobachtet (LHUILLERY et al., 1984).

2.11.6 Reproduktionserfolg

RIECK definierte 1956, dass die Größe einer Population aus der Intensität der einwirkenden Umweltfaktoren sowie dem Vermehrungspotentials bestimmt wird. Letzteres ließ sich bestimmen durch den relativen Anteil der trächtigen Tiere an der Gesamtzahl weiblicher Individuen, die Größe der Sätze sowie die Anzahl der Sätze in einer Reproduktionssaison.

2.11.6.1 Bestimmung des Reproduktionserfolges

Die Arbeiten von STIEVE (1952) und RIECK (1956) stellten den Beginn einer umfangreichen Reihe von Untersuchungen zur Fortpflanzung des EFh dar. Diese sowie die nachfolgenden Studien wurden an im Jahresverlauf erlegten Tieren durchgeführt (RACZYŃSKI, 1964; HEWSON und TAYLOR, 1975; MÖLLER, 1980; BROEKHUIZEN und MAASKAMP, 1981; SEMIZOROVÁ, 1986; BONINO und MONTENEGRO, 1997). Zum Teil wurde zusätzlich Fallwild genutzt (LINCOLN, 1974; HEWSON und TAYLOR, 1975; BROEKHUIZEN und MAASKAMP, 1981) und die Untersuchungen an den erlegten Tieren durch Freilandbeobachtungen zur sexuellen Aktivität ergänzt (LINCOLN, 1974; MÖLLER, 1980). Seit den 1980er Jahren konnte die reproduktive Leistung von weiblichen Tieren der Jagdstrecke retrospektiv untersucht werden. Dabei wurde die Zahl der Nachkommen durch Auszählung der Plazentationsstellen an frischen oder in Alkohol konservierten Uteri bestimmt (FRYLESTAM, 1980; KOVACS, 1983; HANSEN, 1992; BRAY, 1998; BENSINGER et al., 2000; HACKLÄNDER et al., 2001; BENSINGER, 2002).

2.11.6.2 Anteil reproduktiver Tiere

Die saisonale Regulation der Fortpflanzungsaktivität spiegelt sich in der Häufigkeitsverteilung der Trächtigkeiten im Jahresverlauf wider.

In Nord- und Mitteleuropa sind die EFh in der Zeit von Januar und Februar bis August und September trächtig, wie verschiedene Autoren übereinstimmend dokumentierten (RACZYŃSKI, 1964; BROEKHUIZEN und MAASKAMP, 1981; HANSEN, 1992). LINCOLN (1974) stellte die ersten Ovulationen bereits im Januar fest, eine nachfolgende Konzeption bleibt jedoch häufig aus. Im April waren alle Tiere tragend. Demgegenüber fanden sich im September keine trächtigen Tiere mehr.

Die Häufigkeitsverteilung der laktierenden Tiere zeigt den entsprechenden, zeitlich versetzten Verlauf.

Die Hauptreproduktionszeit wird auf die Monate Februar bis Juli eingegrenzt. In dieser Zeit betrug der Prozentsatz der trächtigen Tiere 53,8% - 83,3% (RACZYŃSKI, 1964), 62% - 100% (BROEKHUIZEN und MAASKAMP, 1981), 46,8 % - 80,6% (HEWSON und TAYLOR, 1997), 18,0% - 47,0% (MÖLLER, 1980) sowie 62,0% - 100% (LINCOLN, 1974).

In der südlichen Hemisphäre variierte in den Monaten der höchsten reproduktiven Aktivität (September bis Januar) die durchschnittliche Trächtigkeitsrate von 62,0% - 83,0% (BONINO und MONTENEGRO, 1997).

Eine Zeit der völligen sexuellen Ruhe ließ sich nicht für alle Populationen nachweisen. HEWSON und TAYLOR (1975) beobachteten auch in den Herbst- und Wintermonaten (Oktober bis Dezember) in Schottland einen, wenn auch geringen Prozentsatz trächtiger Tiere. Auch MÖLLER (1980) beschrieb für den ostdeutschen Raum während des ganzen Jahres trächtige oder laktierende Tiere. Auf Grund der geringen Anzahl solcher Tiere erachtete er das für die Größe einer Population als bedeutungslos.

