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

Über die postnatale Hirnentwicklung beim Farmnerz *Mustela vison* f. dom. (Mustelidae; Mammalia)[1]

Von D. Kruska

Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover
Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs

Eingang des Ms. 16. 11. 1976

Einleitung

Im allgemeinen haben hoch cerebralisierte Säugetiere zum Zeitpunkt der Geburt weiter entwickelte Gehirne als solche auf einem niederen Cerebralisationsniveau. Diese Beziehungen zwischen phylogenetischer und ontogenetischer Hirnentfaltung sind von Portmann (1962) als Präzedenz-Regel formuliert. Arten mit vergleichsweise gering entwickelten neonaten Gehirnen werden in der Gruppe der Nesthocker zusammengefaßt. Diesen stehen die Nestflüchter gegenüber (Starck 1975). Ein orientierendes Maß zur Bewertung des Ontogenesetypus am Gehirn stellt die Vermehrungszahl dar. Sie ist derjenige Faktor, welcher mit dem neonaten Hirngewicht einer Art multipliziert das Adulthirngewicht ergibt. Nestflüchter sind durch Vermehrungszahlen unter 5, Nesthocker durch solche über 5 gekennzeichnet. Nur in wenigen Ausnahmen wird in der Gruppe der Nesthocker die Zahl 12 überschritten (Mangold-Wirz 1966; Portmann 1962).

Extreme Nesthocker unter den Carnivoren sind die Ursiden. Die Vermehrungszahlen der Gehirne sind bei verschiedenen Arten dieser Familie zwischen 38 und 58 ungewöhnlich hoch. Dementsprechend offenbart die Gestalt neonater Bärengehirne einen außergewöhnlich geringen Entwicklungsgrad (Starck 1956). Das weitgehend embryonale Aussehen ist durch ein besonders kleines Cerebellum, dorsal sichtbares Tectum opticum und furchenlose Endhirnhemisphären zu charakterisieren. Dies galt bislang als eine große Ausnahme bei höheren Säugetieren, da neonate Gehirne von Caniden und Feliden deutlich weiter entwickelt sind. Demgegenüber soll nach Mangold-Wirz (1966) gerade für Ursiden eine außerordentlich hohe Cerebralisation noch über dem Niveau der übrigen Fissipedia gelten. Die Bären werden daher auch als Ausnahme der Präzedenz-Regel angesehen (Mangold-Wirz 1966; Portmann 1962). Entgegen der Annahme besonders hoher Hirnentfaltung zeigt Weidemann (1977), daß die arctoiden Raubtiere der Familien Ailuridae, Procyonidae und Ursidae, von einigen artlichen Unterschieden abgesehen, etwa gleichem Cerebralisationsniveau entsprechen. Die Größe adulter Bärengehirne und der Furchungsgrad der Hemisphären sind weitgehend durch die extreme Körpergröße bedingt. In Übereinstimmung mit den Befunden an den adulten Gehirnen konnte kürzlich für einen Vertreter der Procyonidae, *Procyon cancrivorus cancrivorus,* ein neonater Hirntyp von ähnlich embryonalem Aussehen wie bei Ursiden nachgewiesen werden (Kruska 1975). Damit ergibt sich für Ursiden und Procyoniden vorläufig folgender Kenntnisstand: Ähnlich gering entwickelte neonate Hirntypen stehen ähnlich hoch cerebrali-

[1] Vortrag auf der 50. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde am 8. 9. 1976 in Kiel.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 240—255
© 1977 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

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

sierten adulten Organisationsformen gegenüber. Entweder stellen beide eine Ausnahme der Präzedenz-Regel dar, oder diese Regel bestätigt sich ebenfalls innerhalb der Stammgruppe der Arctoidea.

Unter solchen Gesichtspunkten sind als eine weitere Familie der arctoiden Raubtiere die Musteliden interessant. U. Thiede (Schumacher 1963; Thiede 1966, 1973) konnte für einzelne Vertreter zum Teil recht unterschiedliche Cerebralisationsniveaus nachweisen. Hohe Grade der Hirnentfaltung gelten für wasserangepaßte und baumlebende Formen, die Mehrzahl der Musteliden zeigt hingegen geringe Cerebrali-

Tabelle 1

Daten männlicher Farmnerze

Alter = postnatale Tage; KG = Körpergewicht in g; HG = Hirngewicht in g

Präp. Nr.	Alter	KG	HG
2495/P	0,5	9,59	0,3410
2519/P	0,5	10,44	0,3680
2493/P	0,5	11,05	0,3800
2497/P	1,5	13,85	0,5205
2499/P	3,5	18,26	0,5250
2517/P	5,5	35,00	0,8535
2500/P	6,0	15,62	0,6775
2503/P	8,0	32,20	0,8055
2515/P	8,5	35,84	1,08
2504/P	11,0	45,92	1,28
2513/P	13,5	73,24	1,80
2236/P	17,0	135	5,32
2237/P	25,0	—	5,29
2234/P	29,0	164	6,14
2557/P	54,5	560	11,25
2272/P	63	883	11,52
2271/P	67	614	11,21
2274/P	70	967	13,13
2560/P	96	1335	11,85
2610/P	154	2070	11,81
2364/P	222	2016	10,79
2369/P	222	1548	9,86
2371/P	222	1808	10,43
2372/P	222	1951	10,22
2374/P	222	1677	10,86
2375/P	222	2018	10,96
2381/P	222	2053	10,21
2403/P	222	1930	11,07
2404/P	222	1875	10,38
2407/P	222	1701	10,85
2408/P	222	1765	10,09
2410/P	222	1678	10,32
2413/P	222	1392	9,75
2423/P	222	1739	9,45
2427/P	222	1978	10,32
2431/P	222	2321	10,48
2432/P	222	2238	10,46
2433/P	222	1894	9,59
2442/P	222	1587	10,00
2443/P	222	1819	10,30
2445/P	222	2383	10,35
2446/P	222	1710	10,39
2349/P	586	1543	7,46
2366/P	2022	1401	10,79

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

Tabelle 2

Daten weiblicher Farmnerze

Alter = postnatale Tage; KG = Körpergewicht in g; HG = Hirngewicht in g

Präp. Nr.	Alter	KG	HG
2494/P	0,5	9,02	0,3235
2492/P	0,5	10,47	0,3490
2496/P	1,5	10,77	0,4535
2498/P	3,5	15,35	0,4845
2518/P	5,5	29,48	0,7845
2501/P	6,0	14,75	0,6085
2502/P	8,0	23,50	0,6995
2516/P	8,5	31,08	0,9920
2505/P	11,0	41,94	1,12
2514/P	13,5	64,75	1,65
2233/P	17,0	146	5,30
2238/P	25,0	140	4,70
2235/P	29,0	135	5,28
2556/P	54,5	484	9,78
2273/P	63	616	10,13
2270/P	67	453	8,98
2275/P	70	600	10,49
2561/P	96	923	10,60
2611/P	154	1097	9,80
2357/P	222	1261	7,84
2359/P	222	1142	9,08
2363/P	222	877	8,79
2365/P	222	1956	8,41
2367/P	222	1421	9,35
2370/P	222	1269	8,28
2373/P	222	1318	8,98
2376/P	222	1343	8,64
2377/P	222	1296	8,50
2378/P	222	1170	7,80
2379/P	222	1149	7,95
2405/P	222	1207	7,99
2406/P	222	1184	8,09
2409/P	222	894	8,65
2411/P	222	918	7,23
2412/P	222	1256	8,16
2417/P	222	1014	8,04
2418/P	222	1170	8,67
2419/P	222	1082	8,50
2420/P	222	1030	8,38
2421/P	222	962	7,92
2422/P	222	890	8,13
2424/P	222	995	7,90
2425/P	222	945	8,15
2426/P	222	957	8,54
2428/P	222	769	8,18
2429/P	222	796	7,89
2430/P	222	1201	8,91
2434/P	222	800	8,06
2435/P	222	929	8,33
2436/P	222	1154	9,03
2437/P	222	988	9,06
2438/P	222	1145	7,96
2439/P	222	957	9,50
2440/P	222	1246	8,63
2441/P	222	1234	7,95
2444/P	222	1286	8,44

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

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Präp. Nr.	Alter	KG	HG
2368/P	582	1007	7,65
2345/P	942	1220	7,86
2346/P	942	1404	7,43
2352/P	942	1060	7,35
2358/P	942	769	7,55
2382/P	942	1244	7,52
2348/P	1302	1255	7,22
2350/P	1302	1118	8,47
2351/P	1302	976	8,60
2353/P	1302	1460	7,50
2354/P	1302	1551	7,44
2355/P	1302	1300	7,84
2383/P	1302	1242	7,41
2356/P	1662	1255	8,05
2361/P	1662	1341	7,30
2362/P	1662	1077	7,13
2380/P	1662	1300	7,33
2347/P	2022	1046	8,51
2360/P	2022	1091	7,16

sationen. Insbesondere die *Mustela*-Arten nehmen eine basale Stellung ein. Nach eigenen Berechnungen haben sie Gehirne, welche körpergrößenunabhängig nur $^1/_2$ bis $^2/_3$ so groß sind wie jene von *Procyon* oder Bären. Es soll daher in dieser Studie die Hirnontogenese von *Mustela vison* f. dom. charakterisiert und diskutiert werden.

