

WAT BEPAALT DE LENGTE VAN DE DRAAGTIJD BIJ ZOOGDIEREN?

A. Van Soom

Vakgroep Voortplanting, Verloskunde en Bedrijfsdiergeneeskunde
Faculteit Diergeneeskunde, Salisburylaan 133, B-9820 Merelbeke
ann.vansoom@UGent.be

Wat bepaalt de lengte van de draagtijd bij zoogdieren? Deze vraag werd mij onlangs gesteld door de redactie van het Radio 1-programma "Jongens & Wetenschap", dat elke weekdag van 9 tot 11 u in de ether is en gepresenteerd wordt door Sven Speybrouck en Koen Fillet. Luisteraars kunnen interessante vragen doorbellen of mailen naar de redactie en die stuurde mij de volgende mail :

«Wat bepaalt de draagtijd van een diersoort? Een luisteraar merkt op dat mensen 9 maanden zwanger zijn, paarden 11 maanden, olifanten meer dan een jaar,... en ze vraagt zich af wat die duur van de draagtijd bepaalt. Is het de complexiteit van een soort, of de grootte (gewicht, volume), of zijn er andere factoren die de draagtijd bepalen? Wanneer kan/mag een (zoog)dier bevallen? Zijn er misschien zelfs diersoorten waarbij de draagtijd in de loop der tijden geëvolueerd is of afhankelijk is van de grootte van de ouders? Kan u ons hierbij helpen? Kan ik u later hierover eens opbellen?»

Ik heb «Ja» geantwoord en ben in oude boeken, wat wetenschappelijke artikels en op het internet het antwoord op deze vraag gaan zoeken. Omdat ik op korte tijd toch heel wat interessante gegevens kon vinden, vond ik het de moeite waard om ook voor de lezers van het Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift een iets uitgebreidere versie te maken, waarin wat meer wetenschappelijke gegevens voorkomen.

INLEIDING

Wanneer we een aantal representatieve zoogdier-soorten met elkaar vergelijken, zien we dat er inderdaad zeer uiteenlopende draagtijden zijn. Ze variëren van 9 dagen bij de Oost-Australische buidelmarter (*Dasyurus viverrinus*) tot 645 dagen of 22 maanden bij de Afrikaanse olifant (*Loxodonta africana*) (Tabel 1). Ook een aantal andere parameters, zoals lichaamsgewicht en levensduur, die eventueel invloed kunnen

hebben op de lengte van de draagtijd, staan in de tabel vermeld. Omdat uit de tabel duidelijk blijkt dat de kortste draagtijden bij kleine dieren voorkomen en de langste bij grote zoogdieren, zou men al gauw kunnen stellen dat de lichaamsgrootte de lengte van de draagtijd bepaalt. Grotere afmetingen bij het moederdier zijn meestal geassocieerd met minder jongen in de worp en met een vermindering van het totaal gewicht van de worp in relatie tot het gewicht van de moeder (Hogarth, 1978) (Tabel 2). Toch is het niet zo eenvoudig als dat. Immers wanneer we Tabel 1 wat aandachtiger bekijken, zien we al snel dat een wolf (*Canis lupus*) met een gewicht van 36 kg een kortere draagtijd heeft dan een cavia (*Cavia porcellus*) met een gewicht van iets meer dan 1 kg. En ook het grootste zoogdier ter wereld, de blauwe vinvis (*Balaenoptera musculus*), heeft een kortere draagtijd dan pakweg een ezel (*Equus asinus*), die 500 keer minder weegt.

Grosso modo kunnen we stellen dat vier zaken invloed kunnen hebben op de draagtijd bij de verschillende zoogdieren:

- de mate van ontwikkeling of evolutie van de soort
- de grootte en complexiteit van het dier
- de mate van ontwikkeling van het jong bij de geboorte
- het bestaan van het fenomeen "uitgestelde in-nesteling" of embryonale diapauze

Deze vier zaken zullen hieronder iets meer in detail besproken worden. Natuurlijk kan binnen de diersoort de draagtijd tussen verschillende individuen ook sterk verschillen, maar dat valt buiten de doelstelling van dit overzicht.

Tabel 1. Variabelen bij zoogdieren die invloed kunnen hebben op de draagtijd (aangepast uit Allison en Cicchetti, 1976).

Species		Draagtijd in dagen	Lichaams- gewicht in kg	Hersen- gewicht in gr	Maximale levensduur in jaar
Oost-Australische buidelmarter	<i>Dasyurus viverrinus</i>	9	—	—	—
Spitsneusbuideldas	<i>Perameles nasuta</i>	12	—	—	—
Opossum	<i>Didelphus marsupialis</i>	12	1,7	6,3	5
Wateropossum	<i>Chironectes minimus</i>	14	3,5	3,9	3
Goudhamster	<i>Mesocricetus auratus</i>	16	0,12	1	3,9
Muis	<i>Mus musculus</i>	19	0,023	0,4	3,2
Rat	<i>Rattus norvegicus</i>	21	0,28	1,9	4,7
Grondeekhoorn	<i>Otospermophilus beecheyi</i>	28	0,101	4	9
Konijn	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	31	2,5	12,1	18
Kangoeroe	<i>Megaleia rufa</i>	33	35	56	16,3
Alpenmarmot	<i>Marmota marmota</i>	33	4	—	18
Egel	<i>Erinaceus europaeus</i>	42	0,785	3,5	6
Rode vos	<i>Vulpes vulpes</i>	52	4,235	50,4	29
Poolvos	<i>Alopex lagopus</i>	60	3,385	44,5	14
Kat	<i>Felis catus</i>	63	3,3	25,6	28
Grijze wolf	<i>Canis lupus</i>	63	36,33	119,5	16,2
Nerts*	<i>Mustela lutreola</i>	65	—	—	—
Cavia	<i>Cavia porcellus</i>	68	1,04	5,5	7,6
Jaguar	<i>Panthera onca</i>	100	100	157	22,4
Chinchilla	<i>Chinchilla lanigera</i>	112	0,425	6,4	7
Varken	<i>Sus scrofa</i>	115	192	180	27
Geit	<i>Capra hircus</i>	148	27,66	115	20
Schaap	<i>Ovis aries</i>	151	55,5	175	20
Resusaap	<i>Macaca mulatta</i>	164	6,8	179	29
Skunk*	<i>Mephitis mephitis</i>	220	—	—	—
Chimpansee	<i>Pan troglodytes</i>	230	52,16	440	50
Beer*	<i>Ursus arctos</i>	240	—	—	—
Nijlpaard	<i>Hippopotamus amphibius</i>	240	—	—	—
Gorilla	<i>Gorilla gorilla</i>	252	207	406	39,3
Mens	<i>Homo sapiens</i>	267	62	1320	100
Otter*	<i>Lutreola lutreola</i>	280	—	—	—
Rund	<i>Bos taurus</i>	281	465	423	30
Ree*	<i>Capreolus capreolus</i>	294	14,83	98,2	17
Grijze zeehond*	<i>Halichoerus grypus</i>	310	85	325	4,7
Paard	<i>Equus caballus</i>	336	521	655	46
Blauwe vinvis	<i>Balaenoptera musculus</i>	360	100 000	4317	—
Ezel	<i>Equus asinus</i>	365	187,1	419	40
Bergtapir	<i>Tapirus pinchaque</i>	392	160	169	30,4
Giraf	<i>Giraffa camelopardalis</i>	400	529	680	28
Okapi	<i>Okapia johnstoni</i>	440	250	490	23,6
Aziatische olifant	<i>Elephas maximus</i>	624	2547	4603	69
Afrikaanse olifant	<i>Loxodonta africana</i>	645	6654	5712	38,6