2.11.6.3 Satzgröße

Es gibt vereinzelte Angaben über außergewöhnlich große Würfe von 9 oder mehr Jungtieren (STIEVE, 1952; BROEKHUIZEN und MAASKAMP, 1981), jedoch wurde in Übersichtsarbeiten zur Biologie des EFh (SCHNEIDER in GRZIMEK, 1987) als Regel eine Wurfgröße bis maximal 5 - 6 Jungtieren pro Wurf angegeben. Den Angaben verschiedener Autoren (HEDIGER, 1948; STIEVE, 1952; VALENTINCIC, 1956; PIELOWSKI, 1976) zu Folge variierte die Wurfgröße in Abhängigkeit vom Setztermin; dabei waren der erste und der vierte Wurf einer Reproduktionssaison signifikant kleiner als der zweite oder dritte Wurf (HANSEN, 1992).

Im Ergebnis der ersten Trächtigkeit fand sich häufig nur ein Neugeborenes. Die eigentliche Fortpflanzungsleistung wurde erst mit der Geburt des zweiten Wurfes im März oder April

erreicht. Die durchschnittliche Wurfgröße betrug dann mehr als 3 Jungtiere (LINCOLN, 1974).

Die folgende Tabelle fasst die durchschnittliche Satzgröße für den EFh auf dem europäischen und südamerikanischen Kontinent zusammen.

Autor	Land	Satzgröße
RIECK (1956)	Deutschland	2,7
RACZYŃSKI (1964)	Polen	1,0 - 4,0
HEWSON und TAYLOR (1976)	Großbritannien	2,0 - 3,2
MÖLLER (1976)	Deutschland	1,7 - 2,8
PIELOWSKI (1976)	Polen	2,0 - 2,8
ZÖRNER (1980)	DDR	2,7
FRYLESTAM (1980)	Schweden	2,5 - 3,2
BROEKHUIZEN und MAASKAMP (1981)	Niederlande	2,68
SEMIZOROVÁ (1986)	Tschechische Republik	2,82 - 2,84
PÉPIN (1989)	Frankreich	2,5
HANSEN (1992)	Dänemark	2,1 - 2,3
CIBEREJ et al. (1993)	Slowakische Republik	2,73
BONINO und MONTENEGRO (1997)	Argentinien	2,12
HELL et al. (1997)	Slowakische Republik	1,38
BENSINGER et al. (2000)	Deutschland	2,3

Tab. 2: Durchschnittliche Satzgröße der adulten Tiere nach den Angaben verschiedener Autoren.

2.11.6.4 Anzahl der Sätze

Für die Berechnung der jährlichen Reproduktionsleistung wurde zunächst vielfach die durchschnittliche Wurfgröße mit einer theoretischen und je nach Autor unterschiedlichen jährlichen Anzahl der Sätze multipliziert.

Unter Berücksichtigung der Tragzeit (42 Tage) sind in der Hauptfortpflanzungszeit von März bis September fünf Sätze möglich, wenn von unmittelbar aufeinander folgenden Trächtigkeiten ausgegangen wird (RIECK, 1956). Die theoretischen Erwägungen konnten jedoch nicht ohne weiteres mit dem tatsächlichen Verlauf gleichgesetzt werden. Durchschnittlich war in den Untersuchungen von RIECK (1956) und VALENTICIC (1956) ein Drittel der Tiere im Untersuchungsmaterial nicht tragend. Die Autoren leiteten

daher für drei Viertel der adulten weiblichen Hasen vier Sätze und für ein Viertel drei Sätze pro Jahr ab.

RACZYŃSKI (1964) bestimmte die Zahl der Sätze aus dem Prozentsatz und der Verteilung der trächtigen Tiere im Verlauf der Reproduktionssaison. Dieser Autor kam dabei auf drei Sätze pro Jahr, wobei der erste Wurf im März und April, der zweite Wurf im Mai bis Juni und der dritte Wurf im Juli und August stattfindet.

BROEKHUIZEN und MAASKAMP (1981) berechneten mit Hilfe des Prozentsatzes der trächtigen Tiere, der mittleren Wurfgröße sowie den Zwischenwurfintervallen eine theoretische Anzahl von 4,1 Würfen im Jahr.