Material und Methode

In den Jahren 1975 und 1976 wurde aus dem Bestand der Bundesforschungsanstalt für Kleintierzucht in Celle eine ontogenetische Reihe beim Farmnerz (Standard) zusammengestellt. 119 Stadien beider Geschlechter in unterschiedlichem postnatalen Alter von $^1/_2$ Tag bis $5^1/_2$ Jahren bilden die Materialgrundlage. Bis zu einem Alter von 155 Tagen wurden jeweils Geschwisterpaare (1 ♂ und 1 ♀) aus größeren Würfen mit 5—7 Jungen entnommen. In einer Ausnahme (Tab. 1; Präp. Nr. 2519/P) entstammt ein neonates Tier einem Wurf mit nur 2 Jungen. Nach dem Töten wurden zunächst die Gesamtkörpergewichte der Tiere festgestellt, dann die Gehirne entnommen und gewogen. Diese wurden in 4 %iger Formollösung oder in Bouin'schem Gemisch fixiert und aufbewahrt. Angaben über Körpergewichte, Hirngewichte und postnatales Alter der männlichen Individuen gehen aus Tab. 1, der weiblichen aus Tab. 2 hervor. Zur Kennzeichnung der postnatalen Entwicklung werden zunächst die Beziehungen zwischen Körpergewicht, Hirngewicht und Alter dargelegt. Anschließend sollen in einem morphologischen Vergleich der Gehirne unterschiedlich alter Tiere die ontogenetischen Umgestaltungsprozesse gekennzeichnet werden.

Ergebnisse

Beziehungen zwischen Körpergewicht, Hirngewicht und Alter

Zur Kennzeichnung einer Ontogenese interessieren zunächst die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Alter der Farmnerze. In Abb. 1 sind beide Parameter im doppelt logarithmischen Koordinatensystem gegeneinander abgetragen. Es zeigt sich der typische S-förmige Verlauf einer Wachstumskurve. Kurz nach der Geburt retardiert die körperliche Entwicklung bis etwa zum 3. oder 4. Tag. Annähernd gleich-

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

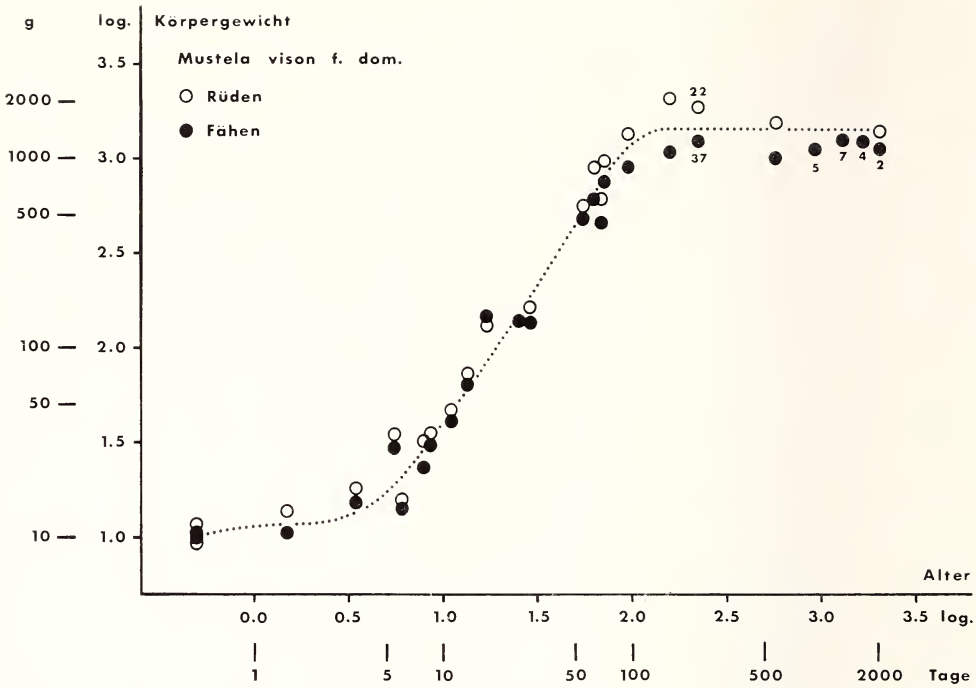

Abb. 1. Körpergewichte von männlichen und weiblichen Farmnerzen während der postnatalen Ontogenese in Abhängigkeit vom Alter. Die Zahlen an den Symbolen geben die Anzahl von Tieren gleichen Alters an. Die Körpergewichtsschwankungen überschreiten in solchen Fällen nicht die Größe der Symbole

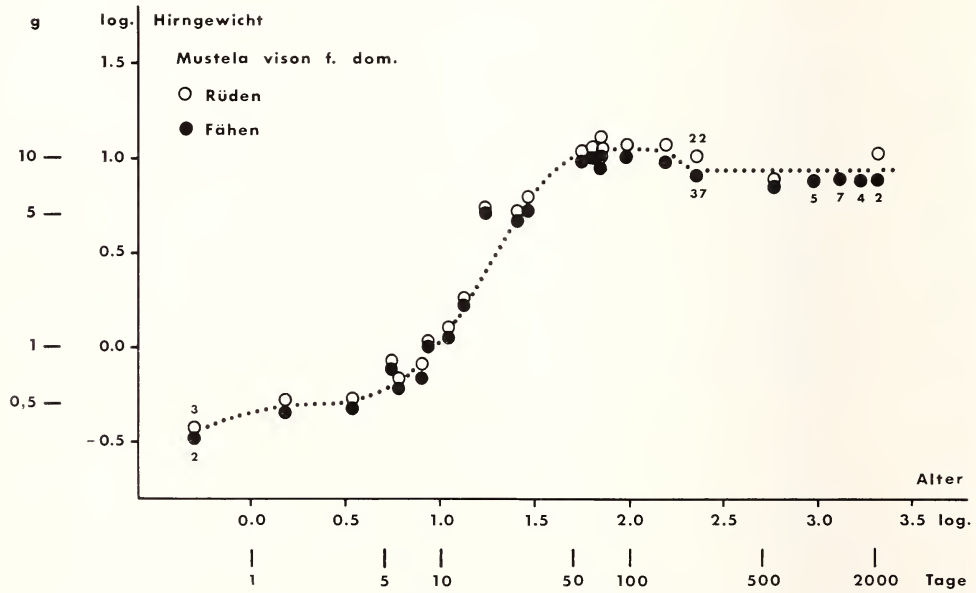

Abb. 2. Hirngewichte von männlichen und weiblichen Farmnerzen während der postnatalen Ontogenese in Abhängigkeit vom Alter. Die Zahlen an den Symbolen geben die Anzahl von Tieren gleichen Alters an. Die Hirngewichtsschwankungen überschreiten in solchen Fällen nicht die Größe der Symbole

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

bleibende Körpergewichte sind in dieser Zeit typisch. Dann setzt eine rapide Gewichtszunahme ein, die sich um den 150. Tag herum verlangsamt und, von geringen Schwankungen abgesehen, mit zunehmendem Alter nicht mehr ändert. Dem Sexualdimorphismus bei Farmnerzen entsprechend sind in den meisten Fällen von Geburt an die männlichen Tiere schwerer als die weiblichen.