* Species met uitgestelde innesteling of embryonale diapauze.

Figuur 1. Taxonomie van de zoogdieren (aangepast volgens <http://www.wikipedia.org/wiki/Mammalia> en Murphy *et al.*, 2001).

Domein Eukaryota

Rijk Animalia

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Klasse Mammalia

Onderklasse Prototheria

Orde Monotremata (vogelbekdier, mierenegel)

Onderklasse Theria

Infraklasse Marsupialia (oudere naam Metatheria)

- Orde Didelphimorphia (opossum)
- Orde Paucituberculata (rat opossum)
- Orde Microbiotheria
- Orde Dasyuromorphia (Tasmaanse duivel)
- Orde Peramelemorphia (spitsneusbuideldas)
- Orde Notoryctemorphia
- Orde Diprotodontia (koala, wombat, kangoeroe)

Infraklasse Placentalia (oudere naam Eutheria)

Superorde Euarchontoglires

- Orde Dermoptera (vliegende lemur)
- Orde Primates (lemur, aap, mensaap, mens)
- Orde Scandentia (boomspitsmuis)
- Orde Rodentia (muis, rat, hamster, eekhoorn, bever)
- Orde Lagomorpha (haas, konijn, pika)

Superorde Laurasiatheria

- Orde Pholidota (schubdier)
- Orde Chiroptera (vleermuis)
- Orde Eulipotyphla (spitsmuis, mol, egel)
- Orde Carnivora (hond, wolf, kat, beer, wezel, zeehond, walrus)
- Orde Artiodactyla (varken, hert, kameel, rund)
- Orde Cetacea (walvis, dolfin, bruinvis)
- Orde Perissodactyla (paard, tapir, neushoorn)

Superorde Afrotheria

- Orde Tenrecidae (tenrek)
- Orde Chrysochloridae (goudmol)
- Orde Macroscelidea (olifantspitsmuis)
- Orde Tubulidentata (aardvarken)
- Orde Hyracoidea (klipdas)
- Orde Proboscidea (olifant)
- Orde Sirenia (doejong, zeekoe)

Superorde Xenarthra (miereneeter, luiaard, gordeldier) vroegere Edentata

DE MATE VAN ONTWIKKELING OF EVOLUTIE VAN EEN SOORT

Zoogdieren of Mammalia hebben zich ongeveer 200 miljoen jaar geleden tijdens het late Trias ontwikkeld uit zoogdierachtige reptielen en zijn geëvolueerd tot een succesvolle klasse in het dierenrijk, naast de andere klassen die tot de Vertebrata behoren (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). De eerste zoogdieren leken op de hedendaagse spitsmuizen, waren warmbloedig, hadden een vacht en zoogden hun jongen, maar legden waarschijnlijk nog leerachtige eieren. De meest primitieve zoogdieren, de Protheria, hebben zich 190 miljoen jaar geleden afgesplitst van de andere zoogdieren. De subklasse van de Protheria omvat één orde van eierleggende zoogdieren of Monotremata (Figuur 1) en wordt heden ten dage nog vertegenwoordigd door een drietal species, namelijk het vogelbekdier (*Ornithorhynchus anatinus*), de kortsnuitige mierenegel (*Tachyglossus aculeatus*), die beide in Australië voorkomen, en de langsnuitige mierenegel (*Zaglossus bruijnii*) die leeft in Papoea Nieuw-Guinea. Deze zoogdieren vertonen een intra-uteriene embryonale ontwikkeling, die bij het vogelbekdier 15 dagen duurt, waarna een geëmbryoneerd ei gelegd wordt dat na 10-12 dagen uitkomt. Het vogelbekdierjong is dan nog onooglijk klein, ongeveer zo'n 18 mm lang en het wordt nog 3-4 maanden in het leger gezoogd door het moederdier (Temple-Smith en Grant, 2001). Bij de mierenegel duurt de intra-uteriene ontwikkeling één maand. Het ei dat vervolgens gelegd wordt, wordt in de buidel gebracht en komt na 10 dagen uit. Het jong is dan 13-14 mm lang. Het jong blijft in de buidel tot zijn stekels te scherp worden en wordt dan nog in het leger gezoogd gedurende 200 dagen (Temple-Smith en Grant, 2001).