FRYLESTAM (1980) kalkulierte die jährliche Reproduktionsleistung anhand der Plazentationsnarben der Uterusschleimhaut in Schweden mit 2,8 Sätzen im Jahr, BRAY (1998) in Frankreich dagegen mit 5 Sätzen im Jahr. HANSEN (1992) errechnete in Dänemark für 19% - 25% der Tiere vier Würfe und für 42% - 50% der Tiere drei Würfe. BENSINGER et al. (2000) beschrieb durchschnittlich 9,4 uterine Plazentationsstellen am Material, welches während der Jagdsaison 1997 und 1998 gewonnen wurde. Bei ausschließlicher Betrachtung der trächtigen Tiere erhöhte es sich auf 11,2 Plazentationsstellen pro fertiler Häsin. Die durchschnittliche Zahl der Sätze wurde anhand der unterschiedlichen Altersmerkmale der Uterusnarben für Reviere in Rheinland-Pfalz, Hessen, Nordrhein-Westfalen und Schleswig-Holstein mit 4,2 pro Reproduktionssaison bestimmt.

2.12 Reproduktionsbiologie des Rammlers

2.12.1 Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane

Existierten für die weiblichen Tiere nur wenig detaillierte anatomische Beschreibungen der Reproduktionsorgane, so ist dieses bei den männlichen Tieren noch zutreffender. Es gibt nur eine Arbeit aus dem vorletzten Jahrhundert, die eine inhaltlich zusammenhängende Beschreibung der topographischen Anatomie bei männlichen EFh liefert (ARLOING, 1868). Des Weiteren erwähnten GRASSÉ und DEKEYSER (1955) und LINCOLN (1974) einige wenige Fakten zur Anatomie der männlichen Hasen.

Die männlichen Geschlechtsorgane (*Organa genitalia masculina*) werden in keimbereitende und keimleitende Organe und ihre Hüllen sowie in Begattungsorgan und Harnröhre (NICKEL et al., 1987) eingeteilt.

2.12.1.1 Hoden, Testis, Orchis und Hodenhüllen

Der Hoden wird als längliche Ellipse von großem Volumen beschrieben. Seine Länge beträgt 4 cm und die Farbe ist weiß-rosa. Der Scheidenhautfortsatz (*Processus vaginalis*), gebildet aus einer Abspaltung der inneren Rumpffaszie und dem parietalen Blatt des Bauchfells, *Fascia spermatica interna* und *Lamina parietalis* der *Tunica vaginalis*, ist beim EFh als lang und birnenförmig gekennzeichnet. Der den Hoden umgebende Teil des Scheidenhautfortsatzes ist zunächst vertikal ausgerichtet mit anschließendem horizontalem Verlauf des Samenstrangs (*Funiculus spermaticus*) an der inneren Fläche des Beckens. Die im Bereich der Hodenhüllen zu einer muskulös-elastischen Schicht differenzierte Unterhaut (*Tunica dartos*) ist bei dieser Tierart dünn ausgebildet und besteht aus eher zerstreut liegenden Bindegewebsfasern (ARLOING, 1868). Der *Proc. vaginalis* wird in seinem Verlauf vom *Musculus cremaster*, der außen dem Scheidenhautfortsatz aufliegt, begleitet.

2.12.1.2 Nebenhoden, Epididymis

Am Nebenhoden (*Epididymis*) können Nebenhodenkopf (*Caput epididymidis*) und Nebenhodenschwanz (*Cauda epididymidis*) unterschieden werden. Der Kopf umgibt als großes, an beiden Enden abgeflachtes Kompartiment die vordere Extremität des Hodens und dehnt sich ein wenig auf dessen konvexe Krümmung aus. Der Nebenhodenschwanz findet sich als stark entwickelter, an der hinteren Extremität des Hodens ausgebildeter, konischer Fortsatz. Der Nebenhodenkörper wurde als solcher in dieser Arbeit nicht direkt angesprochen. ARLOING (1868) beschrieb jedoch einen engen Kanal, der sich an der

kleinen Krümmung des Hodens zwischen Nebenhodenkopf und Nebenhodenschwanz erstreckt. Der Nebenhodenschwanz ist über ein kurzes weißliches Band, welches als Überrest des *Gubernaculum testis* erachtet wurde, am Grund des *Processus vaginalis* bzw. an der inneren Fläche des *Musculus cremaster* befestigt.