Für die Hirngewichte ergeben sich in Abhängigkeit vom Alter ganz ähnliche Verhältnisse. Das geht aus Abb. 2 hervor. Die Rüden haben auf jeder Altersstufe schwerere Gehirne als die Fähen. Darin kommen die Unterschiede der Körpergröße zwischen männlichen und weiblichen Tieren zum Ausdruck. Weiterhin läßt sich Abb. 2 entnehmen, daß das Hirngewicht von der Geburt bis etwa zum 3./4. Tag kaum zunimmt. Eine kurzfristige postnatale Wachstumsverzögerung ergibt sich demnach nicht nur für die körperliche, sondern gleichermaßen für die Hirnentwicklung. Vom 3./4. Tag an setzt dann ein starkes Hirnwachstum ein bis zu einem Alter der Tiere von 60 bis 70 Tagen. Von diesem Zeitpunkt an findet keine Gewichtszunahme mehr statt (Abb. 2). Besonders auffallend und entschieden anders als beispielsweise bei *Procyon c. cancrivorus* (Kruska 1975) ist aber bei *Mustela vison* f. dom. folgendes festzustellen: In beiden Geschlechtern haben die Individuen im Alter von über 200 Tagen absolut leichtere Hirne als jene zwischen dem 55. und 155. postnatalen Ontogenesetag (vgl. Tab. 1, 2). Dieses ist ebenfalls aus der Kurve in Abb. 2 ersichtlich. Es tritt ein Maximum auf. Daraus muß auf eine Hirngewichtsabnahme während der postnatalen Ontogenese im subadulten Entwicklungsstadium der Farmnerze zwischen dem 5. und 7. Lebensmonat geschlossen werden. Das mittlere Hirngewicht von 6 männlichen Stadien zwischen 55 und 155 Tagen beträgt 11,8 g. Ein solches Gewicht wird von keinem der 24 über 200 Tage alten Tiere erreicht; deren Durchschnitt liegt bei 10,2 g, das Maximum beträgt 11,0 g. Ähnliches gilt im weiblichen Geschlecht. Das Mittel aus 6 Stadien zwischen 55 und 155 Tagen Alter liegt bei 10,0 g. Der Mittelwert aus 56 älteren Tieren ist 8,1 g, das Maximum 9,6 g. Aus den Mittelwerten von jüngeren und älteren Individuen resultiert eine ähnlich große Abnahme der Hirngewichte während der Ontogenese um ca. 14 % im männlichen und um ca. 18 % im weiblichen Geschlecht.

Die mittleren Hirngewichte der älteren und neonater Stadien ermöglichen Berechnungen der Portmann'schen Vermehrungszahl. Im männlichen Geschlecht ergibt sich aus dem mittleren neonaten Hirngewicht von 0,36 g gegenüber dem adulten von 10,2 g ein Faktor von 28. Bei den weiblichen Tieren stehen 0,34 g mittleres neonates Hirngewicht den 8,1 g adulter Tiere gegenüber. Das entspricht einer Vermehrungszahl von 24. Allgemeingültig kann deshalb bei Farmnerzen ein Vermehrungsfaktor von etwa 25 angenommen werden. Dieser Befund ist später zu diskutieren.

Die Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht sind in Abb. 3 dargestellt. Berechnungen einer Allometriegeraden (Hauptachse der Verteilungsellipse) vom neonaten Stadium bis zu dem Zeitpunkt, an welchem eine Hirngewichtszunahme nicht mehr nachweisbar ist, ergeben einen Allometrieexponenten von $a = 0{,}85$ ($n = 34$; $r = 0{,}987$; $Zw = 0{,}526$ bei $p = 0{,}001$). Ähnliche a-Werte für die 1. postnatale Phase gelten für Wölfe und Pudel (Schleifenbaum 1973) sowie für Krabbenwaschbären (Kruska 1975). Bei diesen Arten ist das Körperwachstum in etwa gleichem Ausmaß gegenüber dem Hirnwachstum gering beschleunigt. Ein ausgewogenes Verhältnis wäre durch Isometrie ($a = 1$) angezeigt. Die Hirngewichtszunahme ist zeitlich jedoch früher beendet als die Zunahme des Körpergewichtes. In der anschließenden 2. postnatalen Phase nimmt mit dem Alter nur noch eine Komponente zu, das Körpergewicht. In der Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht muß daher eine abszissenparallele Allometriegerade mit $a = 0$ resultieren. Das wurde bereits früher erschlossen (Kruska 1975). Am vorliegenden Material lassen sich solche Geraden für beide unterschiedlich großen Geschlechter im Mittel eben-

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

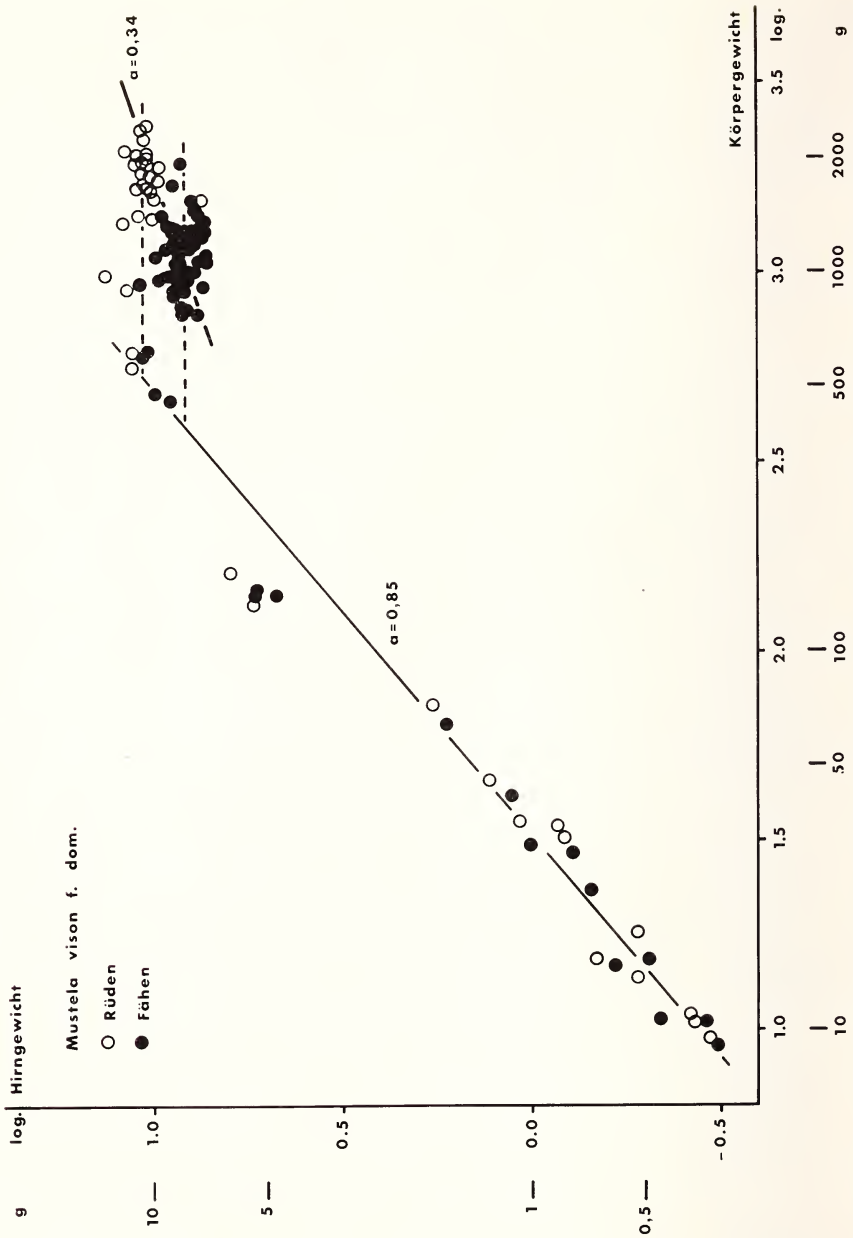

Abb. 3. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht während der postnatalen Ontogenese von Farmnerzen. Die gestrichelten Linien zeigen mittlere Hirngewichte männlicher bzw. weiblicher adulter Individuen an

falls vermuten. Sie sind deshalb in Abb. 3 in einer gestrichelten Linie durch die mittleren Hirngewichte der adulten Stadien angedeutet. Nunmehr zeichnet sich in Abhängigkeit vom Körpergewicht ab, was in Abhängigkeit vom Alter bereits erwähnt wurde: Die Gehirne der 55 bis 155 Tage alten Tiere sind in beiden Geschlechtern schwerer als die der Adulten im Mittel. Insbesondere sind die Hirne von 70 bis 155 Tage alten Individuen größer als die der Adulten im Maximum.