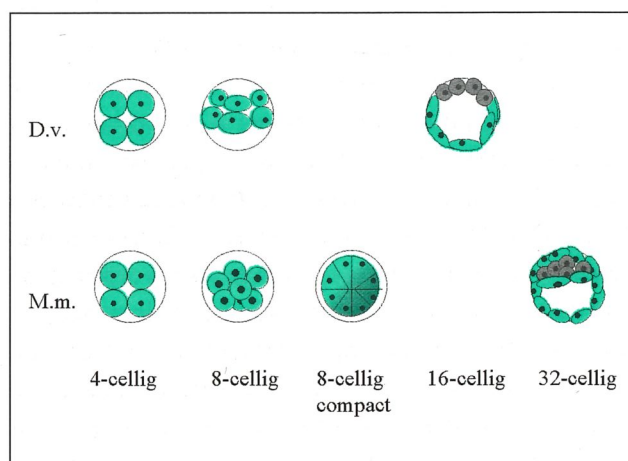
De volgende subklasse wordt gevormd door de Theria, die bestaat uit de infraklasse van de buideldieren (Marsupialia), die zich 100 miljoen jaar geleden afgesplitst hebben, en de infraklasse van de placentale zoogdieren (Placentalia) (Figuur 1). De nu nog levende vertegenwoordigers van de Marsupialia bevinden zich voornamelijk in Australië en Zuid-Amerika. Typisch voor de voortplanting van buideldieren is dat de jongen na een korte draagtijd en in zeer immature (als het ware in foetale) toestand geboren worden. Lange tijd was men van oordeel dat buideldieren een zeer korte draagtijd hadden vergeleken met de placentale zoogdieren, omdat initiële observaties gedaan werden bij twee species, namelijk de Oost-Australische buidelmarter en de opossum (*Didelphus marsupialis*), die beide een zeer korte draagtijd van 9 respectie-

velijk 13 dagen hebben (Tabel 1, Figuur 1) (Tyndale-Biscoe, 1973). Bij de breedvoetbuidelmuis (*Antechinus stuartii*) is de draagtijd van 25-31 dagen echter langer dan die van de kortstaartspitsmuis (*Barina brevicauda*), van vergelijkbare grootte, terwijl ook de potoroo (*Potorous tridactylus*) even lang draagt als een konijn (*Oryctolagus cuniculus*). Alleen de grotere buideldieren (kangoeroes) hebben draagtijden die significant korter zijn dan die van zoogdieren van vergelijkbare grootte. Het belangrijkste punt dat de draagtijd bij de buideldieren bepaalt, is blijkbaar de biomassa van het jong bij de geboorte (Tyndale-Biscoe, 1973). Placentale zoogdieren produceren veel grotere jongen op een verder gevorderd stadium van de ontwikkeling dan buideldieren. Men zou kunnen stellen dat bij de zoogdieren zowel de embryonale fase als de foetale fase in de baarmoeder plaatsvindt, terwijl bij de buideldieren enkel de embryonale fase en maar een zeer klein deel van de foetale fase in de baarmoeder gebeuren. Bij buideldieren is er dan ook relatief weinig verschil in geboortegewicht tussen de soorten: de breedvoetbuidelmuis heeft de kleinste jongen met een geboortegewicht van 10 mg en de rode reuzenkangoeroe (*Megaleia rufa*) heeft het grootste jong met een geboortegewicht van 750 mg (Tyndale-Biscoe, 1973). De kleinere soorten brengen meestal ook meerdere jongen voort (tot 20) zodat het verschil in biomassa bij de geboorte tussen de buideldierspecies nog kleiner is en zeker niet de variatie vertoont die bij placentale zoogdieren wel optreedt (Tabel 2).

Waarom worden buideldierjongen zo immatuur geboren? In de eerste plaats moeten we hierbij kijken naar het verschil in placentatie tussen buideldieren en zoogdieren. Zonder hier dieper in te willen gaan op de embryonale ontwikkeling bij buideldieren, valt het op dat bij buideldieren de eicellen veel groter zijn, doordat ze veel meer dooier bevatten dan de dooierrije zoogdiereicellen. Deze dooier wordt waarschijnlijk gebruikt als endogene reserve tot het blastocyststadium. Dit blastocyststadium bestaat bij zoogdierembryo's uit een kiemschijf en trofoblastcellen, waarbij de kiemschijf het embryo zelf zal worden en de trofoblastcellen, na het doorbreken van de zona pellucida, op min of meer invasieve wijze (afhankelijk van de zoogdierspecies) contact zullen maken met het endometrium (Benirschke, 1983). Bij buideldierembryo's treedt deze differentiatie niet op en wordt een unilaminair blastocyst gevormd waarbij de uitwendige cellen niet vastgroeien in het uterusweefsel (Figuur 2) (Padykula en Taylor, 1982). Tegelijk blijven de embryo's ook nog omgeven door een soort keratineuze

Tabel 2. Maternale grootte, draagtijd, worpgrootte en relatieve gewichten van worpen bij placentale zoogdieren (naar Hogarth, 1978).

Maternaal gewicht (kg)	Draagtijd (dagen)	Worpgrootte (gemiddeld)	Gemiddeld gewicht van de worp (kg)	Gewicht van de worp als % van maternaal gewicht
0,1	30,9	3,4	0,0077	27,9
0,1-1	52,0	3,9	0,035	14,4
1-10	76,1	3,4	0,401	11,7
10-100	237,0	1,3	3,77	8,7
100-1000	271,8	1,8	14,5	5,2
1000+	384,8	1,0	736,6	3,3



Figuur 2. Voorbeeld van embryonale ontwikkeling tussen 4-cellig en 32-cellig stadium bij een lid van de Marsupialia (*Didelphis virginiana*: D.v.) en een lid van de Placentalia (*Mus musculus*: M.m.). De grijze cellen vormen bij beide soorten de totipotente kiemschijf (unilaminare blastocyst bij D.v.) en de groene afgeplatte cellen vormen de trofoblastcellen, die invasief zijn bij de Placentalia (naar Fleming en Johnson, 1988, Selwood, 2001). Bij Marsupialia treedt differentiatie al zeer vroeg op. Bij Placentalia treedt een stadium van compactering op dat de differentiatie voorafgaat. Dit is niet zichtbaar bij de Marsupialia.