2.12.1.3 Samenleiter, *Ductus deferens*

Der Samenleiter beschreibt zunächst enge Windungen, bevor er in seiner eigenen Bauchfellfalte neben der Gefäßfalte des Samenstranges zur Bauchhöhle zieht. Er verbindet sich zunächst mit der Oberfläche der Blase, schiebt sich unter die Prostata ein und öffnet sich mit einer Schleimhautklappe in die Harnröhre. GRASSÉ und DEKEYSER (1955) gaben ebenfalls die Mündung der Samenleiter in Höhe der Prostata an.

2.12.1.4 Akzessorische Geschlechtsdrüsen

Die Samenblasendrüse (*Glandula vesicularis*) wurde von ARLOING (1868) in seiner Arbeit als unpaariges Organ beschrieben. Sie ist drei cm lang, dünnwandig und lagert sich sowohl teilweise dem Harnblasenhals als auch teilweise der Fläche des Harnblasenkörpers auf. Sie mündet flaschenhalsähnlich ausgezogen zwischen den Samenleitern in die Harnröhre. LINCOLN (1974) beschrieb bei den akzessorischen Geschlechtsdrüsen einen hinteren Anteil Seminaldrüsengewebe mit einer großen bauchwärts liegenden Ausstülpung, die im Mai und Juni eine Füllung mit einem gelatinösen Sekret zeigt. GRASSÉ und DEKEYSER (1955) erwähnten die *Glandula vesicularis* als dorsal auf der Harnblase aufliegendes Organ.

Die Vorsteherdrüse (*Prostata, Glandula prostatica*) des EFh wurde als unpaariges, längliches und voluminöses Organ mit einem Durchmesser von 17 mm - 18 mm beschrieben. Quer zur Harnröhre angeordnet, überdeckt sie die Enden der Samenleiter, den Harnblasenhals sowie einen Teil der Samenblasendrüse (ARLOING, 1868). Für die *Glandula prostatica* wurde auch von GRASSÉ und DEKEYSER (1955) die entsprechende dorsale Lage zur Harnröhre beschrieben.

Die Harnröhrenzwiebeldrüse (*Cowper`sche Drüsen, Glandula bulbourethralis*) ist paarig, unmittelbar nebeneinanderliegend kaudal der Prostata angeordnet. Sie ist völlig von Muskelgewebe eingeschlossen. Die Struktur besteht aus kleineren weißlichen Bläschen, die mit einer viskösen Flüssigkeit angefüllt sind. Diese wiederum enthält in großer Zahl Granula und voluminöse, mehrkernige Zellen (ARLOING, 1868). Die Cowperschen

Drüsen öffnen sich in die *Pars membranacea* der Harnröhre (GRASSÉ und DEKEYSER, 1955).

2.12.1.5 Begattungsorgan, *Penis*

Am *Penis* wurde von ARLOING (1868) der paarige Schwellkörper (*Corpus cavernosum corporis penis*) als Struktur von insgesamt 8 cm Länge beschrieben. Der tiefe Abschnitt beginnt mit zwei Wurzeln am hinteren Rand des Sitzbeines. In ihrem Verlauf nach kaudal an der Innenseite der Schwanzregion nehmen beide Schwellkörper eine abgeflachte Form ein. Der freie Teil ist ebenfalls nach kaudal gerichtet, verkleinert sich jedoch zunehmend und bildet die Basis für den konisch geformten *Penis*. Der äußerlich sichtbare Teil des *Penis* besitzt eine Länge von 4 cm. Die Penisspitze wird gänzlich aus den *Corpora cavernosa* gebildet, an dessen Unterseite die Harnröhre verläuft. REYDELLET (1971) gibt die Länge des freien Penisabschnittes mit 1 cm - 3 cm an.

2.12.1.6 Vorhaut, *Praeputium*

Im nicht errigierten Zustand ist der *Penis* vollständig von der Vorhaut umgeben. Dabei befindet sich die Vorhautöffnung (*Ostium praeputiale*) 5 cm unter dem höchsten Punkt des Sitzbeinausschnitts. Die Öffnung ist ellipsoid und ähnelt der *Vulva* der Häsin (ARLOING, 1868).

