© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



Matthey, R. (1952): Chromosomes sexuels multiples chez un Rongeur (*Gerbillus pyramidum* Geoffrey). Archiv der Julius-Klaus-Stiftung **27**, 163—166.
— (1953): Les chromosomes des Muridae. Rev. Suisse de Zool. **60**, 225—279.
— (1954a): Recherches sur les chromosomes des Muridae. Caryologia Pisa **6**, 1—44.
— (1954b): Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dans le genre *Gerbillus* (Rodentia-Muridae-Gerbillinae) Experientia **11**, 464—5.
— (1955): Cytologie comparee et taxonomie chez les Microtinae. Rev. Suisse de Zool. **62**, 163—206.
Nadler, C. F.; Lay, D. M. (1967): Chromosomes of some species of *Meriones*. Z. Säugetierkunde **32**, 285—291.
Petter, F. (1959): Evolution du dessin de la surface d'usure des molaires des gerbillides. Mammalia **23**, 304—315.
— (1961): Repartition geographique et ecologie des rongeurs desertiques de la region palaearctique. Mammalia supplement.
Wahrman, J.; Gourevitz, P. (1972): Extreme chromosomal variability in a presumptive colonising [sic] rodent. Proc. Jerusalem Chromosome Conference p. 20.
Wahrman, J.; Zahavi, A. (1955): Cytological contributions to the phylogeny and classification of the rodent genus *Gerbillus*. Nature **175**, 600—602.
— (1958): Cytogenetic analysis of mammalian sibling species by means of hybridization. Proc. X Int. Cong. Genetics **2**, 304—305.
Wassif, K.; Lufty, R. G.; Wassif, S. (1969): Morphological cytological and taxonomical studies of the rodent genera *Gerbillus* and *Dipodillus* from Egypt. Proc. Egypt., Acad. Sci. **22**, 77—97.
Zahavi, A.; Wahrman, J. (1957): The cytotaxonomy, ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (Rodentia: Gerbillidae). Mammalia **21**, 341—380.

*Authors' addresses:* Douglas M. Lay, Department of Anatomy, School of Medicine, University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina 27514; Kirk Agerson, School of Medicine, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48104; Charles F. Nadler, Department of Medicine, Northwestern University Medical School, 311 East Chicago Avenue, Chicago, Illinois 60611

# Über die Wehentätigkeit des Kaninchens

## Eine elektrophysiologische Studie der Uterusaktivität und eine Theorie über die Auslösung des Geburtsbeginns

Von C. Naaktgeboren, C. H. Kroon und A. G. Schoof

*Arbeitsgruppe für Vergleichende Geburtskunde — Amsterdam*

*Eingang des Ms. 31. 10. 1974*

## 1. Einleitung

Obwohl das Kaninchen schon seit dem Beginn der experimentellen Forschungsmethoden in der Biologie und Medizin eines der am häufigsten gebrauchten Versuchstiere ist und besonders in der geburtskundlichen Forschung sehr oft benutzt wird, sind in der Literatur nur spärliche Angaben über die normale Geburt vorhanden. Viele

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 150—172
© 1975 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



Autoren, die über die Physiologie der Uteruskontraktionen bei der Geburt arbeiten, haben die normale Geburt noch nie beobachtet und Untersuchungen über die spontanen Veränderungen im Kontraktionsmuster des Uterus vor, während und nach der Geburt sind sehr selten. Die normale Geburt wurde von NAAKTGEBOREN (1963, 1971) beschrieben und im Film dargestellt, während die Uteruskontraktionen mit Hilfe intra-uteriner Druckmessung von CARTER, NAAKTGEBOREN und VAN ZON-VAN WAGTENDONK (1971) untersucht und in Zusammenhang mit dem normalen Geburtsverhalten des freibeweglichen Tieres diskutiert wurden. Die Uterusmotilität vor, während und nach der Geburt wurde ebenfalls mit kinematographischen Methoden studiert und in der Encyclopaedia cinematographica veröffentlicht (CARTER und NAAKTGEBOREN 1970; NAAKTGEBOREN und CARTER 1971 a, b, c). Es hat sich aber gezeigt, daß elektrophysiologische Methoden zur Registrierung von Uterusaktivität viele ergänzende Informationen liefern können, außerdem ist es möglich, während längerer Zeit mit ein und demselben Versuchstier zu arbeiten. Die Methodik, die für unsere Untersuchungen angewandt worden ist, wurde von NAAKTGEBOREN (1974) eingehend beschrieben, und die Vorteile wurden diskutiert. Es wird in dieser Arbeit auf eine ausführlichere Literaturübersicht verzichtet; wir verweisen diesbezüglich auf die oben erwähnten Veröffentlichungen unserer Arbeitsgruppe und auf die Diskussion der vorliegenden Arbeit. Zum Vergleich der Geburt des Kaninchens mit der anderer Säuger sei auf das Buch von NAAKTGEBOREN und SLIJPER (1970) hingewiesen.

In dieser Arbeit werden wir vor allem Ergänzungen zu den oben erwähnten Arbeiten beschreiben und die Ergebnisse im Lichte anderer Literaturangaben und früherer eigener Befunde diskutieren.

## 2. Material und Methoden

Wir haben von 30 Kaninchen verschiedener Rassen, hauptsächlich aber große Tiere (Gewicht 4 bis 6 kg), über 300 Registrierungen gemacht. Die Tiere wurden mit Nembutal anaesthetisiert, und weiter wurde während der Operation Fluothane angewandt. Es werden vier Paare Silberelektroden auf das Myometrium genäht. Die Elektroden sind mittels in Silastic eingebetteten Kabeln mit einer Steckdose verbunden. Die Steckdose wird in der Nackenhaut implantiert, und die Kabel verlaufen unter der Haut. In der Regel erfolgte die Operation etwa eine Woche vor dem berechneten Geburtstermin. Am Tag nach der Operation verhalten die Tiere sich wieder völlig normal. Zur Registrierung kann man die auf der Uteruswand befindlichen Elektroden mit den Universalverstärkern verbinden, indem man den Stecker des Kabels vom Registriergerät in die Steckdose im Nakken des Tieres steckt. Die

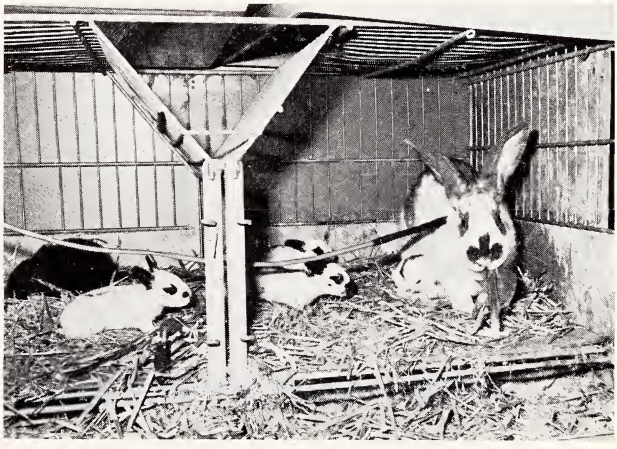

*Abb. 1.* Kaninchen während des Registrierens der Uterusaktivität. Das Tier hat seine Jungen erfolgreich aufgezogen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



elektrischen Begleiterscheinungen der Uteruskontraktionen können dann, ohne die Tiere in ihrem Verhalten zu stören, auf einen Papierrecorder geschrieben werden (Abb. 1). Während des Registrierens wird das Tier genau beobachtet, und die Beobachtungen werden auf dem Registrierpapier notiert. Auf diese Weise ist es möglich, die Zusamenhänge zwischen Verhalten und Uterusphysiologie zu untersuchen. Etwaige Störungen durch Erschrecken usw. können von der Auswertung ausgeschlossen und getrennt studiert werden. Der Anschluß am Anfang der Registrierung verursacht bei vielen Tieren eine psychogene Veränderung der Uterusmotilität. Es ist daher nötig, mindestens eine Stunde zu registrieren. Das normale Muster ist erst dann zu erkennen (Naaktgeboren und Bontekoe 1975). Die Methode ist für die Tiere harmlos. Sie sind imstande, ihre Jungen normal zu gebären und aufzuziehen.

Es sei hier noch kurz auf die Interpretation der Registrierungen eingegangen. Eine tiefergehende Diskussion wurde von Naaktgeboren (1974) gegeben. Dem Kontraktionsvorgang der Muskelzelle geht eine Depolarisierung an der Zellmembran voraus. Die Aktionspotentiale mehrerer Zellen werden von den Elektrodenpaaren aufgenommen. Die registrierten Ausschläge sind also nicht die Aktionspotentiale selbst, sondern sie stellen ein Summationsbild dar. Eine Reihe von Ausschlägen (Train) deutet eine Kontraktion an. Das elektrische Phänomen ist während der Druckzunahme und während der Plateauphase der Kontraktion zu registrieren. Die Druckabnahme erfolgt ohne elektrische Begleiterscheinungen. Indem man Elektroden auf beiden Uterushörnern anbringt, kann man die Abwechslung zwischen beiden Hörnern studieren, und wenn man mehrere Elektroden an verschiedenen Stellen auf einem Horn befestigt, kann man die Richtung und Fortleitung der Kontraktionen sowie etwaige Unterschiede der Motilität an verschiedenen Stellen des Uterus studieren. In den Abbildungen der Registrierungen sind die Stellen, wo sich die Elektroden befinden, eingezeichnet worden, um die Interpretation zu erleichtern.

## 3. Ergebnisse

Der Uterus des Kaninchens ist ruhig während der zweiten Hälfte der Trächtigkeit. Wenn überhaupt elektrische Aktivität registriert wird, so besteht diese höchstens aus vereinzelten Spikes, aber koordinierte Aktivität in Form von Trains kommt nicht vor (Abb. 2).

Erst zwei Tage vor der Geburt treten manchmal kurze Trains auf (Abb. 3), und zur Geburt hin nehmen diese in Länge und Frequenz zu. Das Bild ist noch sehr unregelmäßig, und auch Einzelspikes sind in den Pausen noch zu finden. Am letzten Tag vor der Geburt kommen die kleineren Trains öfters gruppiert vor (Abb. 4), was mit den mehrgipfeligen Druckschwankungen, die Carter et al. (1971) beschrieben haben, übereinstimmen dürfte. Während dieser Zeit findet der Nestbau statt. Die Austreibung fängt meistens sehr plötzlich an und wird oft durch eine kontinuierliche, 1 bis 2 Min. anhaltende Aktivität markiert. Dann folgt ein Muster größter Regelmäßigkeit mit ziemlich langen, sehr gut koordinierten Kontraktionen (Abb. 5). Nach der Austreibung nimmt die Frequenz der Kontraktionen allmählich ab und manchmal kommt es zur völligen Ruhe. Nach einiger Zeit wird der Uterus wieder aktiv, aber die Kontraktionen der Nachgeburtszeit sind weniger frequent, dauern länger und haben eine geringere Fortleitungsgeschwindigkeit als jene, die während der Austreibung vorkommen. Die Abb. 2–5 zeigen einige Beispiele von Registrierungen der Uterusaktivität.