eischaal, die gevormd wordt door de cellen van oviduct en uterus en zeer resistent is tegen enzymen. Hierdoor is het embryo minder goed in staat om voedsel op te nemen via het moederdier. Het ontwikkelt wel een dooierzak waarvan het vasculair deel zich vasthecht aan de uteruswand en nodig is voor de ademhaling. Het avasculair deel van de dooierzak wordt gebruikt voor de opname van voedingsstoffen

uit het uterusvocht. Iets verder ontwikkelde buideldieren, zoals de spitsneusbuideldas (*Perameles nasuta*), hebben een beter ontwikkelde chorio-allantoisplacenta, die goed lijkt op die van de placentale zoogdieren. Deze specifieke vorm van placentatie leidt tot de geboorte van meer ontwikkelde jongen dan bij de andere buideldieren. De draagtijd is echter zeer kort: slechts 12 dagen. Men kan zich afvragen waarom spitsneusbuideldassen geen langere draagtijd hebben zoals de placentale zoogdieren, waardoor ze de buidelfase zouden kunnen overslaan en heel de ontwikkeling intra-uterien zouden kunnen laten plaatsvinden. Aan de placentatie, die bij de andere buideldieren een beperkende factor is voor een verlengde draagtijd, ligt het in het geval van de spitsneusbuideldas dus niet. Waarschijnlijk moet men de oorzaak zoeken in het feit dat de buideldassen geen mechanisme ontwikkeld hebben om te ontkomen aan de immunologische afstoting, die bij een intieme associatie tussen placenta en uterus optreedt als reactie op de paternale component in de foetus. Daardoor is het jong dus verplicht de uterus voortijdig te verlaten (Tyndale-Biscoe, 1973).

De prenatale ontwikkeling bij de buideldieren kan ingedeeld worden in drie fasen: de autonome fase, waarbij het embryo op zijn endogene reserves leeft, daarna de absorptiefase, waarbij de bilaminare dooierzak door diffusie en actief transport voedingsstoffen aan het embryo geeft zonder dat de eischaal hierop invloed heeft en als laatste fase (wanneer de differentiatie van de vrucht begint) de respiratoire fase. Het oplossen van de schaal in dit stadium kan helpen om

absorptie en respiratie te verbeteren, maar stelt tegelijk het embryo bloot aan afstoting door de moeder. Het resultaat is de geboorte van een erg klein jong waarbij de organen al aanwezig zijn maar nog niet functioneel zijn. De enige structuren die ontwikkeld zijn, zijn die die het jong nodig heeft voor zijn verdere ontwikkeling in de buidel. Het jong heeft goed ontwikkelde voorpoten met klauwen en schoudergordel, omdat het na de geboorte zelfstandig naar de buidel moet klimmen. Verder kan het jong ruiken, heeft het een grote mond en zal het zich vasthechten aan een tepel in de buidel, waarvan het slechts met grote moeite kan losgemaakt worden. Verder zijn de longen nog eenvoudig van structuur, maar het is mogelijk dat de ademhaling ook gedeeltelijk plaatsvindt via de goed doorbloede en vochtige huid van het jong (Tyndale-Biscoe, 1973). De eigenlijke ontwikkeling van het jong vindt dus grotendeels plaats buiten het lichaam, in de buidel van het moederdier. Tijdens deze periode vinden een snelle groei en een aantal aanpassingen voor homeostase plaats (Tyndale-Biscoe, 1973).

Uit het voorgaande blijkt duidelijk dat het behoren tot de infraklasse van de Marsupialia een grote invloed heeft op de draagtijd, die kan variëren van 9 dagen bij de Oost-Australische buidelmarter tot 33 dagen bij de rode kangoeroe. Bij de kangoeroe blijft het jong 6 tot 11 maanden in de buidel en het wordt nog tot de leeftijd van 18 maanden buiten de buidel gezoogd. Bepaalde omstandigheden, namelijk het optreden van embryonale diapauze of uitgestelde innesteling, kunnen de draagtijd bij de buideldieren verlengen (zie verder).

De meest ontwikkelde zoogdieren zijn te vinden bij de Placentalia (Figuur 1), die een twintigtal orden omvat, waaronder de Lagomorpha, de Rodentia, de Chiroptera, de Carnivora, de Cetacea en de Primates. In deze groep is de gemiddelde lengte van de draagtijd veel langer dan bij de buideldieren, door de ontwikkeling van een invasieve placenta die een langdurig intra-uterien verblijf toelaat en door het aanwezig zijn van een mechanisme om de maternale afstoting te voorkomen tijdens dit langdurig verblijf. Bij de placentale zoogdieren zullen we twee factoren bespreken die van belang zijn bij het bepalen van de draagtijd, namelijk de grootte (en waarschijnlijk ook de complexiteit) van de diersoort en de mate van ontwikkeling van het jong bij de geboorte.

DE GROOTTE EN COMPLEXITEIT VAN HET DIER

De variatie van de draagtijd is bij de Placentalia (of Eutheria) veel groter dan bij de Marsupialia. De langste draagtijd bij placentale zoogdieren heeft de Afrikaanse olifant (22 maanden), de kortste draagtijd heeft de goudhamster (*Mesocricetus auratus*) (15-17 dagen) (Tabel 1). We vinden echter ook veel grotere dieren onder de placentale zoogdieren dan bij de buideldieren. De grootste buideldieren, de reuzenkangoeroes, wegen maximum 90 kg (mannetjes), terwijl de Afrikaanse olifant, het grootste landzoogdier, 6 ton weegt en de blauwe vinvis, als grootste dier aller tijden, 100 ton (Tabel 1).

De primitiefste Placentalia zijn de kleine insectivoren (recent opgesplitst in Tenrecidae, Chrysochloridae en Eulipotyphla (Figuur 1) (Murphy *et al.*, 2001)), die dan ook typisch zeer korte draagtijden hebben. In het algemeen hebben kleinere dieren, zoals Insectivora en Rodentia, een hoger metabolisme, leven korter en staan lager in de voedselketen. Als ze relatief lange draagtijden zouden hebben, zou dit het aantal nakomelingen negatief beïnvloeden. Korte draagtijden met veel jongen en meerdere worpen per jaar garanderen bij deze dieren het voortbestaan van de soort. Zo kunnen muizen (*Mus musculus*) 6 tot 12 keer per jaar een nest hebben, met 6 tot 12 jongen per worp en kunnen dus onder optimale omstandigheden in eerste lijn meer dan 100 nakomelingen per jaar produceren. Als we er rekening mee houden dat de vrouwelijke dieren van het eerste nest drie maanden na hun geboorte al zelf voor nakomelingen hebben gezorgd, kan het eerste paartje theoretisch na een jaar een totaal nakomelingschap van meer dan 5000 muizen hebben. Dit verklaart natuurlijk het succes van dergelijke soorten, die zich in grote getale kunnen voortplanten. De muis wordt niet met uitsterven bedreigd en kan eerder als een plaag beschouwd worden. Haar snelle voortplanting is ook een vereiste om te overleven, omdat de muis bij vele diersoorten op het menu staat.