Werden zur Berechnung allometrischer Beziehungen Hirn- und Körpergewichte von über 220 Tage alten Tieren herangezogen, so lassen sich innerhalb der Geschlech-

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

ter keine „normalen" intraspezifischen Abhängigkeiten sichern. Solche sind bei Säugetieren durch a-Werte zwischen 0,25 und 0,30 angezeigt (Herre und Röhrs 1973) Aber zwischen den Geschlechtern ergibt sich ein Allometricexponent von a = 0,34 (n = 80; r = 0,661; Zw = 0,357 bei p = 0,001). Diese intersexuelle Allometriegerade geht aus Abb. 3 hervor. Der steilere Anstieg ist möglicherweise durch den Sexualdimorphismus bei den Farmnerzen bedingt.

Morphogenese der Gehirne während der postnatalen Ontogenese

In Anschluß an die quantitativen Ergebnisse interessieren Aussagen zur gestaltlichen Hirnentwicklung vom neonaten bis zum adulten Stadium. Diese soll durch einen morphologischen Vergleich von Gehirnen unterschiedlich alter männlicher Individuen aufgezeigt werden. Im weiblichen Geschlecht ergeben sich gleiche Resultate. In den Abb. 4, 5 und 6 sind Gehirne mehrerer Stadien einer Entwicklungsreihe in Dorsal-, Lateral- und Ventralansicht wiedergegeben. Besonders auffallend ist dabei zunächst die Gestalt der neonaten Farmnerzgehirne (0,5 Tage). Sie erinnert noch in weit stärkerem Maß an Embryonalstadien anderer Säugetiere als diejenigen von Bären und Krabbenwaschbären. Derartig gering entwickelte Gehirne zum Zeitpunkt der Geburt sind an placentalen Säugetieren bislang nicht nachgewiesen. Ganz deutlich sind weite Bereiche des Hirnstammes von dorsal frei sichtbar. Die Rautengrube ist fast vollständig zu erkennen, weil das Cerebellum außerordentlich gering entwickelt und lediglich als Wulst ausgebildet ist. Am Telencephalon wird der embryonale Charakter des Gehirns in diesem Stadium ebenfalls deutlich. Die Endhirnhemisphären stellen kleine, total ungefurchte Blasen dar. Gleichermaßen zeigt das Stadium von 5,5 Tagen ein noch relativ gering entwickeltes Gehirn. Gegenüber der neonaten Hirngestalt haben Telencephalon und Cerebellum an Größe zugenommen. Die Hemisphären sind nach median und caudal ausgedehnt, so daß sie nun die vorher dorsal und lateral freien Stammhirnanteile weitgehend überlagern. Allerdings bleibt das Tectum des Mittelhirns noch sichtbar. Anfänge der Großhirnfurchung zeichnen sich erstmals ab. Insbesondere sind solche Furchen in Anlage zu erkennen, welche den phylogenetisch älteren Allocortex vom Neocortex trennen. In der Dorsalansicht ist dies die Fissura splenialis. Diese Furche liegt bei adulten Tieren auf der Medianfläche der Hemisphären, von dorsal nicht sichtbar. In der Lateralansicht zeichnen sich Eindrücke der Fissura rhinalis und die Inselregion äußerlich ab. Diese gesamte Hirngestalt entspricht vergleichsweise dem Entwicklungsgrad neonater Gehirne von Bären und Krabbenwaschbären.

Die nunmehr einsetzenden Entwicklungsvorgänge sind vom 3./4. Tag an bereits vorher durch eine starke Wachstumsphase gekennzeichnet worden (Abb. 2). Im Vergleich der Stadien 5,5 Tage mit 13,5 Tage werden sie auch in der gestaltlichen Umformung der Gehirne deutlich (Abb. 4, 5, 6). Die Hemisphären haben sich weiter nach caudal und das Kleinhirn nach frontal ausgedehnt. Von dorsal bleiben nur noch geringe Teile des Mittelhirndaches sichtbar, in der Lateralansicht gar nicht mehr. Besonders fortgeschritten sind im 13,5-Tage-Stadium die Furchungsprozesse der Hemisphären. Deutlich zeichnen sich zwei große Bogenfurchen um die Inselregion ab, mit einem auffallend gradlinigen Verlauf ohne Seitenzweige und Verästelungen. Die Fissura suprasylvii, die untere von beiden, erscheint als Hauptlängsfurche über den gesamten Bereich gleich tief. Die darüber gelegene Furche hingegen erscheint im vorderen Bereich weiter entwickelt als im caudalen Abschnitt (Abb. 5). In diesem Zusammenhang muß darauf hingewiesen werden, daß diese Fissur bei Musteliden aus zwei Furchen besteht, welche ineinander übergehen (Brauer und Schober 1970). Die Fissura coronalis der vorderen Hemisphäre konfluiert mit der caudal gelegenen Fissura lateralis (= marginalis). Was an den spezialisierten Hemisphären von