Wenn man die Registrierung betrachtet, kann man das Bild des Aktivitätsmusters als regelmäßig bis sehr regelmäßig, ziemlich regelmäßig oder unregelmäßig bis ruhig beschreiben. Regelmäßige Aktivität tritt erstmals am Tag vor der Geburt auf. Die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



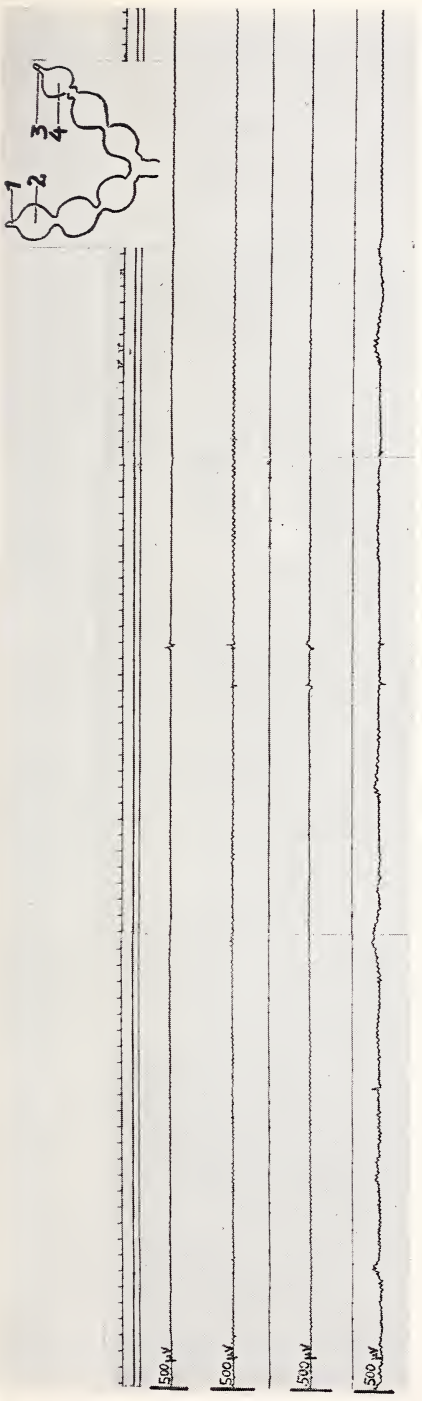


*Abb.* 2. Uterusaktivität 8 Tage vor der Geburt

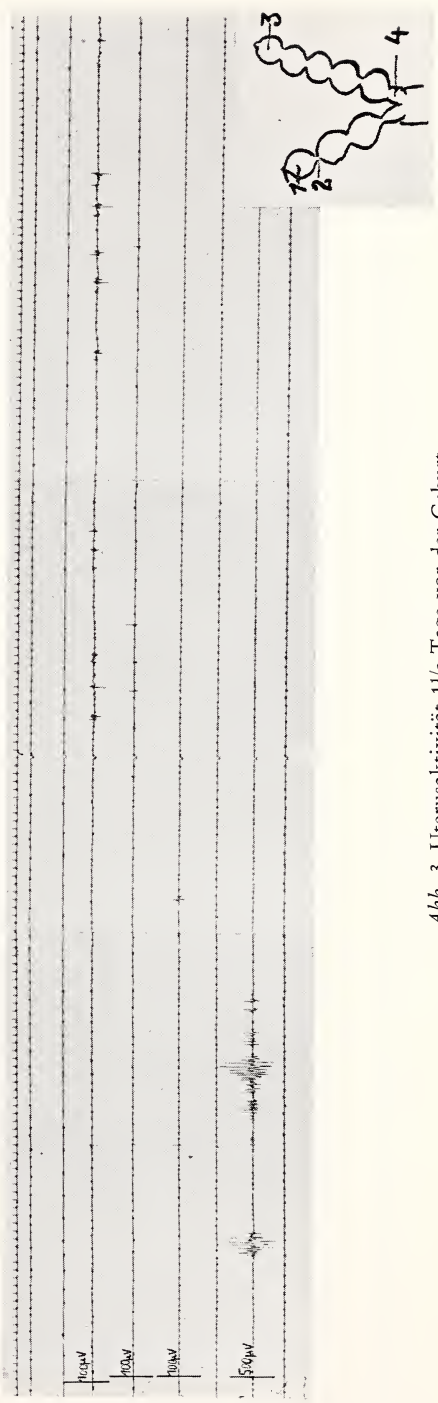


*Abb.* 3. Uterusaktivität 1½ Tage vor der Geburt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



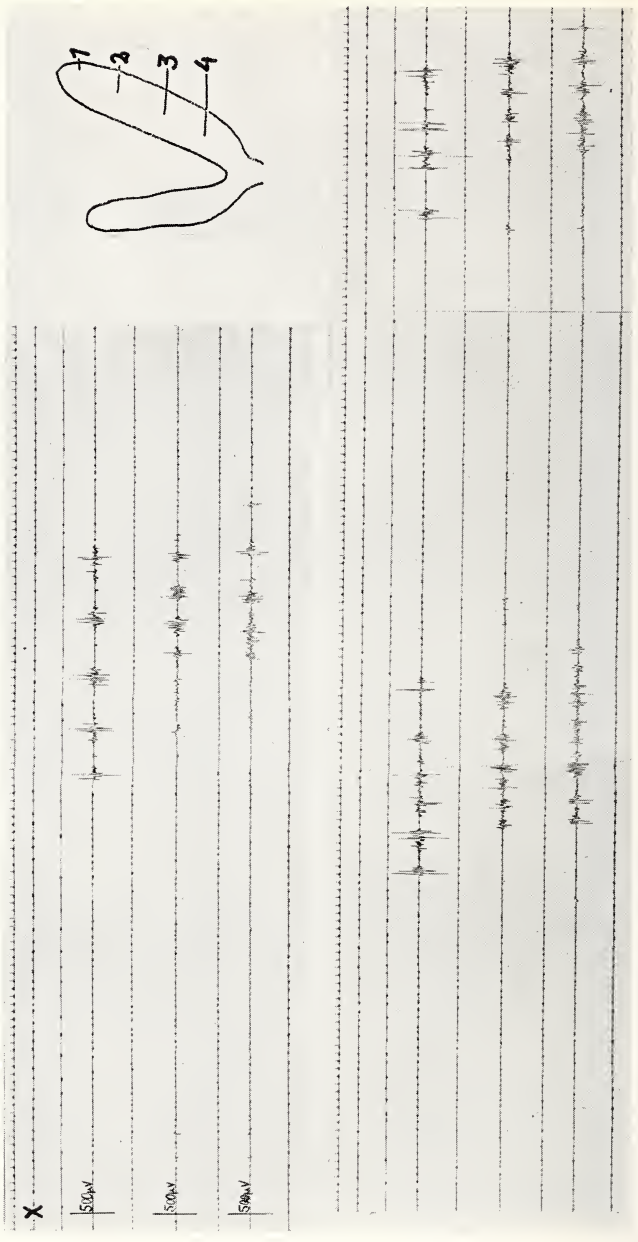


*Abb. 4.* Uterusaktivität zwischen 24 und 16 Stunden vor der Geburt

maximale Frequenz dieses Musters wird während der Austreibung und kurz nach der Geburt erreicht. Während der Austreibung und am 1. Tag post partum ist das Muster am regelmäßigsten. In den nächsten zwei Wochen nimmt die Regelmäßigkeit allmählich ab, und das Muster wandelt sich in das der ziemlich regelmäßigen Aktivität um.

Diese kommt manchmal auch am letzten Tag vor der Geburt vor. Sehr unregelmäßige Aktivität und Ruhe findet man vorwiegend mehr als zwei Tage vor der Geburt und länger als eine Woche post partum. In Abb. 6 ist die Frequenz der Aktivi-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



tätsmuster anhand der Ergebnisse von 12 Tieren graphisch dargestellt. Die bisher erwähnten Befunde stehen in gutem Einklang mit den Beschreibungen, die wir anhand intra-uteriner Druckmessungen gemacht haben (CARTER et al. 1971). Um die Aktivitätsäußerungen des Myometriums an den verschiedenen Zeitpunkten vor, während und nach der Austreibung objektiv vergleichen zu können, haben wir die Dauer der elektrischen Aktivität gemessen und diese Werte umgerechnet in Sekunden Aktivität pro 10 Minuten.

In Abb. 7a sind diese Werte von Kaninchen XXVIII eingetragen. Bis kurz vor der Austreibung bleiben die Werte sehr niedrig. Während der Austreibung stellt man eine mehr als zehnfache Zunahme eindeutig fest. Eine Stunde nach der Geburt hat die Aktivität schon wieder stark abgenommen. In Abb. 7b ist in einer Fläche der Bezirk gezeigt, wo die Aktivitätswerte (in Sek. pro 10 Min.) von 5 Tieren während der letzten 2 Tage vor der Geburt und z. Z. der Geburt bis eine Stunde nach der Geburt liegen. Insgesamt liegen für dieses Gebiet 134 Beobachtungen vor. Es sind nur Daten von den Elektroden eingetragen, die sich auf den Uterushörnern befanden. Daten von Elektroden, die sich auf der Cervix befanden, wurden für diese Darstellung nicht berücksichtigt. Wie der Aktivitätswechsel zur Zeit der Geburt genau stattfindet, geht aus Abb. 8a hervor. Die Zeitachse ist hier stärker gedehnt als in Abb. 7, aber die Aktivitätswerte sind hier auch in Sek. pro 10 Min. angegeben, obwohl über kürzere Zeitspannen gemessen und deswegen in der graphischen Darstellung eingetragen worden ist. Es ist klar, daß die Aktivität bis sehr kurz vor der Geburt gering bleibt (Abb. 5, die die Registrierung desselben Tieres zeigt). Plötzlich erfolgt eine explosive Aktivitätszunahme. Dieser Gipfel (600 Sek./10 Min.) deutet die kontinuierliche Aktivität am Anfang der Austreibungsphase an. Schon während der Austreibungsphase nimmt die Aktivität pro Zeiteinheit ab. Dies erfolgt für die beiden Hörner nicht immer gleichzeitig (Abb. 8b). In der nächsten halben Stunde erfolgt allmählich eine weitere Abnahme der Aktivität. Aus Abb. 8a geht ebenfalls hervor, daß die Aktivität des Cervix niedriger ist als jene am Uterushorn, ausgenommen im Moment der Austreibung.

Während der Austreibungsphase kommen meistens 3, manchmal sogar 4 Trains pro Minute vor. Während der ersten Stunde nach der Geburt nimmt dies bis zu etwa einer Kontraktion pro Minute ab. Auch die Dauer der Kontraktionen wechselt. Während der letzten 2 Wochen der Trächtigkeit bis 2 Tage vor der Geburt ist der Uterus ruhig und höchstens gelegentlich kommen sehr kurze Trains, mit einer Dauer von etwa 3 Sekunden vor. Von zwei Tagen vor der Geburt bis unmittelbar vor der Austreibung kommen diese kurzen Trains noch vor, aber auch längere Trains werden registriert. Während der Austreibung ist die mittlere Dauer der Trains etwa 12 Sekunden. Unmittelbar nach der Geburt weisen die meisten Trains noch eine Dauer zwischen 10 und 15 Sek. auf, aber am 1. Tag post partum bilden längere Trains keine Ausnahme mehr. Die längste Dauer der Trains stellt man $1^1/_2$ bis 2 Tage post partum am häufigsten fest. In den nächsten Tagen nimmt die Dauer der Trains wieder ab. Die Werte der Dauer der Trains schwanken erheblich (Abb. 9). Die mittlere Dauer der Trains z. Z. der Geburt zeigt ein ziemlich regelmäßiges Bild (Abb. 10) Die sehr niedrigen Werte steigen plötzlich bis 60 Sek. an. Dies deutet den explosiven Beginn der kontinuierlichen Aktivität an. Dann erfolgt eine Abnahme auf etwa 12 Sek. Es ist klar, daß die Cervix sich völlig anders verhält als die Uterushörner. Die Trains weisen außer ihrer Dauer auch Unterschiede bezüglich der Dichte der Spikes auf.