2.12.2 Saisonale Anpassung

Für den männlichen EFh ist der Jahreszyklus durch Veränderungen der Morphologie und Physiologie der Hoden gekennzeichnet. Es konnte nachgewiesen werden, dass in Abhängigkeit von der Tageslänge die Epiphyse die Freisetzung von LH moduliert und dadurch die Funktion der Keimdrüsen und akzessorischen Geschlechtsdrüsen reguliert (LINCOLN, 1976; LINCOLN und MacKINNON, 1976).

2.12.2.1 Saisonale Veränderungen des Hodens und Nebenhodens

Die Untersuchung der Gonadenentwicklung wurde in vielen Arbeiten herangezogen, um die Fortpflanzungsfähigkeit zu beurteilen bzw. Beginn und Ende der Fortpflanzungsaktivität festzulegen (RACZYŃSKI, 1964; FLUX, 1967; ZÖRNER, 1973; MÖLLER, 1980; ZÖRNER, 1981). Während der Phase der sexuellen Ruhe von September bis November zeigten sich die Hoden schmal, flach und von bläulicher Farbe. In den folgenden Monaten ließ sich ein deutlicher Anstieg in ihrer Größe beobachten. Das

Skrotum wurde auffälliger und entwickelte eine dunkle Pigmentierung (LINCOLN, 1974). Die Größe der Keimdrüsen erreichte im Februar bis April ihr Maximum. Die Involution der Organe begann mit einem deutlichen Abfall der Größe im Juli und schreitet dann langsam bis zum September fort (LINCOLN, 1974; CAILLOL et al. 1989 b).

Abgesehen von einer individuellen Variationsbreite (ZÖRNER, 1981), insbesondere am Übergang zur inaktiven Phase (LINCOLN, 1974), zeigten die Entwicklungszyklen der Gonaden sowohl in Habitaten mit gemäßigttem maritimen Klima (Großbritannien: LINCOLN, 1974), als auch in Habitaten mit kontinentalem Klima (Tschechische Republik: CIBEREJ et al., 1991) sowie deren Übergangsformen (Deutschland: HAGEN, 1985; Polen: BLOTTNER et al., 2000) eine gute Übereinstimmung (Abb. 3).

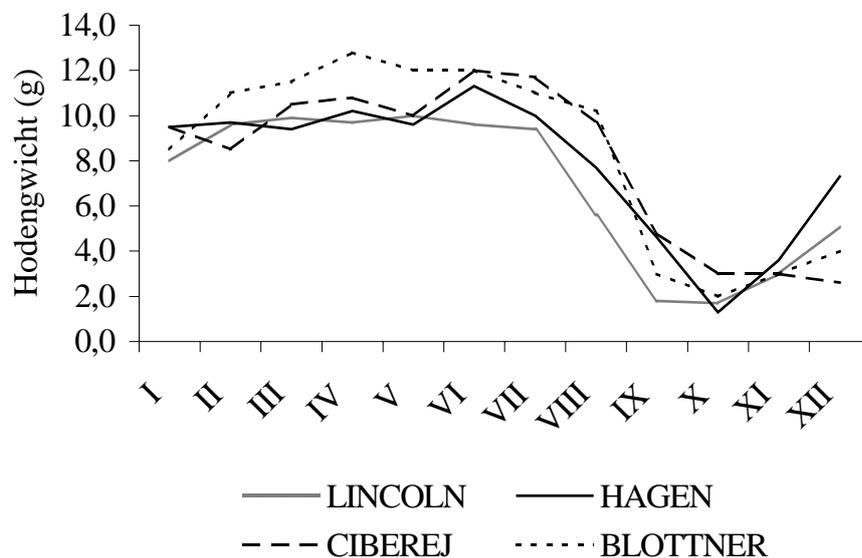


Abb. 3: Jahreszeitlicher Verlauf des Hodengewichtes (g) des EFh (LINCOLN, 1974; HAGEN, 1985; CIBEREJ et al. 1991; BLOTTNER et al., 2000).

Jedoch konnten fördernde oder hemmende Einflüsse auf die sexuelle Aktivität durch lokale klimatische Abweichungen nicht ausgeschlossen werden. In milden Wintern ließ sich beispielsweise eine raschere Vergrößerung der Hoden sowie eine früher einsetzende Deckaktivität beobachten (STIEVE, 1952; RIECK, 1956; ZÖRNER, 1981).