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

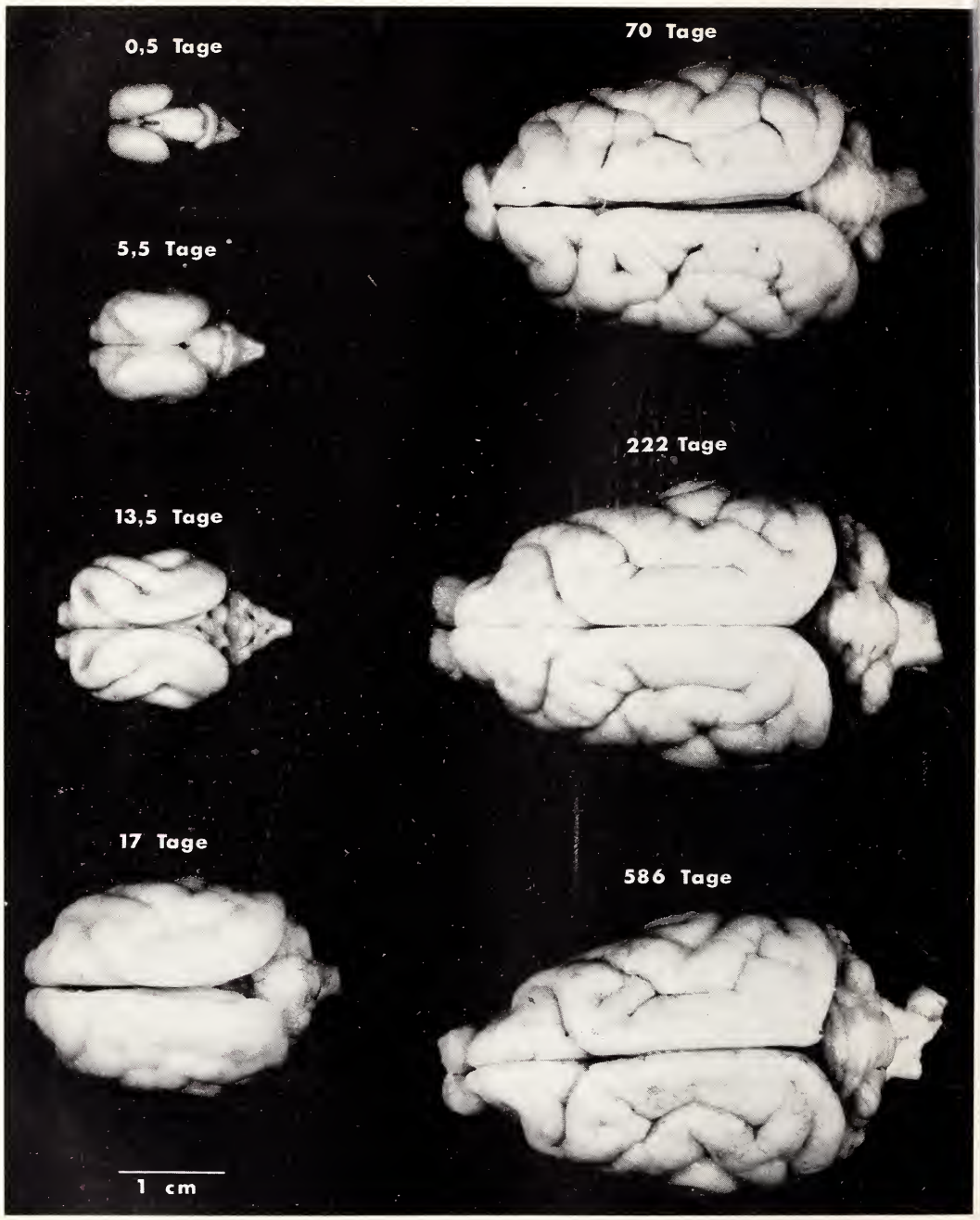

Abb. 4. Dorsalansichten der Gehirne von männlichen Farmnerzen in unterschiedlichem postnatalen Alter

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

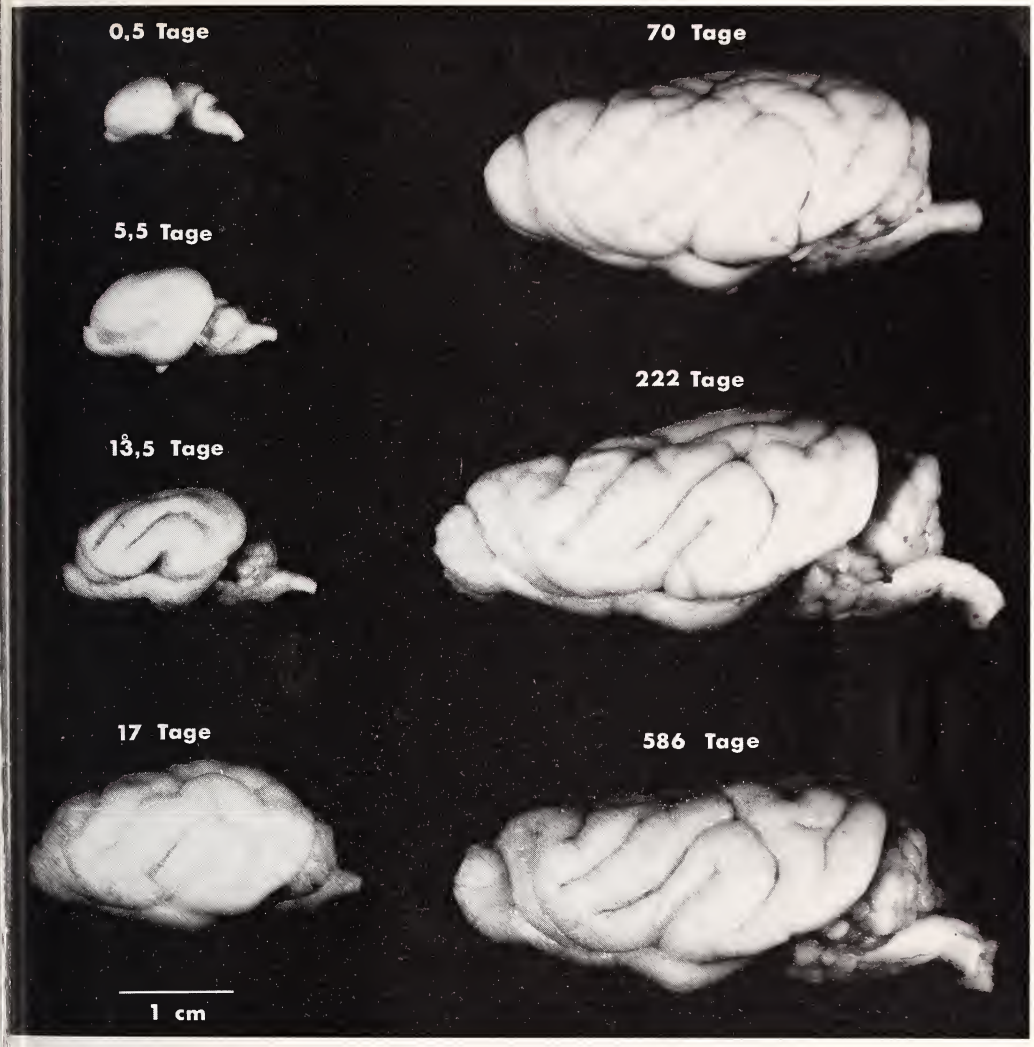

Abb. 5. Lateralansichten der Gehirne von männlichen Farmnerzen in unterschiedlichem postnatalen Alter

Procyon c. cancrivorus besonders deutlich ins Auge fiel (Kruska 1975) wird an den Hemisphären von *Mustela vison* f. dom. ebenfalls wahrscheinlich. Die vorderen Bereiche der Hemisphären erscheinen im Furchungsprozeß während der Ontogenese gegenüber den occipitalen gering bevorzugt. Weiterhin wird aus Abb. 4 für dieses Stadium ersichtlich, daß sich mit zunehmender Entwicklung die Hemisphären beider Seiten nach median aufeinander zu ausdehnen. Die F. splenialis ist von dorsal nun nicht mehr oder kaum noch zu erkennen.

Die weitere Entwicklung zum 17-Tage-Stadium ist durch eine besonders starke Entfaltung der Hemisphären gekennzeichnet (Abb. 4, 5, 6). Diese haben sich nach caudal über das Mittelhirndach und große Teile des Cerebellum ausgedehnt. Darüber hinaus wird aus der Lateralansicht ein Wachstum nach ventral deutlich. Der Allocortex ist gegenüber dem vorigen Stadium (13,5 Tage) erheblich kleiner. Aus Abb. 6