Grotere dieren met een langere draagtijd hebben meestal maar één jong (Tabel 2). Voor dit kostbare jong wordt gedurende langere tijd zorg gedragen. Hoe sociaal de soort, hoe langer ze zorg draagt voor haar nakomelingen. Dolfijnen bijvoorbeeld, die heel sociale zoogdieren zijn, zorgen 3 tot 5 jaar voor hun jongen, ook al worden ze maar 1,5 jaar gezoogd. Dit is langer dan bij baleinwalvissen, die minder sociaal zijn.

Een andere factor die samen met de grootte een invloed zou kunnen hebben op de duur van de draagtijd is waarschijnlijk de complexiteit/intelligentie van een

bepaalde species. Dit kan geïllustreerd worden aan de hand van de verschillen in draagtijd die optreden bij de Cetacea, namelijk bij balein- en tandwalvissen. Gemiddeld zijn baleinwalvissen veel groter dan tandwalvissen, maar de draagtijd varieert bij baleinwalvissen tussen 10-13 maanden en bij tandwalvissen tussen 7 en 17 maanden. Het grootste zoogdier op aarde is een baleinwalvis, de blauwe vinvis, die een draagtijd van "slechts" één jaar heeft. Bij de tandwalvissen is de potvis (*Physeter macrocephalus*) de grootste vertegenwoordiger, met een draagtijd van 14,5 tot 15,5 maanden. In de familie Delphinidae, die deel uitmaakt van de tandwalvissen en waartoe zeer complexe en intelligente zeezoogdieren behoren, zijn de draagtijden relatief lang. De meeste dolfijnsoorten dragen even lang als de blauwe vinvis: tussen 11,5 en 12,5 maanden (Ferrero en Walker, 1993), terwijl hun gewicht slechts 0,05 tot 0,1 % van dat van een blauwe vinvis bedraagt. De verhouding van de hersenmassa tot het lichaamsgewicht, wat naast de ontwikkeling van de neocortex bepalend is voor de complexiteit of intelligentie van een diersoort, bedraagt bij de tuimelaar (*Tursiops truncatus*) 1:167 en bij de blauwe vinvis 1:14500. De langste draagtijd bij de walvissen is die van de orca (*Orcinus orca*) (17 maanden), die tevens de grootste vertegenwoordiger van de familie van de dolfijnen is en ook als zeer intelligent beschouwd wordt (Walker *et al.*, 1988, Duffield *et al.*, 1995). Of er echt een relatie bestaat tussen de complexiteit/intelligentie van de ontwikkeling en de draagtijd bij een diersoort is nog niet uitvoerig onderzocht. Dit zou moeten betekenen dat de zwangerschap bij de meest complexe diersoort, dus de mens (*Homo sapiens*), zeer lang zou moeten duren. Een mens wordt echter al geboren na een zwangerschap van ne-

gen maanden, wat vergelijkbaar is met de draagtijden bij andere hogere primaten (Tabel 3).

Waarom is er zo weinig verschil in draagtijd tussen de mens en de chimpansee? De voorouders van de mens hebben zich pas 5 miljoen jaar geleden van die van de chimpansee (*Pan troglodytes*) afgesplitst (Zimmer, 2001). Naast het feit dat de grootte van beide species vergelijkbaar is (mens is iets zwaarder), verschilt de mens op genetisch vlak dus maar zeer weinig van de chimpansee, alhoewel er anatomisch grote verschillen bestaan. Wat opvalt bij de geboorte van een baby is het relatief groot hoofd. Door dit grote hoofd is het moeilijk om het geboortekanaal te passeren. Indien de baby nog enkele maanden langer in de baarmoeder zou blijven, zou een natuurlijke geboorte wel eens onmogelijk kunnen worden. De hersenen van een pasgeborene wegen ongeveer 300 gr, wat 10 % uitmaakt van zijn lichaamsgewicht. Bij de volwassene wegen de hersenen gemiddeld 1400 gr, wat 2 % is van het lichaamsgewicht. De hersenen van de baby ontwikkelen zich zeer snel gedurende het eerste jaar na de geboorte. Lange tijd heeft men gedacht dat alle neuronen in de hersenen al aanwezig zijn bij de geboorte maar recent onderzoek heeft uitgewezen dat er toch nog nieuwe neuronen gevormd kunnen worden bij volwassen primaten (Kozorovitskiy en Gould, 2003). Toch zijn de meeste neuronen al bij de geboorte aanwezig en wordt de groei van de hersenen vooral veroorzaakt door de toename in omvang van de neuronen, een toename van de gliacellen en de vorming van de myelinescheden. De synapsen tussen de zenuwcellen bereiken een maximale dichtheid tussen zes en twaalf maanden na de geboorte. De hoofdomtrek neemt ook toe van gemiddeld 35 cm bij de geboorte tot 47 cm op de leeftijd van 1 jaar, terwijl het volwassen hersengewicht pas bereikt wordt op de

Tabel 3. Vergelijking van draagtijd en gewicht moeder/jong bij primaten.

Species	Gewicht jong bij geboorte in kg	Draagtijd in dagen	Gewicht moederdier in kg
Orang-oetan	1,5-1,9	233-265	30-50
Gorilla	2,2	251-295	70-140
Chimpansee	1,6	202-261	26-50
Bonobo	1,2	220-230	27-38
Mens	2,5-6	243-298	52

leeftijd van 6 tot 14 jaar. Ook duurt de zorgperiode bij de mens door de complexe sociale interacties tegenwoordig wel een jaar of twintig.