Das Hodengewicht wurde häufig als kennzeichnendes Element für den Beginn der sexuellen Aktivität eingesetzt (ZÖRNER, 1981). Eine aktive Spermatogenese wurde erst bei Tieren gefunden, die ein Körpergewicht von über 3 kg und ein Hodengewicht von über 6 g entwickelten (HAGEN, 1985). MÖLLER (1980) definierte ebenfalls 6 g als kritische

Testismasse für die Fortpflanzungsfähigkeit. Bei juvenilen Rammlern verschob sich diese Grenze, seinen Ergebnissen zu Folge, auf 5 g. RACZYŃSKI (1964) konnte ebenfalls bei einem Testesgewicht von 5g Spermien im Nebenhoden nachweisen. Entsprechend der Gewichtsveränderungen des Hodengewebes ließ sich auch am Nebenhodenschwanz eine zyklische Veränderung makroskopischer Dimensionen feststellen (HAGEN, 1985).

2.12.2.2 Spermatogenese und histologische Veränderungen des Keimepithels

Die verschiedenen Keimepithelstadien mit ihren unterschiedlichen Zellassoziationen der Spermatogenese erlaubten beim EFh die Einteilung in 8 Zyklusstadien (NIKODÉMUSZ et al., 1990; MURI et al., 1998; BRODOWSKI et al., 2001). Die Zellen der verschiedenen Stadien, einschließlich der Differenzierungsprozesse der Spermatiden in den Stufen 1 (rund) bis 12 (elongiert), wurden von BRODOWSKI et al. (2001) schematisch dargestellt. Es konnte gezeigt werden, dass die morphologischen Veränderungen des Hodens sowie das Anhalten und der Wiederbeginn der Spermatogenese beim EFh nicht nur auf einer Proliferationsinhibition im funktionellen Hodengewebe beruhen. Sie werden durch einen zweiten regulierenden Mechanismus, den genetisch determinierten Zelltod (*Apoptose*), ergänzt. Das Maximum und Minimum der testikulären Proliferation und Apoptose während der Involution und Reaktivierung sind im Jahreszyklus gegenläufig geregelt. (BLOTTNER et al., 1995; HINGST et al., 1996).

LINCOLN (1974) beschrieb das histologische Bild des Hodens wie folgt: In der Ruhephase (Mitte September bis Anfang November) bildete sich das funktionelle Samenepithel bis auf Sertolizellen, Spermatogonien und Spermatozyten I. Ordnung zurück. Ab November ließ sich eine deutliche Expansion der Tubuli seminiferi und das Erscheinen von Spermatiden in Samenkanälchen feststellen. Im Dezember und Januar zeigten alle Tiere eine voll aktivierte Spermatogenese. Die Einstellung der Spermienbildung erfolgte im Juli, auch wenn physiologisch erscheinende Samenzellen noch bis in den August vorhanden waren. BROEKHUIZEN und MAASKAMP (1981) beschrieben eine Reaktivierung der Spermatogenese bei adulten männlichen Tieren ab Ende November. Untersuchungen am Nebenhoden haben gezeigt, dass über 80 % der Rammler bereits in der zweiten Januarhälfte Spermien in der *Cauda epididymidis* aufwiesen.

Die quantitative Charakterisierung der Spermatogenese, anhand der Zelltypen im Hoden mittels Durchflusszytometrie (BLOTTNER et al., 2000), zeigte von Februar bis Juli einen hohen Prozentsatz haploider Hodenzellen als Ausdruck einer intensivierten meiotischen Aktivität. Korrespondierend dazu war die Phase der spermatogenetischen Aktivität

gekennzeichnet durch geringe Anteile tetraploider Zellen, die den Anteil der Zellen in der G2/M Phase des Zellzyklus, hauptsächlich Spermatozyten 1. Ordnung widerspiegeln. Während der Rückbildung der Hoden zeigte sich ein schneller Abfall der haploiden Zellanteile in den Monaten August bis November. BRODOWSKI et al. (2001) zeigten, dass die saisonal bedingten Umstrukturierungen des Hodens durch starke Veränderungen der histologisch-morphometrischen Daten der Hodentubuli sowie der spermatogenen und steroidogenen Zellen gekennzeichnet sind.