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

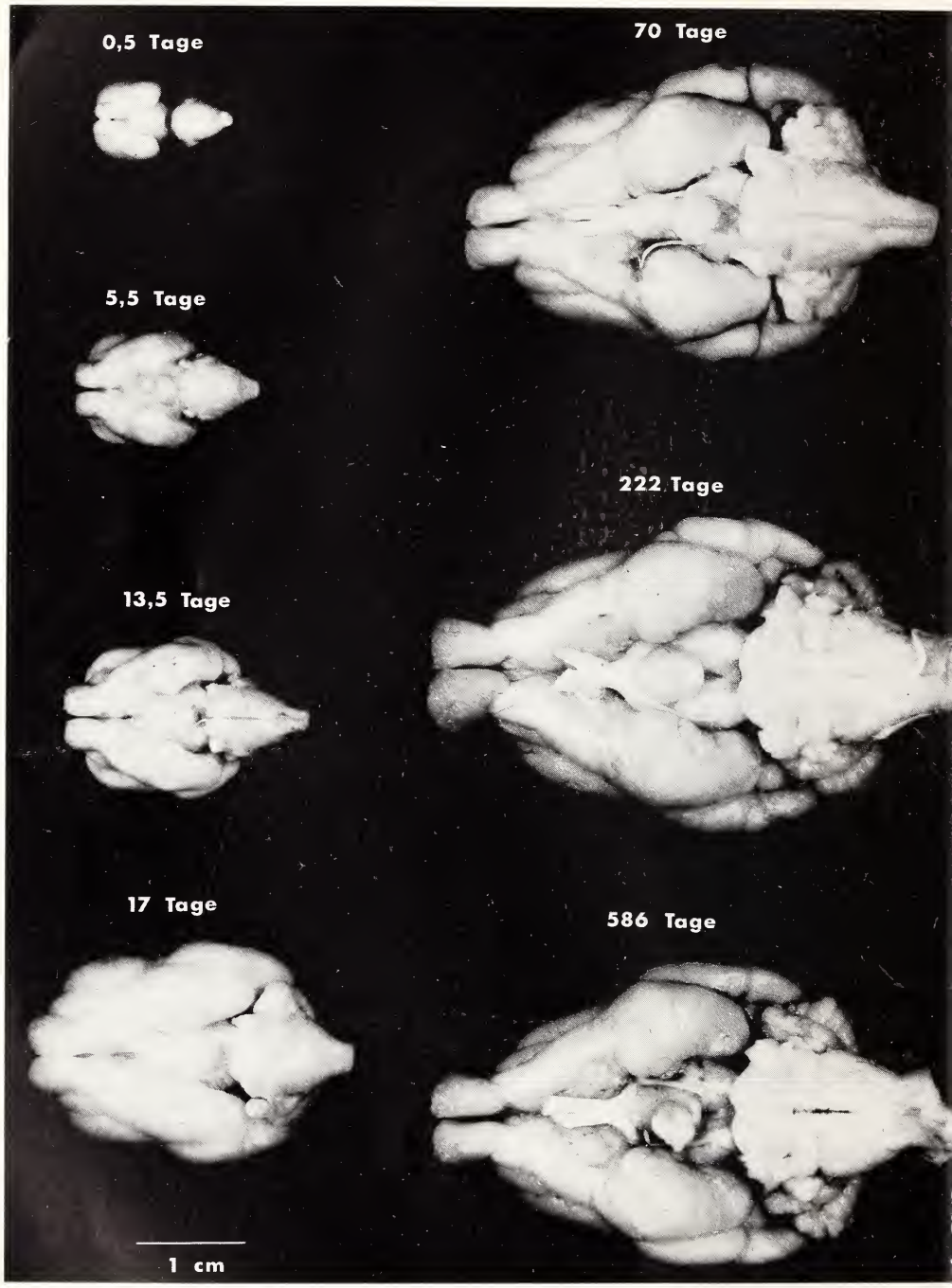

Abb. 6. Ventralansichten der Gehirne von männlichen Farmnerzen in unterschiedlichem postnatalen Alter

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

geht das ebenfalls hervor, weil der basale Anteil des Neocortex vergrößert erscheint. Das Furchenmuster 17 Tage alter Farmnerze erinnert bereits weitgehend an die Situation bei adulten Tieren. Krümmungen und Verästelungen der Hauptfurchen, sowie Nebenfurchen sind ausgebildet. Insgesamt haben die Gehirne jedoch noch eine weitgehend kugelige Gestalt. Dies hat sich beim 70 Tage alten Stadium geändert. Aus den Abb. 4, 5 und 6 wird deutlich, daß sich in dieser Phase der Entwicklung die Gehirne, insbesondere die Hemisphären von frontal nach caudal strecken. Die Neocortex-Höhe wird dabei annähernd beibehalten. In der Lateralansicht (Abb. 5) fällt immer noch ein relativ gering sichtbarer Anteil des Allocortex auf. Bedeutende Unterschiede sind im weiteren zum 222-Tage-Stadium zu erwähnen. Es sei daran erinnert, daß in der Zeit von 70 bis 222 Tagen Abnahmen der Hirngewichte festgestellt wurden. Im Vergleich der Lateralansichten beider Stadien ist eine Neocortex-Abflachung mit zunehmendem Alter wahrscheinlich. Der Allocortex tritt relativ wieder in stärkerem Maße hervor. In der Ventralansicht (Abb. 6) ist ebenfalls eine Verkleinerung des basalen Neocortex-Anteils erkennbar. Es ist daher möglich, daß die Hirngewichtsabnahmen in dieser Zeit unter anderem durch Abnahmen der Neocortexgröße bedingt sind. Zwischen 222 Tage alten und älteren Farmnerzen sind keine Unterschiede in der Hirngestalt mehr ersichtlich.

An dieser Gegenüberstellung der Gehirne unterschiedlich alter Stadien wird ein generelles Bild der postnatalen Entwicklungsvorgänge deutlich. Es muß jedoch auf eine gewisse individuelle Variabilität der Hirngestalt in Abhängigkeit vom Alter während der frühen postnatalen Ontogenese hingewiesen werden. In beiden Geschlechtern fanden sich teilweise Gehirne von 6 Tage alten Tieren, welche in der Gestalt weitgehend an neonate Verhältnisse erinnern. Andererseits hatte ein neonates männliches Exemplar (Präp. Nr. 2519) ein Gehirn im Entwicklungszustand etwa 5 Tage alter Farmnerze. Diese Variabilität ist zweifellos auf die unterschiedliche Länge der Tragzeit bei Farmnerzen zurückzuführen und auf Unterschiede in der Wurfgröße. Bei *Mustela vison* f. dom. werden im Durchschnitt 48—50 Tage nach der Kopulation 4—6 Junge geboren. Die Länge der Tragzeit kann jedoch um mehrere Tage variieren, und die Wurfgröße kann im Extrem bis zu 12 Jungen betragen (Keller 1941). Am vorliegenden Material sind Beziehungen zwischen der Länge intrauteriner Entwicklung und neonater Hirngestalt nicht zu bewerten, da der Geburtszeitpunkt als Vergleichsparameter gewählt wurde. Der Einfluß der Wurfgröße auf die neonate Hirngestalt mag an dem einen Beispiel des männlichen Tieres (Präp. Nr. 2519) deutlich werden. Alle anderen juvenilen Stadien entstammen größeren Würfen, dieses eine Exemplar mit weiter entwickeltem Gehirn entstammt einem Wurf mit nur 2 Jungen. Trotz solcher Unsicherheiten können die aufgezeigten Ergebnisse zur postnatalen Hirnentwicklung beim Farmnerz als typisch für diese Art gelten. Sie sollen im Folgenden diskutiert und mit Ergebnissen an anderen arctoiden Raubtieren verglichen werden.

Diskussion

Die Untersuchungen der postnatalen Hirnontogenese beim Farmnerz haben in mancher Hinsicht unerwartete Befunde ergeben, aber auch solche, welche sich in bisherige Vorstellungen erweiternd eingliedern lassen. Als ein besonderes Ergebnis soll zunächst die Feststellung von Hirngewichtsabnahmen während der subadulten Entwicklungsphase diskutiert werden. Von vornherein ist jedoch hervorzuheben, daß auf derzeitigem Wissensstand nur Möglichkeiten zur Erklärung dieses Befundes aufgezeigt werden können. Weiterführende Untersuchungen an erweitertem Material und mit anderen Methoden erscheinen daher in Zukunft geboten.