Uit het voorgaande blijkt dat, naarmate zoogdieren verder evolueerden en groter en complexer werden, ook de draagtijden langer werden. Toch blijven er nog opmerkelijke verschillen tussen de draagtijden van bepaalde zoogdieren die niet alleen door bovenstaande gegevens verklaard kunnen worden.

DE MATE VAN ONTWIKKELING VAN HET JONG BIJ DE GEBOORTE

Een derde belangrijke factor die de draagtijd bepaalt, is de mate van ontwikkeling van de jongen bij de geboorte. Dit werd voor het eerst beschreven door Portmann (1938, 1939), die vond dat grote taxonomische groepen bij de zoogdieren gekenmerkt werden door het hebben van een bepaald type van neonatus. Hij onderscheidde twee typen: de "Nesthocker" of nestblijver en de "Nestflüchter" of nestvlieder (Portmann, 1939).

Bij zoogdieren met een relatief korte draagtijd worden nestblijvers geboren. Een nestblijver is een weinig ontwikkeld jong dat zonder of met een weinig ontwikkelde vacht, zonder goede homeostase en blind geboren wordt en nog veel verzorging nodig heeft. Het is logisch dat het baren van zulke "onafgewerkte" jongen na een kortere draagtijd kan gebeuren. Meestal worden nestblijvers ook in een grotere worp geboren. De beperkte capaciteit van de uterus heeft natuurlijk als gevolg dat een worp van meerdere jongen vroeger geboren wordt, dan wanneer slechts één jong in de uterus aanwezig is. Zo hebben de Carnivora en de Insectivora jongen die typische "nestblijvers" zijn.

Bij zoogdieren met een langere draagtijd worden nestvlieders geboren. Een nestvlieder is een goed ontwikkeld jong dat onmiddellijk na de geboorte al op eigen benen kan staan, met de ogen en oren geopend, en dat relatief zelfredzaam is. De geopende ogen en oren wijzen op een goede algemene rijping van het centraal zenuwstelsel. De hoefdieren, zoals de Artiodactyla (Evenhoevigen), de Perissodactyla (Onevenhoevigen) en ook de primaten, krijgen jongen die typische "nestvlieders" zijn. Nestvlieders zijn vaak prooidieren, die vanaf de geboorte instinctief moeten kunnen reageren op gevaar en moeten kunnen meelopen met de kudde.

We weten reeds uit wat voorafging dat de invloed van de lichaamsgrootte op de draagtijd zeer belangrijk is en dat hiermee altijd rekening moet gehouden worden wanneer men interspeciesvergelijkingen maakt (Mar-

tin en MacLarnon, 1988). Toch kan het feit dat het jong een nestvlieder of nestblijver is meer invloed op de draagtijd hebben dan de grootte van een dier. Zo hebben alle hondenrassen (nestblijvers) een draagtijd van gemiddeld 63 dagen en alle paardenrassen (nestvlieders) een draagtijd van gemiddeld 336 dagen. De meeste honden zijn natuurlijk kleiner dan paarden, maar een groot uitgevallen Sint-Bernardshond kan al gauw even veel of meer wegen (90 kg) dan een kleine Falabella of Shetlandpony, waardoor de regel "hoe groter het dier hoe langer de dracht" hier niet opgaat. Echter, door de grote rassenvariatie die binnen de soort hond (*Canis familiaris*) en de soort paard (*Equus caballus*) bestaat, kunnen we in dit geval niet spreken van een interspeciesvergelijking tussen dieren die vergelijkbaar zijn in grootte. Toch kan men bij twee species die vergelijkbaar zijn qua grootte ook extremen in draagtijd aantreffen. Twee voorbeelden hiervan treft men aan bij de Rodentia, een groep zoogdieren met normaal een korte draagtijd: de alpenmarmot (*Marmota marmota*), die gemiddeld 33 dagen draagt en waarvan de jongen dus blind en naakt ter wereld komen en de cavia (*Cavia porcellus*), die 68 dagen draagt, maar waarvan de jongen met volledige vacht en geopende ogen geboren worden en al onmiddellijk vast voedsel kunnen eten (Tabel 1). Ook bij de Lagomorpha vinden we hetzelfde terug: het konijn met haar naakte, blinde jongen heeft typische nestblijvers en draagt 30 dagen, terwijl de vergelijkbare haas (*Lepus capensis*), die 42 dagen draagt, behaarde jongen werpt met geopende ogen. Waarom deze verwante diersoorten een verschillende evolutie hebben doorgemaakt wat draagtijd en foetale groei betreft, kan in dit geval waarschijnlijk verklaard worden door verschillen in habitat: konijnen vertoeven in bosrijke gebieden waar ze leven in hollen, die zich goed lenen tot nestvorming, terwijl hazen in open graslanden leven, waar het jong in een ondiep leger ligt en bij gevaar letterlijk het hazenpad moet kiezen.

Het bestaan van overgangsvormen tussen nestblijvers en nestvlieders, zoals bijvoorbeeld het varken (*Sus Scrofa*), maakt de indeling van de zoogdieren in twee groepen wat moeilijker. Het wild zwijn werpt gemiddeld 6 biggetjes na een relatief korte draagtijd van 114 dagen. Ze worden geboren in een nest maar met geopende ogen en oren en ze kunnen lopen. Het bestaan van deze overgangsvormen zette Martin en McLarnon (1985) ertoe aan in een onderzoek van 394 zoogdierspecies de criteria van Portmann verder te verfijnen en drie groepen te maken: nestblijvers, intermediaire species en nestvlieders. Zij gebruikten bij

de indeling een dubbel criterium: enerzijds de worpgrootte en anderzijds het tijdstip van het openen van de ogen. Wanneer de worpgrootte 3 of meer is en de ogen pas na 5 dagen na de geboorte opengaan, hebben we te maken met duidelijke nestblijvers. Als de worpgrootte gemiddeld kleiner is dan 1,5 en als de ogen open zijn bij de geboorte hebben we te maken met duidelijke nestvlieders. Species die tussen beide categorieën vallen, namelijk deze met een gemiddelde nestgrootte van 1,5-3 en/of waarvan de ogen van de jongen opengaan tussen de geboorte en de leeftijd van 5 dagen, noemt men intermediair. De mens heeft een aantal kenmerken van een nestvlieders (slechts 1 baby per zwangerschap, ogen geopend, soms met haar), zoals ook de jongen van de andere primaten, maar is toch veel hulpelozener bij de geboorte dan het jong van een chimpansee, dat zich al onmiddellijk na de geboorte aan het moederdier moet kunnen vastklampen om te kunnen overleven in de bomen. Ook hier kunnen we weer stellen dat een belangrijk deel van de ontwikkeling en rijping van het complexe zenuwstelsel bij de mens nog na de geboorte plaatsvindt. In dit opzicht heeft het dus de kenmerken van een nestblijver.