Es hat sich herausgestellt, daß diese Unterschiede mehr oder weniger mit der Form der Spikes korreliert sind. Wie oben schon erwähnt wurde, stellen die Spikes ein Summationsbild dar. Je mehr die Zellen synchron feuern, je schärfer wird das Bild der registrierten Spikes; feuern sie aber nicht gleichzeitig, so entstehen mehrgipfelige Spikes. Ebenso ist die Amplitude beim synchronen Feuern meistens höher. Die Form

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

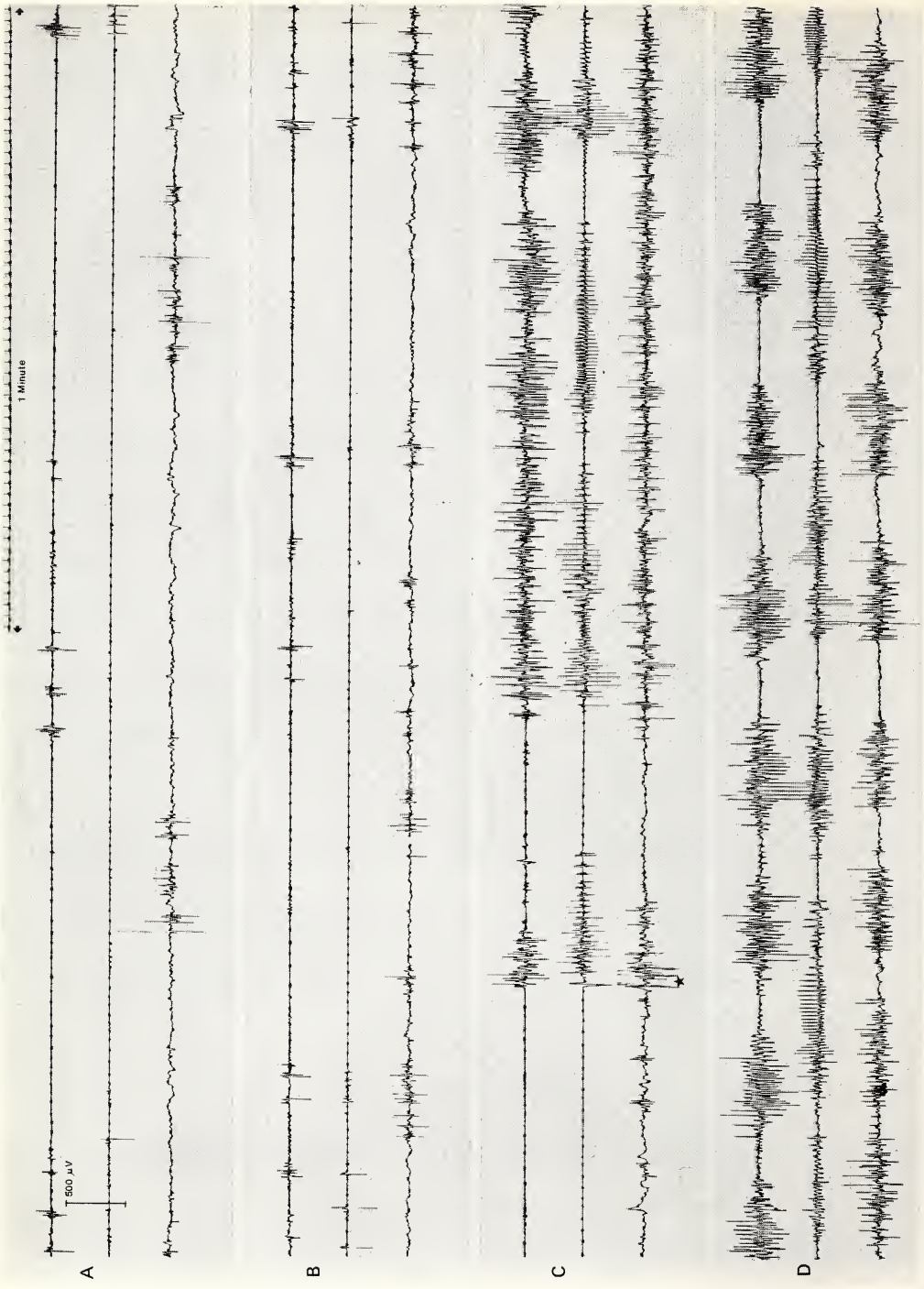


*Abb. 5 (linke und rechte Seite).* Kontinuierliche Registrierung (Dauer 18 Min.) während der Geburt. In A ist ein Maßstab zu 500 µV gegeben. In E und H sind bei den Pfeilen die entsprechenden Kanäle auf 1000 µV umgeschaltet worden. A, B = hecheln; C = Beim * richtet das Tier sich auf und fängt an sich die Brust zu lecken. Fast sofort folgt eine langdauernde

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

kontinuierliche Uterusaktivität. D = Lecken der Genitalgegend; E, F, G = häufiges Lecken der Genitalien und Pressen. Es sind Neugeborene unter der Mutter sichtbar; H = Geburt beendet, I = Die Jungen versuchen im Pelz der Mutter die Zitzen zu finden. Die Stellen, an denen sich die Elektroden am Uterus befinden, sind in Abb. 8 A und 10, wo diese Registrierung quantitativ dargestellt ist, angedeutet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



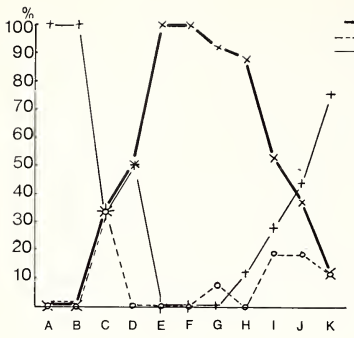


*Abb. 6.* Frequenz des Vorkommens der verschiedenen Aktivitätsmuster (siehe Text). A = 13—3 Tage vor der Geburt; B = 2—1½ Tage vor der Geburt; C = 24—1 Stunde vor der Geburt; D = Nestbauphase; E = Austreibungsphase; F = unmittelbar post partum; G = 1 bis 24 Stunden nach der Geburt; H = 1½—2 Tage nach der Geburt; I = 3—6 Tage nach der Geburt; J = 7—16 Tage nach der Geburt; K = 17—44 Tage nach der Geburt.

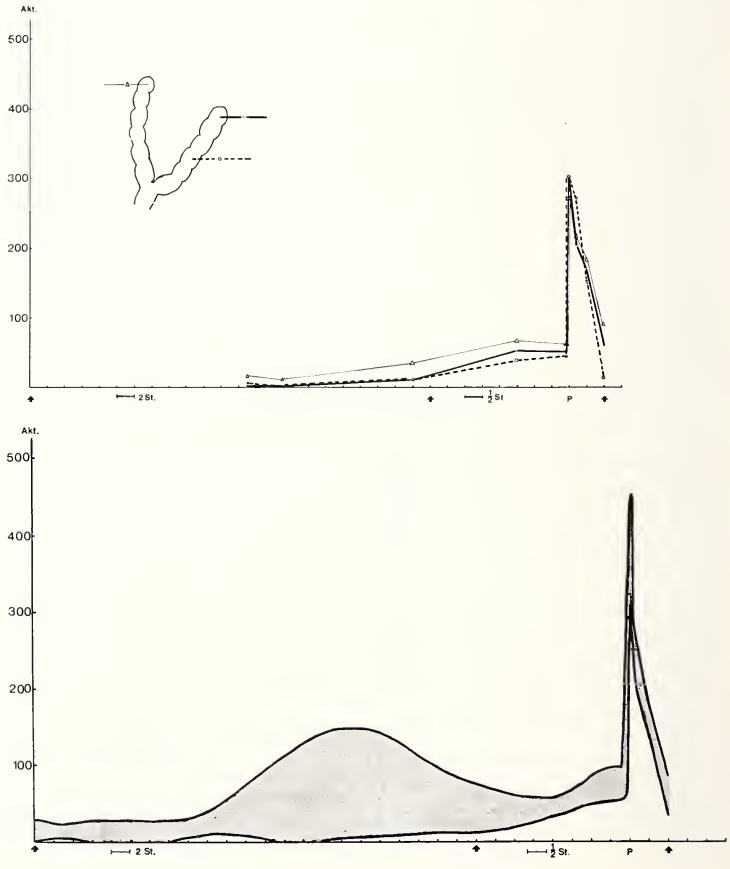


*Abb. 7 A (oben).* Elektrische Aktivität des Uterus (Kaninchen XXVIII) vor, während und nach der Geburt (Sek./10 Min.). Die Zeitachse ist zwischen 1. und 2. Pfeil in Einheiten zu je 2 Stunden unterteilt, zwischen 2. und 3. Pfeil zu je ½ Stunde. P = Austreibungsphase. — *Abb. 7 B (unten).* Bereich der Aktivität des Uterus vor, während und nach der Geburt, worin 134 Beobachtungen von 5 Tieren liegen (siehe Text).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



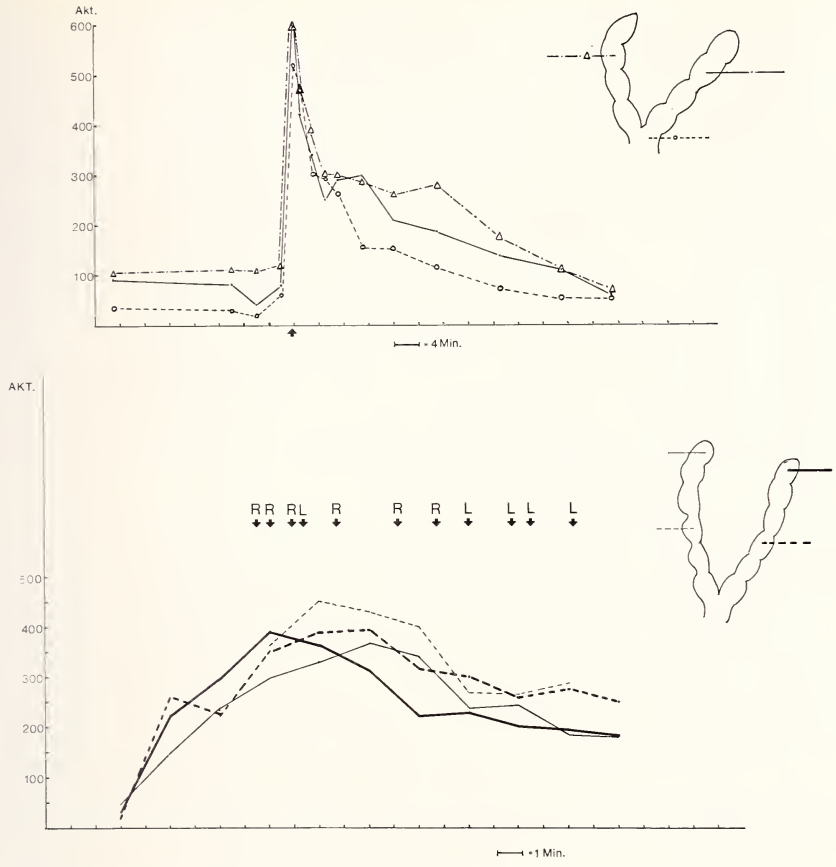


*Abb. 8 A (oben):* Aktivität des Uterus (Sek./10 Min.) kurz vor, während und nach der Austreibung. Beim Pfeil fängt die Austreibung explosionsartig an (Vergl. Abb. 5). — *Abb. 8 B (unten):* Aktivität während der Austreibungsphase. Pfeile: Junge werden ausgetrieben aus dem rechten (R) oder linken (L) Uterushorn. Der Höhepunkt der Aktivität des linken Hornes ist etwas später als der vom rechten Horn. Schon vor dem Ende der Austreibung nimmt die Aktivität ab

und die Amplitude sind also Andeutungen des Ausmaßes an Synchronität des kontraktilen Geschehens im Myometrium. Je mehr die benachbarten Zellen gleichzeitig erregt werden und feuern, um so besser sind die Kontraktionen koordiniert. In Tab. 1 sind die Angaben bezüglich Anzahl Spikes pro Sekunde, Form der Spikes und Amplitude von einem Tier (Kaninchen VI) eingetragen.