2.12.2.3 Testosteron

LINCOLN (1976) und CAILLOL et al. (1989 b) zeigten auf, dass die zyklischen Veränderungen zwischen Hodenwachstum und -involution bzw. zwischen arretierter und aktivierter Spermatogenese mit den Plasmakonzentration des Testosteron parallel verlaufen. Die Konzentration im Blutplasma belief sich im Januar und Februar auf $1,51 \pm 0,23$ ng/ml, im März und April auf $3,49 \pm 0,78$ ng/ml sowie im Juli und August auf $1,79 \pm 0,30$ ng/ml beziffern (LINCOLN, 1976). CAILLOL et al. (1989 b) bestimmten für die Monate Januar und Februar 1,6 ng/ml und 1,25 ng/ml, für März und April 2,0 ng/ml und 1,04 ng/ml sowie für Juli und August 0,8 ng/ml und 0,6 ng/ml Blutplasma.

LINCOLN (1976) beschrieb für intratestikulär gemessene Testosteronkonzentrationen, dass der Hormongehalt sein Minimum im September und Oktober und einen Anstieg bis zum Frühjahr auf den nahezu siebenfachen Wert zeigt. Das wurde von BLOTTNER et al. (2000) bestätigt. Dieser Autor fand ein Maximum der Testosteronkonzentration im Hodengewebe während der Phase der aktiven Spermatogenese im Frühjahr sowie geringe Konzentrationen während der Phase der Hodenrückbildung im August; der nachfolgende Anstieg, der sich bereits im Oktober detektieren ließ, ging der erneuten Intensivierung der Spermatogenese voraus.

Im Tierexperiment zeigten CAILLOL et al. (1989 b) ein Aktivitätsmaximum der *Hypophyse* im Juli und August, zu einem Zeitpunkt, wenn die Testosteronsekretion bereits wieder rückläufig ist.

2.13 Detektion reproduktionstoxikologischer Einflüsse

Für das Erkennen von reproduktiven Störungen, die durch toxikologische Einflüsse verursacht werden, gibt es inzwischen recht einheitlich diskutierte Untersuchungsansätze. Übersichten dazu lieferten CHAPIN et al. (1997), CREASY (1997), CHAPIN et al. (1998) sowie JAHN und GÜNZEL (1997). Von diesen Autoren wurden übereinstimmend

Abweichungen der Körpermasse, Organmasse und -histologie, Störungen des Sexualverhaltens und der Fruchtbarkeit sowie eine verringerte Trächtigkeitsrate und Zahl der Nachkommen als Endpunkte der Reproduktionstoxizität benannt.

Basierend auf den Untersuchungen von MATTISON et al. (1989) fasste BLOTTNER (2001) folgende Kennzeichen gestörter Fruchtbarkeit zusammen:

1. Merkmale weiblicher Fruchtbarkeitsstörungen

- Gewichtsveränderungen der Reproduktionsorgane
- Zyklusstörungen bis zum Ausbleiben der Ovulation
- Reduktion ovarieller Follikel
- veränderte Ovarhistologie
- veränderte Uterushistologie
- verzögerte Pubertät
- vorzeitige reproduktive Seneszenz
- Störungen der Embryonal- und Foetalentwicklung
- Störungen der Laktation
- veränderte Hormonbildung (Östradiol, Progesteron)

2. Merkmale männlicher Fruchtbarkeitsstörungen

- Gewichtsveränderungen der Reproduktionsorgane
- Störungen im Keimepithel
- Einschränkungen in der Funktion der Keimdrüsen: verringerte Zahl an Spermatozoen bzw. Spermien
- Reduktion motiler Spermien
- Veränderungen der Spermienmorphologie
- veränderte Hormonbildung (Testosteron)

Bei Wildtieren erfordert die Diagnose des reproduktiven Gesundheitsstatus zusätzlich die Einbeziehung saisonaler Veränderungen am Genitaltrakt sowie die Anwendung besonderer Methoden, die eine Untersuchung an lebenden Tieren während der aktiven Phase der Reproduktionssaison gestattet (BLOTTNER, 2001).