Hirngewichtsabnahmen in der Ontogenese sind bei Vögeln bekannt. Dort sind sie

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

in erster Linie auf Entquellung der Gehirne in Verbindung mit nach innen orientierter Pneumatisierung der Schädeldecke zurückzuführen (Stork 1967). Demgegenüber finden sich bei Säugetieren kaum Hinweise, welche Gewichtsabnahmen der Gesamthirne in der subadulten Entwicklungsphase andeuten. Reduktionen der Hirngröße zum Winter erwähnt Pucek (1965) bei Soriciden. Sie gehen mit „Schädeldepressionen" einher, sind jedoch im anschließenden Sommer wieder rückläufig. Solche saisonal bedingten Hirngewichtsschwankungen erscheinen mit den Ergebnissen an Farmnerzen nicht vergleichbar. Ferner sind nach Frick (mündl. Mitt.) bei juvenilen Pavianen gegenüber adulten signifikant größere Hirnschädelkapazitäten nachweisbar. An den Gehirnen selbst liegen keine Untersuchungen vor. Bei *Cercopithecus aethiops* haben sich Hirngewichtsabnahmen im subadulten Alter nicht ergeben (Kretschmann et al. 1971). Gleichermaßen zeigen ontogenetische Untersuchungen an anderen Säugetierarten ähnliche Resultate (Kretschmann et al. 1974, 1975) wie an *Procyon c. cancrivorus* (Kruska 1975). Ein maximales Hirngewicht wird postnatal zwar unterschiedlich früh erreicht, dann aber im Adultstadium beibehalten. Bekanntlich sind erst später Altersinvolutionen nachweisbar. Für einzelne Hirnteile gilt in der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Fälle das gleiche. Allerdings wird bei subadulten Albinomäusen ein ontogenetisches „Überschußwachstum" für den Neocortex und den Hippocampus wahrscheinlich (Kretschmann und Wingert 1971). Der vorliegende morphologische Vergleich der Gehirne unterschiedlich alter Farmnerze deutet ebenfalls auf Größenabnahmen des Neocortex zwischen dem 70. und 222. postnatalen Tag hin. Zilles et al. (1976 a, 1976 b) weisen ferner bei der Albinomaus frühe ontogenetische Größenabnahmen der limbischen Kerngebiete Nucleus habenulae und Nucleus medialis corporis mamillaris nach. Darüber hinaus ergeben Neuronenzählungen insbesondere in Kerngebieten von Hirnnerven bei mehreren Arten frühe ontogenetische Abnahmen der Zellzahl in unterschiedlichem Ausmaß (Zilles und Wingert 1973; Zilles et al. 1974; Grzibiela und Jersch 1975). Die biologische Bedeutung dieser Reduktionen muß jedoch vorerst ungeklärt bleiben. Insgesamt stellen die Abnahmen der Gesamthirngewichte bei Farmnerzen zwischen dem 5. und 7. Lebensmonat eine Besonderheit dar. Diese mag artspezifisch sein. Zukünftige Untersuchungen an anderen *Mustela*-Arten können weiteren Aufschluß darüber erbringen. Ferner ist die stoffliche Zusammensetzung juveniler und adulter Farmnerzgehirne zu prüfen und gleichermaßen die ontogenetische Schädelentwicklung.

Quantitative Änderungen der Hirngröße deuten in einer ersten Orientierung auf Änderungen der gesamten zentralnervösen Leistungskapazität hin. Es sind deshalb Parallelen zwischen Hirn- und Verhaltensontogenese anzustreben. Bei *Procyon c. cancrivorus* hat sich gezeigt, daß mit dem Erreichen der Hirnendgröße eine Loslösung der Jungtiere vom Mutterverband einhergeht. Die reine Nestlingszeit ist beendet, und ein zunehmendes Erkundungsverhalten gegenüber der Umwelt setzt ein (Kruska 1975; Löhmer 1976). Farmnerze sind demgegenüber als Haustiere zu bewerten (Herre und Röhrs 1973). Sie werden in Käfigen gehalten und auf Pelzqualität selektioniert. Den Züchtern wird empfohlen Jungtiere im Alter von 50 bis 70 Tagen vom Muttertier abzusetzen, aber: „In der Freiheit kommen wohl Rüden und Fähen nur zur Paarung zusammen, und Mutter und Kind trennen sich nach 4–5 Monaten" (Keller 1941, S. 16). Der Zeitpunkt der Trennung von der Mutter fällt bei Nerzen demnach ebenfalls etwa zusammen mit dem Zeitpunkt, an welchem ein maximales Hirngewicht erreicht ist. Im Unterschied zu Krabbenwaschbären werden aber bei jungen Farmnerzen in den darauffolgenden 2 Monaten Hirngewichtsabnahmen festgestellt. Es erhebt sich daher die Frage, ob möglicherweise die ontogenetischen Hirngewichtsminderungen funktionell zu interpretieren sind, etwa als modifikative Beeinflussung des Gehirns infolge spezieller domestikationsbedingter Umweltände-

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

rung. Gerade bei solchen Arten mit extrem geringem Reifegrad der Gehirne zum Zeitpunkt der Geburt und mit langer extrauteriner Ontogenesephase könnten sich Auswirkungen von exogenen Faktoren auf die Hirnentwicklung ergeben (Kretschmann et al. 1974). Weiterführende cytoarchitektonische Analysen und Nervenzellzählungen im „kritischen Alter" sowie experimentelle Studien an Farmnerzen werden notwendig.

Abgesehen von solchen speziellen Problemen, deren endgültige Klärungen noch ausstehen, sind die weiteren Ergebnisse der postnatalen Hirnentwicklung von *Mustela vison* f. dom. sicherer zu bewerten. Das extreme Nesthockertum dieser Art wird an der Hirnontogenese in besonderer Weise offenkundig. Ein außerordentlich geringer Entwicklungsgrad zum Zeitpunkt der Geburt und eine nachgeburtliche Retardation des Hirnwachstums liefern dafür Beweis genug. Die neonate Hirngestalt von *Mustela vison* f. dom. ist für placentale Säugetiere ungewöhnlich gering entwickelt. Sie läßt auf ein stärkeres Nesthockertum schließen als bei *Procyon c. cancrivorus* und bei *Ursus arctos*. Den Vermehrungsfaktoren zufolge ergibt sich aber folgende Rangordnung von geringem zu extremem Nesthockertum: *Procyon c. cancrivorus* (VF = 14) *Mustela vison* f. dom. (VF = 25), Ursiden (VF = 38–58). In Zusammenhang

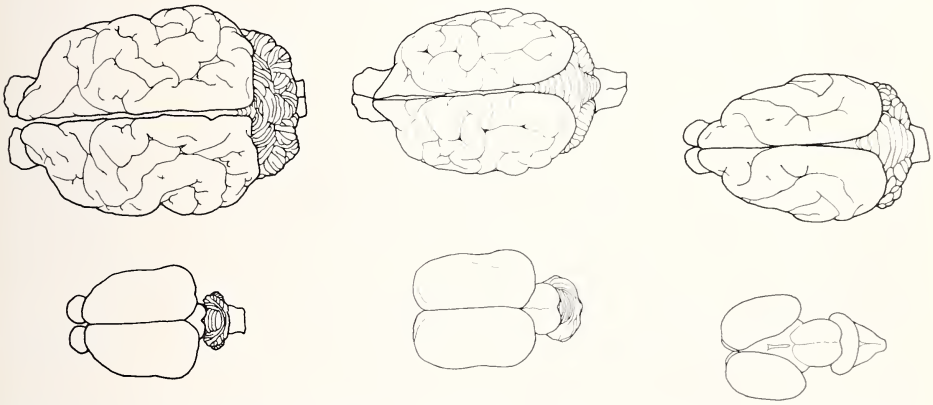

Abb. 7. Gegenüberstellung von Gehirnen neonater und adulter arctoider Raubtiere in Dorsalansicht. *Links: Ursus arctos* (oben nach Brauer und Schober 1970, unten nach Starck 1956); *Mitte: Procyon c. cancrivorus* (nach Kruska 1975); *rechts: Mustela vison* f. dom.

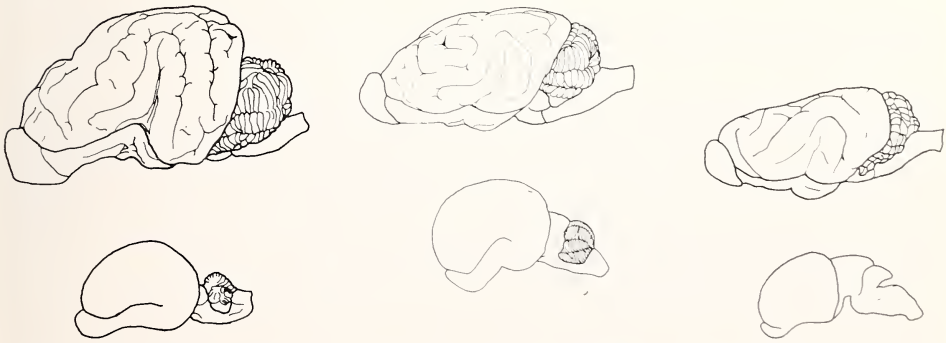

Abb. 8. Gegenüberstellung von Gehirnen neonater und adulter arctoider Raubtiere in Lateralansicht. *Links: Ursus arctos* (oben nach Brauer und Schober 1970, unten nach Starck 1956); *Mitte: Procyon c. cancrivorus* (nach Kruska 1975); *rechts: Mustela vison* f. dom.