Aus diesen Angaben, die durch Befunde an anderen Tieren bestätigt worden sind, geht unseres Erachtens hervor, daß die Koordination der Muskelaktivität im Myometrium während der Austreibungsphase maximal ist. Auch die Reizleitungsgeschwindigkeit erreicht dann einen Maximalwert, wie unten noch weiter zu besprechen sein wird. Zu dieser Zeit stellt man auch die höchste Anzahl Spikes pro Sekunde fest. Nur während der Austreibung kommen 3 bis 6 Spikes pro Sekunde vor. In der ersten Stunde nach der Geburt sinkt dies schon auf 1—2 Spikes pro Sekunde ab. Die Amplituden der elektrischen Signale erreichen während der letzten zwei Wochen der Trächtigkeit (13—1½ Tage vor der Geburt) niemals Werte, die höher als 100 μV sind. Am

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



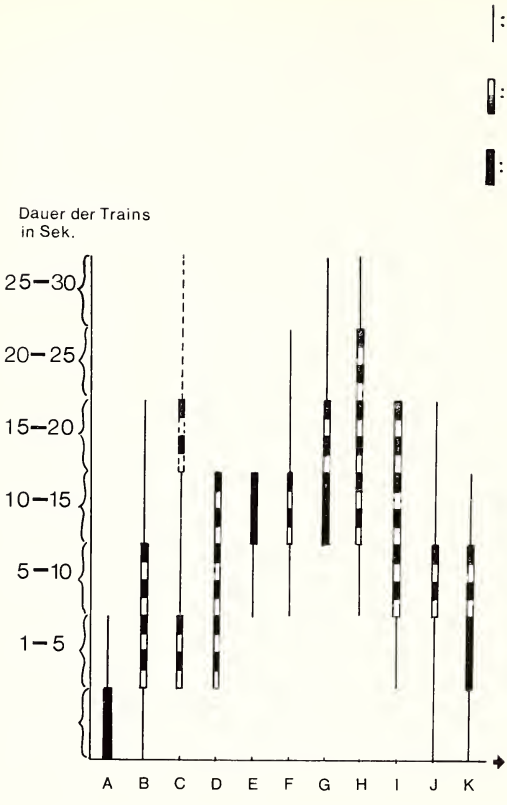


*Abb. 9.* Dauer der Trains und Frequenz des Vorkommens von Trains verschiedener Längen. A—K wie in Abb. 6. (Siehe Text)

letzten Tag vor der Geburt werden die Amplituden höher: 24—16 Stunden vor der Geburt erreichen sie Werte von 200 μV und von dann bis zur Geburt 250 μV und ausnahmsweise bis zu 400 μV. Während der Geburt sind die Amplituden bis zu 500 μV, und dies bleibt so während der ersten Stunden nach der Geburt. Die Amplituden sinken rasch ab, und 8—24 Stunden nach der Geburt überschreiten sie nur selten Werte von 200 μV, obwohl ausnahmsweise Amplituden bis zu 750 μV in dieser Periode gemessen wurden. In den nächsten Tagen werden nur noch Amplituden von weniger als 100 μV festgestellt. Bei den Tieren, die vor dem erwarteten Geburtstermin (früher als am 30. Tag) ihre Jungen zur Welt brachten, stellten wir erheblich höhere Amplituden fest. Am Tag vor der Geburt wurden hier Werte bis zu 625 μV gefunden, während und nach der Geburt bis zu 1500 μV. Auch in den nächsten Tagen wiesen diese Tiere höhere Amplitudenwerte auf als die Tiere, die am 30. Tag oder später geworfen hatten (Abb. 11).

Die Kontraktionswellen werden meistens erst während der letzten 24 Stunden vor

*Tabelle 1*

**Daten über Anzahl, Form und Amplitude der Spikes bei Kaninchen VI**

(Erklärung im Text)

| Zeitpunkt | Anzahl Spikes pro Sekunde | Amplitude | Form der Spikes |
|---|---|---|---|
| 1½ Tag vor der Geburt | 1—3 | 50 μV (25— 75) | mehrgipfelig |
| 24—16 Stunden vor der Geburt | 2—3 | 50 μV (25—100) | mehrgipfelig |
| 4 Stunden vor der Geburt (Nestbau) | 4 | 75—150 μV | manchmal regelmäßig |
| Austreibung | 3—6 | 250—400 μV | sehr regelmäßig |
| 2 Tage post partum | 1—2 | 150—200 μV | häufig regelmäßig |
| 3 Tage post partum | 1—2 | 75—150 μV | häufig regelmäßig |
| 4 Tage post partum | 1 | 70—100 μV | mehrgipfelig |

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



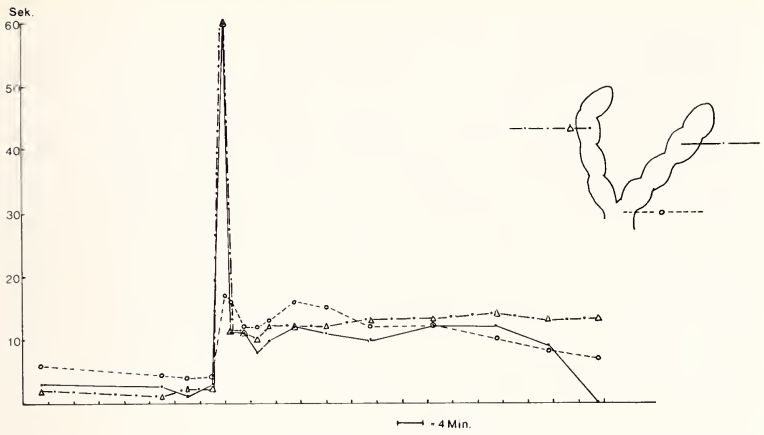


*Abb. 10.* Dauer der Trains bei Kaninchen XXVIII vor, während und nach der Austreibung. (Vergl. Abb. 5)

der Geburt von einer Elektrode zur nächsten fortgeleitet. Falls vor dieser Zeit überhaupt schon Trains vorkommen, so bleiben sie bis zu einem Teil des Uterus lokalisiert und werden nie fortgeleitet über das ganze Uterushorn. Die Reizleitungsgeschwindigkeit läßt sich nicht mit Sicherheit berechnen, da die genaue Entfernung zwischen den Elektrodenpaaren nicht bekannt ist. Diese vergrößert sich infolge der Dehnung des Uterus am Ende der Trächtigkeit und wird nach der Geburt rasch kleiner. Trotzdem gibt die Zeit, die nötig ist, um eine Kontraktionswelle von einer Elektrode zur nächsten fortzuleiten, einen guten Eindruck über die Reizleitungsfähigkeit des Myometriums. Natürlich kann man nur Angaben von einem und demselben Tier untereinander vergleichen. Es hat sich herausgestellt, daß die Tiere gut übereinstimmten. Einige Beispiele mögen genügen. Bei Kaninchen XVI wurden in der Periode von 24—8 Stunden vor der Geburt die Kontraktionen in 8—10 Sekunden von Elektrode 2 nach Elektrode 3 fortgeleitet. Nach der Geburt nimmt die Fortleitungszeit ab: 1—8 Stunden p. p. 6—7 Sek.; 1½ Tage p. p. 11—14 Sek.; 2 Tage und mehr p. p. 12—18 Sek. Zu dieser Zeit ist die Kontraktionswelle in der Elektrode, wo sie angefangen hat, schon erloschen, wenn sie bei der letzten ankommt, d. h. das Uterushorn ist nie mehr völlig kontrahiert, wie es sofort nach der Geburt stets der Fall ist (Abb. 12). Es kommen auch immer mehr erlöschende Kontraktionen vor. Sie erreichen die letzte Elektrode nicht mehr oder nur als winziger Rest einer Kontraktionswelle (Abb. 13).

Die Fortleitung geht am schnellsten während der Austreibung. Bei Kaninchen XXVIII fanden wir Werte bis zu etwa 2 Sekunden zwischen zwei Elektroden. Bevor die Austreibung aller Jungen beendet ist, beträgt die Fortleitungszeit schon bis zu 10—12 Sekunden (Abb. 14). Die beiden Hörner verhalten sich hier unabhängig voneinander. Die Fortleitungszeit zwischen zwei Elektroden ist gleich lang, unabhängig davon, ob die Kontraktion peristaltisch oder antiperistaltisch fortgeleitet wird. Vor und während der Austreibung kommen antiperistaltische Kontraktionen in einer Frequenz bis zu 20—30 % der totalen Anzahl vor. Am Ende der Austreibungsphase werden sie schon häufiger, und besonders unmittelbar nach der Geburt sind sie sehr häufig, ja bei einigen Tieren kamen zu dieser Zeit fast ausschließlich antiperistaltische Kontraktionen vor (Abb. 14).

Nach einiger Zeit stellt sich das Kontraktionsmuster des puerperalen Uterus ein. Ein und zwei Tage nach der Geburt überwiegen die peristaltischen Kontraktionen. Antiperistaltische Kontraktionen kommen nur selten vor, und meistens haben sie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