Wat bepaalt nu of een bepaalde diersoort nestvlieders of nestblijvers heeft? Dit is natuurlijk een evolutionair gegeven. Initieel dacht men dat het te maken had met het type van placentatie. Een niet-invasieve, epitheliochoriale placenta zou minder lange drachten en onvolgroeide jongen geven, omdat de foetus bij deze placenta minder voeding zou ontvangen. Al snel bleek dit niet te kloppen want dieren met lange draagtijden en grote, goed ontwikkelde jongen, zoals de Cetacea en de Artiodactyla, hebben vaak epitheliochoriale placenta's. Er moet dus een andere verklaring zijn waardoor niet het type van placenta de foetale groei afremt maar eerder een combinatie van ecologische factoren en de relatieve instelling van het matернаal metabolisme, die tezamen de graad van maternale investering in foetale groei bepalen (Martin en MacLarnon, 1988). Een eensluidend antwoord op deze vraag is nog niet gevonden.

HET BESTAAN VAN HET FENOMEEN "UITGESTELDE INNESTELING" OF EMBRYONALE DIAPAUZE

De belangrijkste factoren die de draagtijd van een bepaalde diersoort bepalen, hebben we reeds besproken. Wanneer de foetus klaar is om geboren te worden zal de partus op gang komen. Een zoogdier zal werpen wanneer de omstandigheden het meest geschikt zijn om jongen groot te brengen. In onze gematigde streken

moeten jongen immers in de lente geboren worden, omdat er dan een overvloed aan voedsel aanwezig is. Bij dieren met een kortere draagtijd van een vijftal maanden, zoals schapen (*Ovis aries*) en geiten (*Capra hircus*), is de paartijd in de herfst, zodat de lammeren in de lente geboren worden. Bij dieren met een lange draagtijd, zoals het paard (11 maanden), valt de paartijd ook in de lente, zodat het veulen de volgende lente kan geboren worden.

Toch is ook hier bij bepaalde zoogdieren een evolutie gebeurd. Sommige zoogdiersoorten hebben een andere manier ontwikkeld om hun jongen op het ideale tijdstip ter wereld te brengen, namelijk door middel van uitgestelde innesteling.

Als de paartijd bijvoorbeeld te vroeg valt, waardoor de jongen in de winter zouden geboren worden, kan de embryonale ontwikkeling in de uterus stilgelegd worden. Dit fenomeen wordt embryonale diapauze of uitgestelde innesteling genoemd. Embryonale diapauze houdt in dat het embryo in het blastocyststadium gedurende een aantal dagen, weken of maanden ophoudt met de verdere ontwikkeling. Pas als het een bepaald signaal krijgt van het moederdier, zal het embryo implanteren en zijn ontwikkeling verder zetten. Dit verschijnsel treedt op bij dieren die vroeg in het seizoen paren, zoals de ree (*Capreolus capreolus*), en bij dieren die nog andere jongen zogen en dus niet in optimale conditie zijn om er een jong bij te krijgen, zoals de muis, de rat (*Rattus norvegicus*) en een aantal buideldieren. Ook bij dieren die een winterslaap doen, zoals de bruine beer (*Ursus arctos*) en de vleermuizen, bij dieren die een groot deel van het jaar op zee zijn en slechts gedurende een beperkte periode aan land komen om te jongen en te paren, zoals de zeeleeuw (*Zalophus californianus*) en de zeehond (*Halichoerus grypus*), treedt embryonale diapauze op (Atkinson, 1997). Dit is ook het geval bij een handvol andere soorten, zoals de otter (*Lutra canadensis*), de nerts (*Mustela lutreola*), het gordeldier (*Dasypus novemcinctus*), en de skunk (*Mephitis mephitis*). Bij placentale zoogdieren komt embryonale diapauze het meest voor bij de Carnivora, namelijk bij 41 species (Renfree en Shaw, 2000). Wanneer er embryonale diapauze optreedt, kan de draagtijd natuurlijk aanzienlijk verlengd worden. Hieronder worden ter illustratie een aantal voorbeelden beschreven.

De ree, die qua grootte vergelijkbaar is met een geit en ook nestvlieders ter wereld brengt, zou dus ook een draagtijd van ongeveer 5 maanden moeten hebben. Haar draagtijd is echter dubbel zo lang als die van een geit, namelijk 10 maanden. De ree paart in juli en normaal zouden de jongen in december geboren moeten

worden. De embryo's gaan na de bevruchting echter niet innestelen, maar blijven 5 maanden rondrijven in de baarmoeder. Ze implanteren pas in de winter en vervullen dan de 'normale' draagtijd van 5 maanden, waardoor de kalfjes in mei geboren worden na een totale draagtijd van 10 maanden.

Uitgestelde innesteling treedt ook op wanneer er een embryo ontstaat terwijl het moederdier nog andere jongen heeft. Wanneer het tweede jong te snel na het eerste geboren zou worden, zou er te weinig melk zijn en worden de overlevingskansen voor het tweede jong of de tweede worp minimaal. Embryonale diapauze komt dus voor bij de muis en de rat, als deze tijdens de eerste postpartum oestrus gedekt worden. Bij een normale draagtijd zou de tweede worp geboren worden terwijl de eerste nog gezoogd wordt. Door de innesteling enkele dagen uit te stellen (waarbij de dracht enkele dagen verlengd wordt), kan dit probleem vermeden worden.