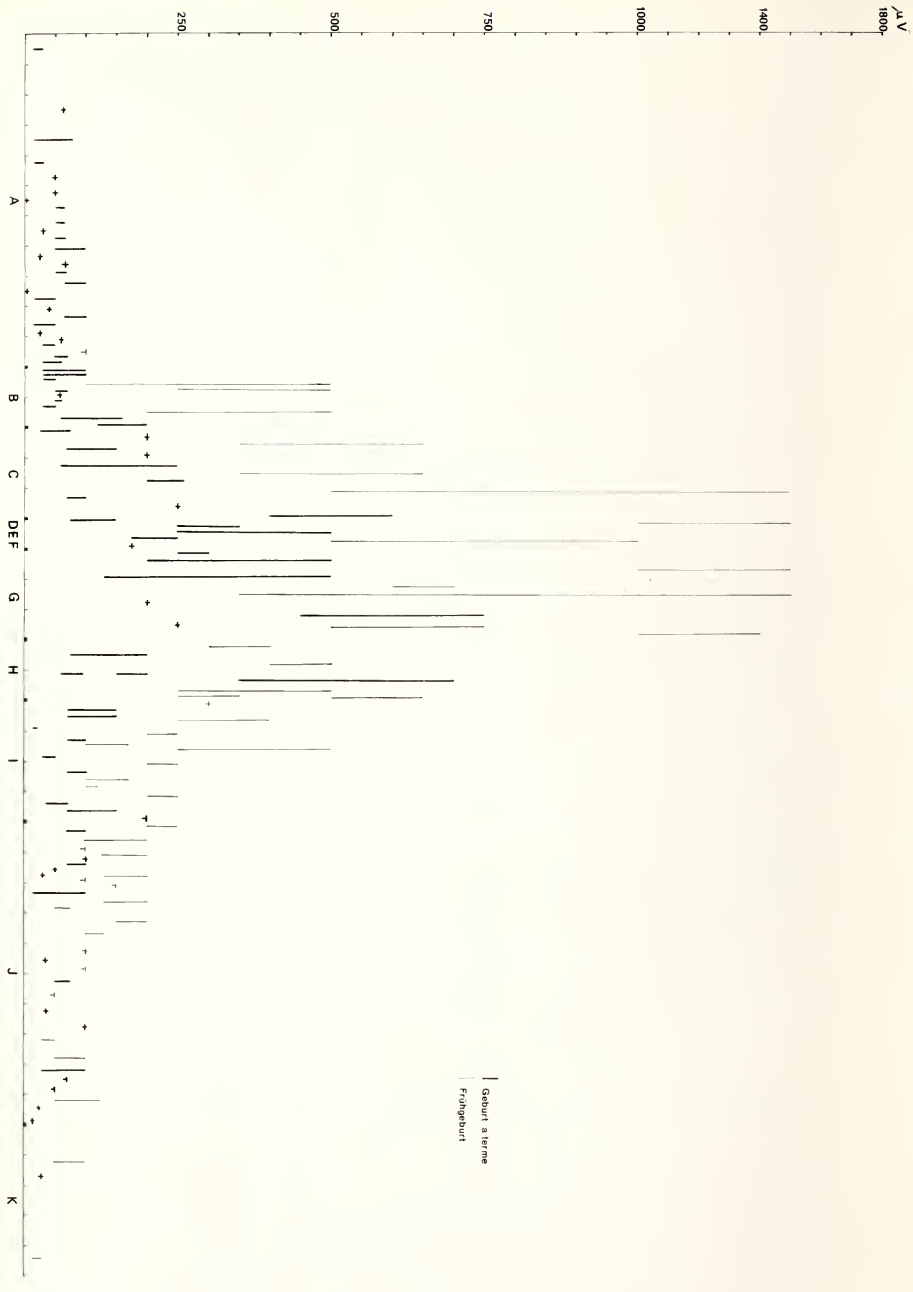


*Abb. 11.* Bereich der am häufigsten vorkommenden Amplituden (in µV) vor, während und nach der Geburt a terme (starke Linien) oder vor dem 30. Tag (feine Linien). A — K wie in Abb. 6. (Siehe Text)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



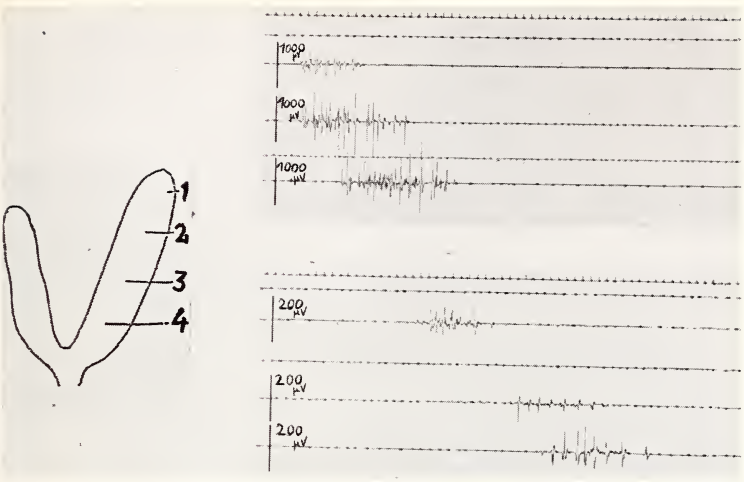


*Abb. 12.* Registrierung einer fortlaufenden Kontraktion. *Oben:* 1—8 Stunden, *unten:* 4 Tage post partum. Die Fortleitungszeit hat stark zugenommen, die Amplituden sind etwa 5mal kleiner geworden. (Eichstrich oben 1000 µV, unten 200 µV).

dann nicht ihren Ursprung beim Cervix, sondern sind die Folge einer kräftigen peristaltischen Kontraktion, die kontralateral fortgeleitet wird. Abb. 15 zeigt einwandfrei, daß Kontraktionswellen über das Cervicalgebiet fortgeleitet werden können. Dies stimmt vollkommen mit den Befunden von NAAKTGEBOREN und CARTER ($1971_c$) überein. Die Aktivitätsäußerungen verschiedener Teile des Uterus können unterschiedlich sein. Kaninchen VIII hatte 12 Feten in einem und nur 3 im anderen Uterushorn. Das am stärksten gedehnte Horn wies ab zwei Tage vor der Geburt eine größere Aktivität, höhere Frequenz von Trains und längere Dauer der Trains als das andere auf. Bei einem anderen Tier wurde ähnliches festgestellt. Darüber hinaus waren die Amplituden der Spikes im am meisten gedehnten Horn größer als im anderen Horn. In einem Fall einer unilateralen Trächtigkeit war die Aktivität im trächtigen Horn viel größer als im nicht trächtigen Horn. CARTER et al. (1971) stellten ebenfalls fest, daß während der letzten Tage vor der Geburt die Aktivität im trächtigen Horn stärker und größer ist als im nicht trächtigen. Aus diesen Beispielen

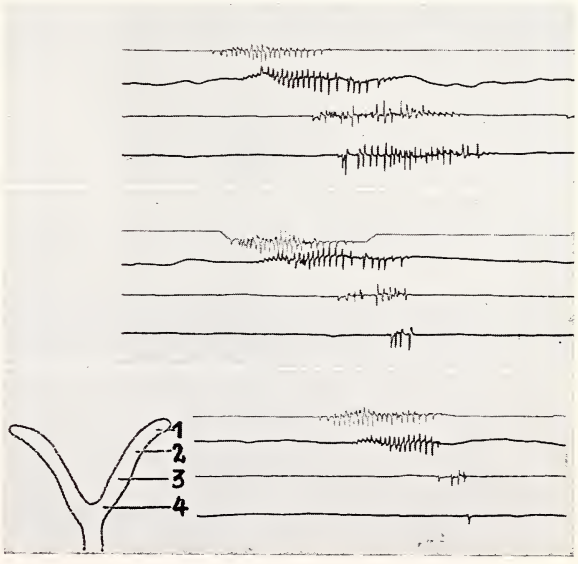


*Abb. 13.* Drei Kontraktionswellen aus derselben Registrierung. *Oben:* normal fortgeleitet, *Mitte:* einigermaßen erlöschend, *unten:* erlöschende Kontraktion

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



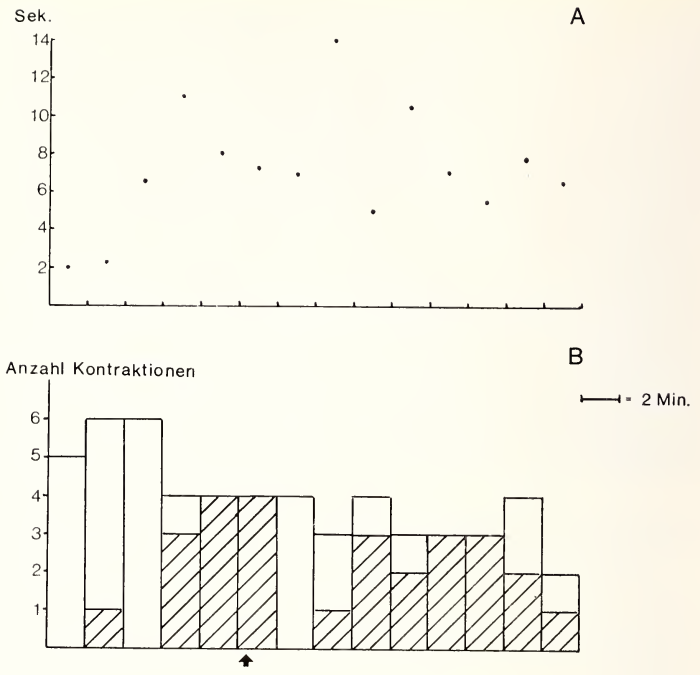


*Abb. 14.* A = mittlere Dauer der Fortleitungszeit zwischen 2 Elektroden. B = Anzahl Kontraktionen. Die antiperistaltischen Kontraktionen sind gestrichelt. Pfeil: Ende der Austreibung. (Weitere Erklärung im Text)

geht einwandfrei hervor, daß die Dehnung des Uterus einen positiven Einfluß auf die Aktivitätsleistung des Myometriums hat. In einigen Versuchen wurden auch Elektroden auf dem Cervix angebracht. Während der Trächtigkeit war die Aktivität am Cervix häufig größer als an der Uteruswand, manchmal auch niedriger. Die Angaben reichen noch nicht aus, um eine genaue Aussage zu machen; aber es ist klar, daß das Cervixgewebe sich anders als das Uterusgewebe verhält und daß beide ziemlich unabhängig voneinander sind. Während der Austreibung aber wird der Unterschied aufgehoben, und die Cervicalgegend verhält sich ähnlich wie die anderen Teile des Uterus.

Vor der Geburt ist die Aktivität zu unregelmäßig, um ein etwaiges Alternieren zwischen beiden Hörnern studieren zu können, und während der Austreibung ist die

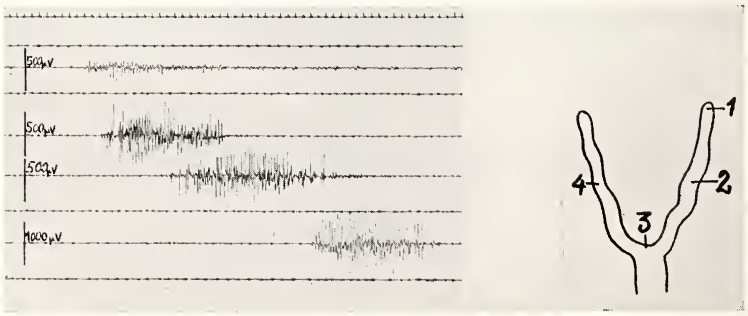


*Abb. 15.* Fortleitung einer Kontraktion über die Cervicalgegend auf das kontralaterale Horn

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



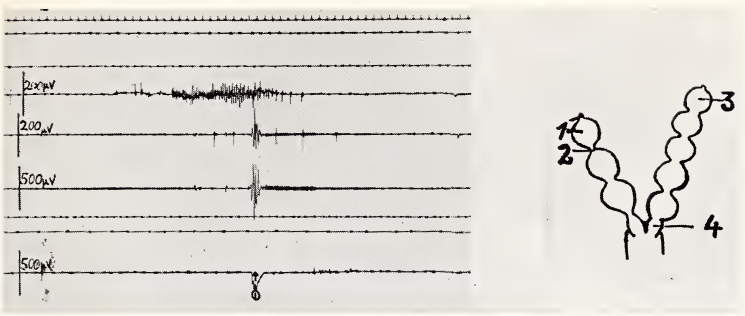


*Abb. 16.* Während einer Kontraktion bewegt sich das Tier (Pfeil, ⊙)

Frequenz der Kontraktionen so hoch, daß beide Hörner eigentlich fortwährend an irgendeiner Stelle aktiv sind. Am besten läßt sich dies am puerperalen Uterus studieren. Manchmal sind beide Hörner gleichzeitig aktiv, aber ein schönes Alternieren kommt nicht selten vor (Tab. 2). In 29 Fällen folgte auf eine Kontraktion in einem Horn, eine im anderen Horn, während nur 4mal eine Kontraktion im gleichen Horn folgte.

Wir haben öfter beobachtet, daß ruhig liegende Tiere während einer Kontraktion versuchen, sich bequemer hinzulegen oder aufspringen und anfangen zu gehen usw. (Abb. 16). Wir haben den starken Eindruck bekommen, daß das Tier die Kontraktionen selbst feststellen und spüren kann und sie als weniger angenehm empfindet. Umgekehrt haben wir festgestellt, daß die Bewegungen des Tieres, je näher es dem Geburtstermin kommt, in zunehmendem Maße im Stande sind, Kontraktionen auszulösen. Dies deutet auf eine Zunahme der Empfindlichkeit des Myometriums für mechanische Reize hin. Diese Tatsache, die schon häufig bei invitro-Versuchen festgestellt worden ist, wird dadurch also im invivo-Experiment bestätigt.

## 4. Diskussion

Die Geburt des Kaninchens weist in vieler Hinsicht Eigentümlichkeiten auf, die von anderen Säugetieren nicht bekannt sind. Der Bau eines Nestes, das mit aus dem Pelz gerupftem Haar ausgekleidet wird, die sehr rasche Austreibung (der ganze Wurf kommt in der Regel innerhalb von 10 Minuten zur Welt), der spontane Riß der Nabelschnur, der öfter schon im Uterus stattfindet, die starke Kontraktilität der rela-

*Tabelle 2*

**Reihenfolge von Kontraktionen im rechten und linken Horn eines Kaninchens, 1½ Tage post partum** (siehe Text)

| Es folgt eine Kontraktion | KONTRAKTION im rechten Horn | im linken Horn | im linken und rechten Horn |
|---|---|---|---|
| im rechten Horn | 2 | 15 | 1 |
| im linken Horn | 14 | 2 | 3 |
| im linken und rechten Horn | 2 | 2 | 3 |

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



tiv sehr langen Vagina und der Umstand, daß das Muttertier ihre Jungen nur einmal in 24 Stunden säugt, sind artspezifische Merkmale, die dem Kaninchen in der gleichende Geburtskunde eine Sonderstellung zukommen lassen (Naaktgeboren und Slijper 1970). Die Veränderungen im Kontraktionsmuster des hochgraviden Uterus, die zur Geburt führen, weisen ebenfalls einen sehr auffälligen Verlauf auf. Bei fast allen bisher untersuchten Tierarten nimmt die Aktivität des Uterus am Ende der Gravidität allmählich zu und erfährt bei der Austreibung nochmals eine starke Zunahme. Beim Kaninchen dagegen bleibt der Uterus ruhig und die Aktivitätszunahme findet am Anfang der Austreibung schlagartig und explosiv statt. Der plötzliche Anfang der Wehenaktivität wurde von mehreren Autoren mit verschiedenen Methoden festgestellt (Fuchs 1964a, b; Porter und Schofield 1966; Schofield 1969; Lincoln 1971), und es besteht daher kein Zweifel, daß der in dieser Arbeit beschriebene Verlauf der Aktivität den normalen Vorgang darstellt. Porter und Schofield (1966) stellten sogar fest, daß die plötzlich explosiv anfangende Wehenaktivität schonend für die Jungen ist, denn bei Tieren, bei denen die Aktivität langsam aufgebaut wird, waren die Geburten stark verlängert und die Mortalität sehr hoch. Da die Nabelschnur des Kaninchens meistens schon abreißt bevor die Austreibung der Jungen beendet ist (Naaktgeboren und Taverne 1973), ist es leicht verständlich, daß eine verlängerte Austreibung infolge gestörter Wehenaktivität den Erstickungstod der Jungen herbeiführen kann. Porter und Schofield nehmen an, daß die gestörte Wehenaktivität durch „emotional stress" hervorgerufen worden war. Carter et al. (1971) konnten eindeutig zeigen, daß das Muster der Uteruskontraktionen des Kaninchens durch Angst oder Spannung unregelmäßig werden und daß es auch zur völligen Hemmung der Aktivität kommen kann. Die von Porter und Schofield vertretene Meinung, es solle dies über eine psychogene Blockierung der Oxytozinausschüttung zustande kommen, ist nicht sehr wahrscheinlich, sondern dieser Effekt läßt sich besser durch die Einwirkung von Cathecholaminen auf das Myometrium erklären (Naaktgeboren und Bontekoe 1975). Es ist sicher, daß bei der normalen Geburt des Kaninchens die Austreibung sehr plötzlich anfängt und rasch abläuft. Dazu ist es nötig, daß das Tier sich in einer gut ausgeglichenen endokrinen Lage befindet, und daß auch die anderen Faktoren, die den Ablauf der Geburt beeinflussen können, gut aneinander adaptiert sind.

Die rasche Austreibung ist nicht nur möglich, weil die Aktivität des Uterus plötzlich stark zunimmt, sondern auch weil beim Kaninchen der Beckeninnenraum relativ sehr groß ist, was eine leichte und rasche Beckenpassage gestattet. Weil die Austreibung so rasch stattfindet, darf die Nabelschnur so kurz sein daß sie schon im Mutterleib abreißt, aber dieses Phänomen ist nur dann nicht lebenbedrohend, wenn die Wehenaktivität ungestört ist. Die Austreibung schließt sofort an den Nestbau an. Werden die Jungen geboren, bevor das Nest fertig ist, so sind ihre Überlebenschancen sehr gering. Hafez et al. (1966) stellten fest, daß der Anfang der Nestbauaktivität von dem Verhältnis zwischen Östrogenen und Progesteron abhängt. Injektionen von wenig Östrogen und viel Progesteron hemmten das Nestbauverhalten, aber im umgekehrten Verhältnis förderten sie es. Beim trächtigen Kaninchen kann man experimentell das Nestbauverhalten durch Ovariectomie auslösen. Es kommt dann aber auch zum Verwerfen. Aus dem Vorhergehenden wird klar, daß die zur normalen Geburt notwendigen Verhaltensweisen und die physiologischen Geburtsvorgänge von den gleichen Faktoren gesteuert werden. Der normale Geburtsvorgang ist ein sehr komplexes Geschehen, das von vielen zusammenarbeitenden und antagonistisch wirkenden Faktoren reguliert wird. Einige dieser Faktoren werden wir in Zusammenhang mit den Ergebnissen unserer Untersuchungen diskutieren. Im voraus sei erwähnt, daß in der Literatur häufig geburtsregulierende Faktoren als geburtsauslösende Mechanismen beschrieben worden sind. Eine kritische Stellungnahme ist deswegen wünschenswert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



Der plötzliche Anfang der Wehentätigkeit wurde von Fuchs (1964a, b) als die Folge einer plötzlichen Oxytozinausschüttung gedeutet. Sie betont, daß dies schon der Fall ist, bevor die Progesteronblockierung völlig aufgehoben ist. Dies soll erst einige Stunden nach der Geburt stattfinden. Obwohl die Progesterondominanz in den letzten 24 Stunden abnimmt, ist Fuchs doch der Meinung, daß die Oxytozinausschüttung den Geburtsbeginn auslöst. Sie konnte durch Oxytozininjektion ausgelöste Geburten nicht von der spontanen unterscheiden und durch Blockierung der Oxytozinausschüttung mittels Aethanolinfusion, den Geburtsbeginn verzögern (Fuchs 1966). Auch Schofield (1966) nimmt an, daß die plötzliche Oxytozinausschüttung der geburtsauslösende Faktor ist. Aus den Arbeiten von Carter et al. (1971) und von Naaktgeboren und Sitsen (1970) ist hervorgegangen, daß die Cervixerschlaffung und die Reorganisation des Fasersystems in der Cervicalgegend schon am 28. Tag der Trächtigkeit zustande kommen. Ab dieser Zeit ist es möglich, daß ein Fetus durch die erschlaffte Cervix schlüpft und verloren wird. Dies findet dann ohne nennenswerte Uteruskontraktionen statt. Es kommt nur dann vor, wenn der Uterus stark gespannt ist. Jedenfalls ist der Geburtsbeginn nicht ein aktiver, sondern ein passiver Vorgang, wie es u. a. auch von Rüsse (1965) betont worden ist. Die Erschlaffung der Cervix geht der Dilatation voraus. Diese kommt zustande durch die Spannung im Uterus und durch die am letzten Tag der Trächtigkeit auftretende unregelmäßige Uterusaktivität. Die reorganisierte Cervicalmuskulatur fördert die Eröffnung, indem sie die Cervix über den ersten Fruchtpol zieht (Naaktgeboren und Sitsen 1970). Die spontanen Kontraktionen am letzten Tag der Trächtigkeit werden möglich, weil die Progesteronblockierung abnimmt (Mikhall et al. 1961; Goto und Csapo 1960; Csapo und Takeda 1965), was das Zustandekommen der Myometriumaktivität über eine Beeinflussung der Membranpotentiale fördert. Polidoro und Black (1970) stellen fest, daß der Progesterongehalt im peripheren Blut am 10., 20. und 30. Tag der Trächtigkeit nicht signifikant verschieden war. Sie nehmen einen starken Abfall am 31. Tag an. Daraus läßt sich möglicherweise erklären, daß die Zunahme der Uterusaktivität erst kurz vor der Geburt stattfindet. Infolge der Dehnung des Uterus ist das Myometrium in zunehmendem Ausmaß empfindlicher für die Wirkung von Oxytozin und von mechanischen Reizen geworden. Wie wichtig die Dehnung des Uterus ist, geht aus dem Umstand hervor, daß große Würfe früher geboren werden als kleinere, während Einlinge öfter übertragen werden (Wishart und Hammond 1933).

Aus den Versuchen von Csapo und Lloyd-Jacob (1962) und Csapo et al. (1963) geht ebenfalls hervor, daß die Dehnung der Uteruswand einen wesentlichen Einfluß auf das Aktivitätsmuster hat. Obwohl beim Kaninchen am Ende der Trächtigkeit auch ein lokaler Progesteronblock durch plazentäres Progesteron zustande kommt (Goto und Csapo 1960; Kuriyama und Csapo 1961; Schofield 1963), ist dies nicht imstande, die Stimulation, die von der Dehnung des Uterus hervorgerufen wird, aufzuheben. Bei unilateraler Gravidität werden beide Uterushörner vollkommen ähnlich von zirkulierenden Steroiden versorgt. Die größte Aktivität herrscht aber im trächtigen Horn vor. Bei der Ratte ist genau das Umgekehrte der Fall (Naaktgeboren und Schoof 1975); das deutet auf einen erheblich stärkeren lokalen Block. Die endocrinen Verschiebungen lösen, wie oben erwähnt wurde, das Nestbauverhalten aus und fördern die spontane Aktivität. Häufig stellt man bei der Cervix längere Trains fest als an anderen Teilen des Uterus (Abb. 3). Es kommt ein Fruchtpol in die erschlaffte und dilatierte Cervix. Die Dehnung der Cervix ruft eine reflektorische Ausschüttung von Oxytozin hervor (Ferguson 1941). Eine einmalige starke Oxytozinausschüttung reicht aus, um die Austreibung aller Jungen rasch stattfinden zu lassen (Gross 1958; Lincoln 1971), weil es zu einer explosiven Zunahme der Uterusaktivität kommt. Dies ist nicht im Widerspruch mit dem obenerwähnten Befund, daß ein Fetus praematur verloren werden kann, denn dann ist der Uterus für Oxytozin noch nicht emp-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