Ook 28 species bij de buideldieren (Renfree en Shaw, 2000) kennen embryonale diapauze om ongunstige omgevingsfactoren te vermijden. Bij de kangoeroe maakt het jong een intra-uteriene ontwikkeling door van 33 dagen, waarna het geboren wordt en naar de buidel kruipt om verder gezoogd te worden gedurende 3-8 maanden. Het moederdier paart onmiddellijk na de geboorte opnieuw, wat zou betekenen dat het nieuwe embryo geboren zou worden als het eerste jong nog maar een maand in de buidel zou zitten, en plaats voor twee is er niet. Door de zuigstimulus van het eerste jong dat in de buidel zit, wordt oxytocine vrijgesteld en gaat er een signaal naar de baarmoeder, dat ervoor zorgt dat het tweede embryo in het blastocyststadium in embryonale diapauze gaat (Tyndale-Biscoe, 1973). Het blijft in rustfase in de baarmoeder tot het eerste jong uit de buidel is. Onder normale omstandigheden duurt bij het tweede kangoeroejong de dracht dus 235 dagen in plaats van 33 dagen. Als het eerste jong in de buidel echter sterft of uit de buidel valt, valt ook de zuigprikkel weg om het embryo in de baarmoeder in diapauze te houden. Het kan dan onmiddellijk zijn ontwikkeling hervatten en wordt na een maand geboren, waardoor de moeder zeer snel weer een nieuw jong in de buidel heeft.

CONCLUSIE

In het late Trias, 200 miljoen jaar geleden, zijn de Dinosauria en de Mammalia binnen een tijdsspanne van 10 miljoen jaar ontstaan. Toen de dinosaurussen 65 miljoen jaar geleden plots uitstierven, konden de

kleine, primitieve zoogdieren zich toch handhaven en later uitbreiden. De Mammalia namen al gauw de plaats van de dinosaurussen in als dominante landdieren en binnen 10 miljoen jaar verschenen er zoogdieren in verschillende habitats aan land, in de zee en in de lucht. Het tijdperk dat daarop volgde (tot op heden) wordt het Cenozoicum of het Tijdperk van de Zoogdieren genoemd. Zoogdieren zijn inderdaad een zeer succesrijke groep geworden, iets wat vooral te danken is aan hun warmbloedigheid en hun specifieke manier van voortplanten, waarbij de bevruchting inwendig plaatsvindt, het embryo zich een tijd in de uterus ontwikkelt en na een species-specifieke draagtijd geboren en gezoogd wordt. Factoren die op evolutionair vlak invloed gehad hebben op de draagtijd bij de verschillende zoogdierspecies, zijn de groep waartoe ze behoren (Monotremata, Marsupialia, Placentalia), de grootte en de complexiteit van de diersoort, de nestblijvers-nestvlinderskwestie, en het fenomeen van embryonale diapauze.

LITERATUUR

- Allison T., Cicchetti D.V. (1976). Sleep in mammals: Ecological and constitutional correlates. *Science* 194, 732-734.
- Atkinson S. (1997). Reproductive biology of seals. *Reviews of Reproduction* 2, 175-194.
- Benirschke K. (1983). Placentation. *Journal of Experimental Zoology* 228, 385-389.
- Duffield D.A., Odell D.K., McBain J.F., Andrews B. (1995). Killer whale (*Orcinus orca*) reproduction at Sea World. *Zoo Biology* 14, 417-430.
- Ferrero R.C., Walker W.A. (1993) Growth and reproduction of the Northern right whale dolphin, *Lissodelphis borealis*, in the offshore waters of the North Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* 71, 2335-2344.
- Fleming T.P., Johnson M.H. (1988) From egg to epithelium. *Annual Review of Cellular Biology* 4, 459-485.
- Hogarth P.J. (1978). *Birth and Lactation*. In: Hogarth P.J. (ed.). *Biology of Reproduction*, Blackie & Son Ltd, Glasgow-London, p. 103.
- Kozorovitskiy Y., Gould E. (2003). Adult neurogenesis: a mechanism for brain repair? *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology* 25, 721-732.
- Martin R.D., MacLarnon A.M. (1985). Gestation period, neonatal size and maternal investment in placental mammals. *Nature, London* 313, 220-223.
- Martin R.D., MacLarnon A.M. (1988). Comparative quantitative studies of growth and reproduction. In: Smith G.R., Hearn J.P. (eds.). *Reproduction and disease in captive and wild animals*. Clarendon Press-Oxford, p. 39-77.
- Murphy W.J., Eizirik E., Johnson W.E., Zhang Y.P., Ryder O.A., O'Brien S.J. (2001). Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409, 614-618.

- Padykula H.A., Taylor J.M. (1982) Marsupial placentation and its evolutionary significance. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement* 31, 95-104.
- Portmann A. (1938). Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem. II. Zahl der Jungen, Tragzeit und Ausbildungsgrad der Jungen bei der Geburt. *Biomorphosis* 1, 109-126.
- Portmann A. (1939). Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern. *Revue Suisse Zoologie* 46, 385-390.
- Renfree M.B., Shaw G. (2000). Diapause. *Annual Review of Physiology* 62, 353-375.
- Selwood L. (2001) Mechanisms for pattern formation leading to axis formation and lineage allocation in mammals: a marsupial perspective. *Reproduction* 121, 677-683.
- Temple-Smith P., Grant T. (2001). Uncertain breeding: a short history of reproduction in monotremes. *Reproduction Fertility and Development* 13, 487-497.
- Tyndale-Biscoe H. (1973). *Life of marsupials*. In: Barrington E.J.W., Willis A.J. (eds.). *A series of student texts in contemporary biology*. Edward Arnold, London.
- Walker L.A., Cornell L., Dahl K.D., Czekala N.M., Dargen C.M., Joseph B., Hsueh A.J.W., Lasley B.L. (1988). Urinary concentrations of ovarian steroid hormone metabolites and bioactive in killer whales (*Orcinus orca*) during ovarian cycles and pregnancy. *Biology of Reproduction* 39, 1013-1020.
- Zimmer C. (2001). *Evolutie. Triomf van een idee*. Uitgeverij Het Spec0m B.V. ISBN, 90 274 7583.