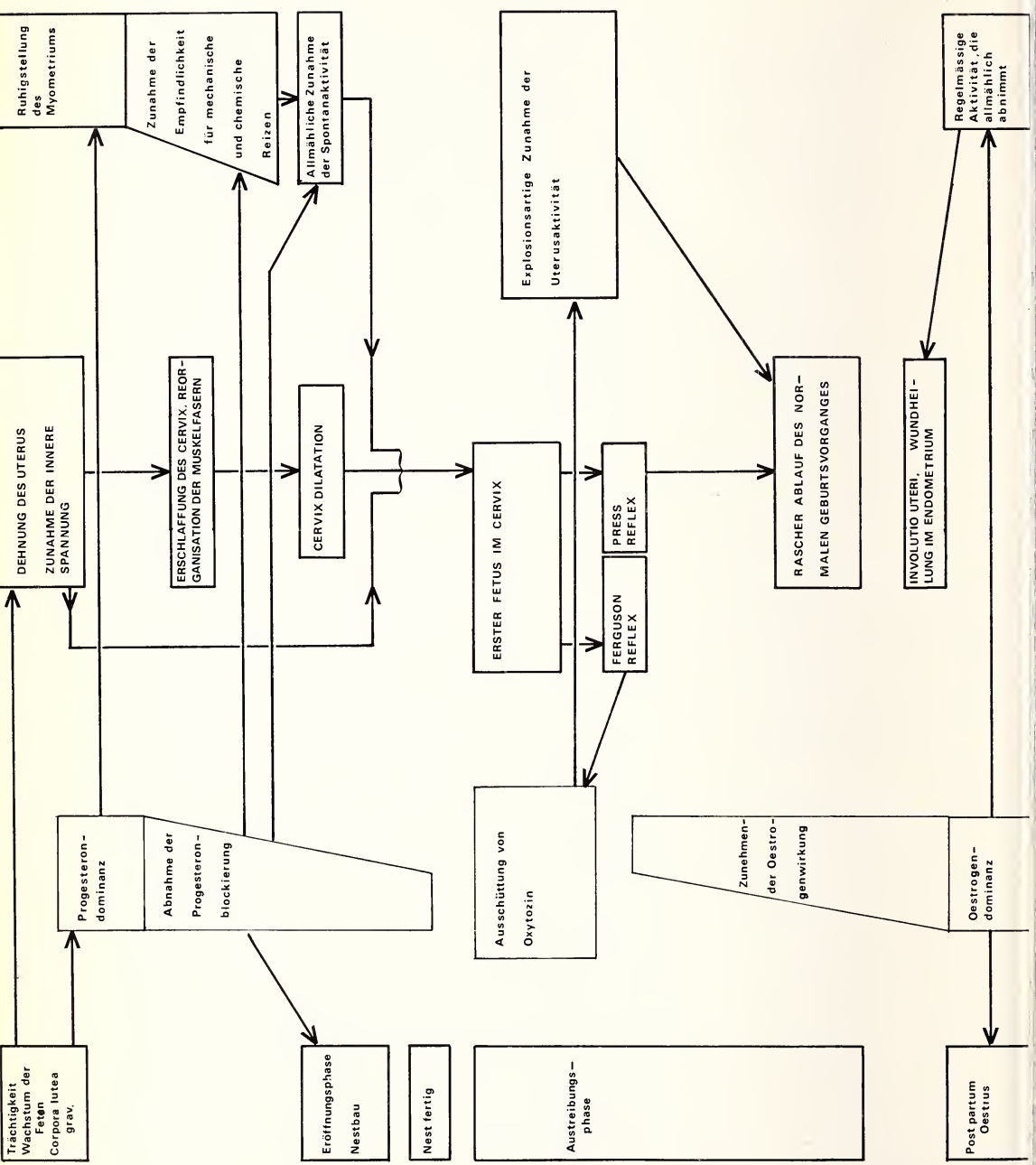


*Abb. 17.* Schematische Darstellung der Zusammenhänge der geburtsauslösenden Faktoren und der dazugehörigen Verhaltensweisen und physiologischen Phänomena. (Erklärung im Text)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



findlich. Dies ist bei physiologischen Dosen erst am letzten Tag vor der Geburt der Fall. Die Empfindlichkeitszunahme ist vom Verschwinden des Progesteronblocks und von der Dehnung abhängig. Daß die Dehnung eine wesentliche Rolle spielt, geht aus dem Umstand hervor, daß die Wurfgröße die Dauer der Tragzeit bestimmt. Bei einem bestimmten Gleichgewicht zwischen Dehnung des Uterus und Oestrogen/Progesteron-Verhältnis wird die optimale Empfindlichkeit für Oxytozin erreicht.

Polidoro und Black (1970) stellten fest, daß die Progesteronproduktion nach Polyovulation trotz der größeren Anzahl von Corpora lutea nicht größer ist als nach normalen Ovulationen. Aus dieser Arbeit geht hervor, daß bei größeren Würfen nicht mehr Progesteron zur Ruhigstellung des stärker gedehnten Myometriums produziert wird als im Fall eines kleineren Wurfes. Der Geburtsbeginn wird offensichtlich nicht direkt von höheren maternalen Zentren bestimmt, denn dann wäre eine Abhängigkeit der Tragzeit von der Wurfgröße nicht leicht zu verstehen. Die Feten selbst bestimmen den Geburtsbeginn auch nicht. Beim Kaninchen scheint die fetale Hypophyse nicht nötig zu sein um den Geburtsbeginn auszulösen, wie dies beim Schaf der Fall ist. Aber selbst wenn dies der Fall wäre, wäre es doch nicht verständlich, daß bei größeren Würfen die Geburt früher zustande kommt, oder man müßte eine vorzeitige Reifung der Feten in großen Würfen annehmen. Dies steht in Widerspruch zu dem Umstand, daß in größeren Würfen die Feten kleiner und weniger entwickelt sind als in kleineren und übertragenen Würfen. Hiermit ist in völliger Übereinstimmung, daß das Kontraktionsmuster verschiedener Tiere nur dann gut vergleichbar ist, wenn man es in Tagen ante partum betrachtet und nicht, wenn man in Tagen post coitum vergleicht, aber das Nestbauverhalten ist mit der Zeit post coitum korreliert. (Carter et al. 1971). Die kontinuierliche Uterusaktivität deutet auf eine Oxytozinwirkung. Wolfs (1973, pers. Mitt.) fand beim Menschen ein ähnliches elektrophysiologisches Bild nach Oxytozininfusionen. Nach einer Minute entsteht das rhythmische Kontraktionsmuster. Erneute Oxytozinausschüttungen bei der Geburt weiterer Jungen kommen nicht mehr vor (Cross 1958; Lincoln 1971) und schon aus diesem Grunde ist es verständlich, daß schon während der Austreibungsphase eine Aktivitätsabnahme festgestellt werden konnte. Nach der Geburt kommt es zur völligen Ruhe, und erst, wenn der Progesteroneinfluß vollkommen aufgehoben ist, tritt erneut eine spontane regelmäßige Aktivität auf. Die Austreibung findet also statt, bevor die Progesteronwirkung völlig aufgehoben ist. Bei Frühgeburten stellten wir höhere Amplituden der Spikes fest. Dies dürfte daraus zu erklären sein, daß eine stärkere Progesteronwirkung vorhanden war als bei der normalen Geburt. Durch die hyperpolarisierten Membranen der Muskelzellen sind die Aktionspotentiale größer und deswegen auch die Amplituden des registrierten Summationsbildes. Jedenfalls sind bei Geburten, die zum rechten Termin stattfinden, die Amplituden 8 bis 24 Stunden nach der Geburt erheblich niedriger als während der Austreibungsphase.

Der Uterus steht erst dann unter Östrogendominanz. Bengtsson (1957) hat auf Grund von Untersuchungen mit anderen Forschungsmethoden denselben Schluß gezogen und auch Fuchs (1964 a, b) ist dieser Meinung. Es ist hiermit in Übereinstimmung, daß das Kaninchen bald nach der Geburt im Östrus ist und sofort gedeckt werden kann. Die post partum Kontraktionen fördern die Wundheilung im Uterus und den Involutio uteri. Wenn man diese Kontraktionen durch Progesterongaben unterdrückt, verläuft die Involution des Uterus langsamer (Goodall 1966). Die Veränderungen im Kontraktionsmuster hängen in starkem Maße von der Reizleitungsfähigkeit des Myometriums ab, und diese wird über die Beeinflussung des Membranpotentials durch die Dehnung des Uterus und durch Östrogene und Progesteron reguliert. Bei abnehmendem Progesteroneinfluß nehmen die Reizleitungsfähigkeit und die Erregbarkeit zu (Csapo und Takeda 1965). Dies ist notwendig, um zu einer gut koordinierten Wehenaktivität zu kommen. In dieser Arbeit haben wir dies eindeutig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



festgestellt, was die Hypothese zur Erklärung der Veränderungen im Kontraktionsmuster in unserer früheren Arbeit (Carter et al. 1971) bestätigt. Wolfs et al. (1971) haben ähnliche Befunde während der Geburt des Menschen gemacht. In dieser Hinsicht dürfte die Regulation der Geburt des Kaninchens nicht wesentlich anders sein als jene anderer Säugetierarten und des Menschen. Obwohl der Anfang ganz anders aussieht, ist auch beim Kaninchen die Oxytozinausschüttung nicht der Auslöser der Geburt, sondern sie stellt einen regulierenden Faktor von entscheidender Bedeutung zur raschen Beendigung der Austreibung dar. Dies stimmt vollkommen überein mit Befunden an anderen Arten und dem Menschen, wo festgestellt wurde, daß die Oxytozinausschüttung maximal am Ende der Austreibung ist (Folley und Knaggs 1965; Fitzpatrick 1961).

Beyer und Mena (1970) stellten fest, daß Rückenmarksdurchschneidung (T2-T3) während der Trächtigkeit den Geburtsbeginn nicht verzögerte, aber die Dauer der Austreibung und die Totgeburtenrate nahmen sehr stark zu. Die Zeitintervalle zwischen zwei Jungen dauerten bis zu 5 Stunden. Hieraus geht hervor, daß das Oxytozin eine bedeutende regulierende Funktion hat, aber nicht als physiologischer Geburtsauslöser angesehen werden darf. In Abb. 17 haben wir die in dieser Diskussion vorgelegte Theorie über die Auslösung des Geburtsbeginns und über die Regulierung der Geburt schematisch dargestellt. Wir haben die spinal-nervösen Reflexe, die zur Verstärkung der Wehentätigkeit führen könnten, nicht diskutiert, weil unseres Erachtens die Versuche auf diesem Gebiet nicht eindeutig sind (Suranyi et al. 1955; Kovacs et al. 1956). Die vegetativ-nervösen Einflüsse sind deutlicher, und hiermit hängt zweifelsohne die Verteilung der Geburtenzahl über die Tagesstunden zusammen. Zur Zeit, da die Tiere gewöhnlich ruhen, finden die meisten Geburten statt (Naaktgeboren 1963). Die in Abb. 7 b auffällige, erhöhte Aktivität, die bei einigen Tieren 20 bis 12 Stunden vor der Geburt festgestellt werden konnte, dürfte wohl vom zirkadianen Rhythmus abhängig sein. Hier fehlen aber genauere Angaben und zuverlässigere Versuche, um eine weitergehende Besprechung zu gestatten. Ein auffälliger Befund ist die Häufigkeit antiperistaltischer Kontraktionen während der Austreibungsphase. Naaktgeboren und Carter (1971 b) zeigten mit kinematographischen Methoden, daß der Uterus bei der Geburt über den Fetus gezogen wird, und daß dabei die Aktivität öfter am cervicalen Ende des Hornes anfängt. Die Feten, die näher zu den Tuben liegen, bleiben unverändert an ihrer Stelle. Antiperistaltische Kontraktionen während der Austreibung wurden ebenfalls beim Schaf festgestellt (Naaktgeboren et al. 1975). Die antiperistaltischen Kontraktionen verkürzen den entleerten Teil des Uterus und sind möglicherweise sogar effektiver bei der Ausstoßung der Frucht als die peristaltischen Kontraktionen. Die Nachgeburtskontraktionen sind sehr kräftig (Oestrogendominanz) und werden öfter antiperistaltisch über das kontralaterale Horn fortgeleitet. Dies wurde von Naaktgeboren und Carter (1971 c) ebenfalls festgestellt. Die Reizleitung ist nun optimal. Da die Muskelschicht zwischen beiden Hörnern kontinuierlich ist (Naaktgeboren und Sitsen 1970), ist dieses Phänomen z. Z. der Oestrogendominanz leicht verständlich. Inwieweit die gegenseitige Beeinflussung der Uterushörner bei der Geburt, z. B. zur Vermeidung von Kollisionen zweier Feten, eine Rolle spielt, läßt sich nicht aussagen.

## Zusammenfassung

Der Uterus des Kaninchens wird bis kurz vor der Geburt ruhig gestellt. Der Wehenbeginn findet schlagartig und explosiv statt, und zwar mit einer kontinuierlichen, etwa 1 Minute dauernden Aktivität. Dann folgt ein sehr regelmäßiges Muster rhythmischer Kontraktionen, die bald in ihrer Frequenz abnehmen. Nach der Geburt wird der Uterus ruhig, und erst einige Stunden später fängt ein regelmäßiges Muster von post partum Kontraktionen an. Zur Geburt hin nimmt die Reizleitungsfähigkeit im Myometrium zu, und während der Geburt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



herrscht eine optimale Koordination des kontraktilen Geschehens vor. Die Mechanismen, die zur Auslösung des Geburtsbeginnes und zur Regulierung des Geburtsablaufes dienen, werden eingehend diskutiert. Der Geburtsbeginn ist von mehreren Faktoren, die irgendein Gleichgewicht bilden, abhängig.

Es wird der Dehnung des Uterus wesentliche Bedeutung für die Zunahme der Reizempfindlichkeit des Myometriums beigemessen. Dieser Faktor und das Verhältnis zwischen Progesteron und Oestrogenen bestimmen gemeinsam den Geburtsbeginn. Der explosive Anfang der Austreibungswehen erfolgt über eine reflektorische Oxytozinausschüttung, welche zur Regulation der raschen Austreibung größte Bedeutung zukommt, die aber nicht als physiologischer Auslöser des Geburtsbeginnes angesehen werden darf.

## Summary

*On labouractivity in the rabbit. An electrophysiological study of uterine activity and a theory concerning the initiation of parturition*

The uterus of the rabbit remains quiescent until the last day before delivery. The onset of labouractivity takes place suddenly and in an explosive way. It starts by continuous activity, lasting for 1 minute or somewhat longer. Then the uterus develops a regular pattern of rhytmic contractions, soonly decreasing in frequency.

After delivery the uterus becomes quiet again. The regular pattern of post partum contractions is not observed until some hours after parturition. Before parturition there is an increase in conductive properties of the myometrium and during delivery there is an optimal coordination of the contractile process.

The mechanisms leading to the initiation of labour and the regulation of uterine activity are discussed in detail. The onset of labour is a process, which is multifactorially regulated.

The stretching of the uterus is considered to be one of the most important factors in establishing the excitability of the uterine musculature. This factor and the shift in the progesteron/oestrogens ratio together have determining influence on the moment of onset of parturition. The explosive start of expulsive contractions is caused by a reflex-release of oxytocin. This is most important for the regulation of the expulsion phase. Oxytocinrelease, however, is considered not to be the physiological factor in the initiation of the onset of parturition.

## Literatur

Bengtsson, L. Ph. (1957): The endocrine control of myometrial contractility in the uterus of the pregnant rabbit. Am. J. Obstetrics Gynecology **74**, 484—493.

Beyer, C; Mena, F. (1970): Parturition and lactogenesis in Rabbits with High Special Cord Transection. Endocrinology **87**, 195—197.

Carter, A. M.; Naaktgeboren, C. (1970): Über eine kinematographische Methode zum Studium der Uterusphysiology. Research Film **7**, 12—24.

Carter, A. M.; Naaktgeboren, C.; Van zon-van Wagtendonk A. M. (1971): Parturition in the rabbit: spontaneous uterine activity during late pregnancy, parturition and the post partum period and ist relation to normal behaviour. Europ. J. Obstetrics Gynecology **2**, 37—68.

Cross, B. A. (1958): On the mechanisms of labour in the rabbit. J. Endocrinology **16**, 261 bis 276.

Csapo, A. I.; Lloyd-Jacob, M. A. (1962): Placenta, uterine volume, and the control of the pregnant uterus in rabbits. Am. J. Obstetrics Gynecology **83**, 1073—82.

Csapo, A. I.; Takeda, H. (1965): Effect of progesterone on the electric activity and intrauterine pressure of pregnant and parturient rabbits. Am. J. Obstetrics Gynecology **91**, 221—231.

Csapo, A. I.; Takeda, H.; Wood, C. (1963): Volume and activity of the parturient rabbit uterus. Am. J. Obstetrics Gynecology **85**, 813—818.

Ferguson, J. K. W. (1941): A study of the motility of the intact uterus at term. Sugery, Gynaecology, Obstetrics **73**, 359—365.

Fitzpatrick, R. J. (1961): The estimation of small amounts of oxytocin in blood. In: Oxytocin. R. Caldeyro-Barcia; H. Heller, Eds. London: Pergamon Press.

Folley, S. J.; Knaggs, G. S. (1965): Levels of Oxytocin in the jugular vein blood in goats during parturition. J. Endocrinology **33**, 301—315.

Fuchs, A. R. (1964a): The role of oxytocin in the initiation of labour. Excerpta Medica International Congress No. 83. Proc. 2. Internat. Congr. endocrinology, London. 753 to 758.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



Fuchs, A. R. (1964b): Oxytocin and the onset of labour in rabbits. J. Endocrinology **30**, 217—224.

Fuchs, A. R. (1966): The inhibitory effect of ethanol on the release of oxytocin during parturition in the rabbit. J. Endocrinology **35**, 125—134.

Goodall, F. R. (1966): Progesteron retards post-partum involution of the rabbit myometrium. Science **152**, 356—357.

Goto, M.; Csapo, A. (1960): The effect of the ovarian steroids on the membrane potential of uterine muscle. J. General Physiology **43**, 455—466.

Hafez, E. S. E.; Lindsay, D. R.; Moustafa, L. A. (1966): Some maternal factors affecting nest-building in the domestic rabbit. Z. Tierpsychologie **6**, 691—700.

Kovács, T.; Molnár, G.; Surányi, S. (1956): Die Rolle interozeptiver Reflexe in der Koordinierung der Geburt. II. Z. Geburtshilfe, Gynäkologie. **145**, 179—186.

Kuriyama, H.; Csapo, A. (1961): Placenta and myometrical block. Am. J. Obstetrics Gynecology **82**, 592—599.

Lincoln, D. W. (1971): Labour in the rabbit: effect of electrical stimulation applied to the infundibulum and median eminence. J. Endocrinology **50**, 607—618.

Mikhail, G.; Noall, M. W.; Allen, W. M. (1961): Progesteron levels in the rabbit ovarian vein blood throughout pregnancy. J. Endocrinology **69**, 504—509.

Naaktgeboren, C. (1963): Untersuchungen über die Geburt der Säugetiere. Diss. Amsterdam. Bijdr. Dierk. **32**, 1—50.

Naaktgeboren, C. (1971): *Oryctolagus cuniculus* (Leporidae). Geburt. Film E 1479 der Encyclopaedia cinematographica. Film 1971, Veröffentl. 1971.

Naaktgeboren, C. (1974): Myometrial activity and its exploration by electromyography of uterine smooth muscle. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **91**, 278—296.

Naaktgeboren, C.; Bontekoe, E. H. M. (1975): Vergleichend-geburtskundliche Betrachtungen und experimentelle Untersuchungen über psychosomatische Störungen der Schwangerschaft und des Geburtsablaufes. (In Vorbereitung.)

Naaktgeboren, C.; Carter, A. M. (1971 a, b, c): *Oryctolagus cuniculus* (Leporidae). a. Uterusaktivität vor der Geburt Film E 1648; b. Uterusaktivität während der Geburt Film E 1649; c. Uterusaktivität nach der Geburt Film E 1650; Encyclopaedia cinematographica. Filme 1971, Veröffentl. 1971.

Naaktgeboren, C.; Pool, C.; van der Weijden, G. C.; Taverne, M. A. M.; Schoof, A. G; Kroon, C. H. (1975): Elektrophysiologische Untersuchungen über die Uteruskontraktionen des Schafes während der Trächtigkeit und der Geburt. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. (Im Druck.)

Naaktgeboren, C.; Schoof, A. G. (1975): *Rattus norvegicus* (Muridae). Uteruskontraktionen vor, während und nach der Geburt. Film der Encyclopaedia cinematographica. Film 1974, Veröffentl. 1975.

Naaktgeboren, C.; Sitsen, M. W. L. (1970): On the functional anatomy of the cervical region in the rabbit. Forma et Functio **2**, 254—265.

Naaktgeboren, C.; Slijper, E. J. (1970): Biologie der Geburt. Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.

Naaktgeboren, C.; Taverne, M. A. M. (1973): *Oryctolagus cuniculus* (Leporidae). Reißen der Nabelschnur (Experimente). Film E 1857 der Encyclopaedia cinematographica. Film 1972, Veröffentl. 1973.

Polidoro, J. P.; Black, D. L. (1970): Peripheral progesterone and the number of fetuses in normal and superovulated rabbits. J. Repr. Fert. **22**, 493—498.

Porter, D. G.; Schofield, B. M. (1966): Intra-uterine pressure changes during pregnancy and parturition in rabbits. J. Endocrinology **36**, 291—299.

Rüsse, M. (1965): Der Geburtsablauf beim Rind. Eine Betrachtung des funktionellen Geschehens bei der Normalgeburt. Archiv. Exp. Vet. Med. **19**, 763—870.

Schofield, B. M. (1963): The "local" effect of the placenta on myometrical activity in the rabbit. J. Physiol. **166**, 191—196.

Schofield, B. M. (1969): Parturition in the rabbit. J. Endocrinology **43**, 673—674.

Suranyi, S.; Kovacs, T.; Molnar, G. (1955): Die Rolle introzeptiver Reflexe in der Koordinierung der Geburt, I. Z. Geburtshilfe, Gynäkologie **144**, 268—279.

Wishart, J.; Hammond, J. (1933): A statistical analysis of the interrelations of litter size and duration of pregnancy on the birth weight of rabbits. J. Agricultural Science **23**, 463—472.

Wolfs, G.; van Leeuwen, M.; Rottinghuis, H.; Boeles, J. Th. F. (1971): An electromyographic study of the human uterus during labour. Obstetrics Gynecology **37**, 241—246.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. C. Naaktgeboren, Kliniek voor Verloskunde en Gynaecologie, Wilhelmina Gasthuis, Eerste Helmerstraat 104, Amsterdam, Niederlande

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Naaktgeboren C., Kroon C.H., Schoof A. G.

Artikel/Article: Über die Wehentätigkeit des Kaninchens - Eine elektrophysiologische Studie der Uterusaktivität und eine Theorie über die Auslösung des Geburtsbeginns 150-172