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

mit den einleitend erwähnten Beziehungen zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Hirnentwicklung ergibt sich folgende Gegenüberstellung neonater und adulter Hirngestalt bei jeweils einem Vertreter dreier Familien der arctoiden Raubtiere (Abb. 7, 8): Den ähnlich hoch cerebralisierten Gehirnen adulter Bären und Krabbenwaschbären entsprechen neonate Hirngestalten von zwar embryonalem, aber vergleichsweise gleichartigem Aussehen. Demgegenüber sind Farmnerze geringer cerebralisiert, und zum Zeitpunkt der Geburt sind ihre Gehirne von noch geringerem Reifegrad. Weder Bären noch Waschbären sind deshalb allein als Ausnahme der Präzedenz-Regel von PORTMANN zu bewerten. Aus den Gegenüberstellungen in Abb. 7 und 8 ergibt sich vielmehr innerhalb der Arctoidea ein eindrucksvolles und deutliches Beispiel für diese regelhaften Beziehungen zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Hirnentwicklung bei Säugetieren.

Danksagungen

An dieser Stelle möchte ich dem seinerzeit komm. Leiter der Bundesforschungsanstalt für Kleintierzucht in Celle, Herrn Prof. Dr. HANS CHRISTOPH LÖLIGER für das Entgegenkommen danken, aus dem Farmnerzbestand der Forschungsanstalt Material zusammenzustellen, dem Tierpfleger, Herrn WERNER KATZAN für die Buchführung zu den Altersangaben der Tiere. Weiterhin möchte ich dem Zoologischen Präparator, Herrn RÜDIGER BRÜNING und der Technischen Assistentin, Frl. ELISABETH ENGELKE für tatkräftigen Einsatz bei der Materialbeschaffung und bei der Präparation der Tiere danken.

Zusammenfassung

An 119 Gehirnen von männlichen und weiblichen Farmnerzen in unterschiedlichem postnatalen Alter von 1/2 Tag bis 5 1/2 Jahren wird die Hirnentwicklung charakterisiert. Analysen der Beziehungen zwischen Körpergewicht, Hirngewicht und Alter weisen auf nachgeburtliche Verzögerungen von Körper- und Hirnwachstum bis zum 3./4. Tag hin. Erst dann setzt ein rapider Entwicklungsschub ein. Im Alter zwischen 5 und 7 Monaten nimmt das Hirngewicht in beiden Geschlechtern um 14 % bzw. 18 % ab. Dieses Phänomen wird im Zusammenhang mit möglichen Unterschieden in der stofflichen Zusammensetzung juveniler und adulter Gehirne und in Verbindung mit Domestikationsauswirkungen diskutiert.

Die postnatalen Umformungsprozesse der Hirngestalt werden an einer Entwicklungsreihe vergleichend beschrieben. Gehirne von neonaten Farmnerzen haben einen extrem geringen Reifegrad. Sie erinnern an Embryonalstadien anderer Säugetiere, jedoch in noch stärkerem Maß als von Vertretern der Ursiden und Procyoniden bekannt. Diese Tatsache und der hohe Vermehrungsfaktor von 25 kennzeichnen Farmnerze als extreme Nesthocker. Gegenüberstellungen von neonater mit adulter Hirngestalt bei jeweils einem Vertreter der Ursiden, Procyoniden und Musteliden bestätigen die Präzedenz-Regel von PORTMANN innerhalb der arctoiden Carnivora.

Summary

On the postnatal development of the brain of the farm mink Mustela vison f. dom. (Mustelidae; Mammalia)

In 119 brains of male and female farm minks at different postnatal age from 1/2 day to 5 1/2 years the development of the central nervous system is characterized. The analysis of the relations between body weight, brain weight and age points to postnatal retardation in growth of both, body and brain, until the 3./4. day. Not till then a rapid increase of development can be observed. At the age between 5 and 7 months the brain weight decreases in male and female farm minks by 14 % and 18 % respectively. This phenomenon is discussed in connection with possible differences in biochemical composition between juvenil and adult brains and in connection with effects due to domestication.

Furthermore postnatal morphogenesis of the brain is described at different stages of development. Brains of neonate farm minks show an extraordinary inferior degree of development. These brains resemble earlier embryonic stages of other placental mammals. This fact and a multiplication factor as high as 25 characterizes farm minks as extreme insessorial mammals. Confrontations of neonate and adult brains of some ursid, procyonid and mustelid species confirm the rule of precedence described by PORTMANN (1962) within the group of arctoid carnivors.

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

Literatur

Brauer, K.; Schober, W. (1970): Katalog der Säugetiergehirne. Jena: Fischer.

Grzibiela, G.; Jersch, W. (1975): Qualitative und quantitative Untersuchungen des Nucl. n. hypoglossi an einer ontogenetischen Reihe von männlichen *Tupaia belangeri*. J. Hirnforsch. **16**, 415—438.

Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere — zoologisch gesehen. Stuttgart: Fischer.

Keller, A. (1941): Die Nerzzucht. 2. Aufl., München: Mayer.

Kretschmann, H.-J.; Wingert, F. (1971): Computeranwendungen bei Wachstumsproblemen in Biologie und Medizin. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.

Kretschmann, H.-J.; Schleifenbaum, L.; Wingert, F. (1971): Quantitative studies on the postnatal development of the Central Nervous System of *Cercopithecus aethiops*. Proc. 3rd. int. Congr. Primat., Zurich 1970, **1**, 108—114.

Kretschmann, H.-J.; Wingert, F.; Zilles, K. (1974): Biometrische Untersuchungen über die Hirnentwicklung bei *Tupaia belangeri*. Verh. Anat. Ges. **68**, 389—397.

Kretschmann, H.-J.; Schleicher, A.; Wingert, F.; Zilles, K. (1975): Wachstumsparameter des Hirns und seiner Regionen bei Albinomaus, *Tupaia belangeri* und SPF-Katze. Verh. Anat. Ges. **69**, 517—525.

Kruska, D. (1975): Über die postnatale Hirnentwicklung bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae; Mammalia). Z. Säugetierkunde **40**, 243—256.

Löhmer, R. (1976): Zur Verhaltensontogenese bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae). Z. Säugetierkunde **41**, 42—58.

Mangold-Wirz, K. (1966): Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien. Acta anat. (Basel) **63**, 449—508.

Portmann, A. (1962): Cerebralisation und Ontogenese. Med. Grundlagenforsch. **4**, 1—62.

Pucek, M. (1965): Water contents and seasonal changes of the brain-weight in Shrews. Acta Theriol. **10**, 353—367.

Schleifenbaum, Chr. (1973): Untersuchungen zur postnatalen Ontogenese des Gehirns von Großpudeln und Wölfen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **141**, 179—205.

Schumacher, U. (1963): Quantitative Untersuchungen an Gehirnen mitteleuropäischer Musteliden. J. Hirnforsch. **6**, 137—163.

Starck, D. (1956): Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit anderen Carnivoren. Säugetierkdl. Mitt. **4**, 21—27.

— (1975): Embryologie. 2. Aufl., Stuttgart: Thieme.

Stork, H.-J. (1967): Zur Pneumatisation der Schädeldecke bei juvenilen Drosseln. Zool. Anz. **179**, 340—354.

Thiede, U. (1966): Zur Evolution von Hirneigenschaften mitteleuropäischer und südamerikanischer Musteliden. I. Innerartliche Ausformung und zwischenartliche Unterschiede äußerlich sichtbarer Merkmale. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **4**, 318—377.

— (1973): Zur Evolution von Hirneigenschaften mitteleuropäischer und südamerikanischer Musteliden. II. Quantitative Untersuchungen an Gehirnen südamerikanischer Musteliden. Z. Säugetierkunde **38**, 208—215.

Weidemann, W. (1977): Zur Cerebralisation von Procyoniden und Ursiden. Z. Säugetierkunde (im Druck).

Zilles, K.; Wingert, F. (1973): Quantitative studies of the development of the fresh volumes and the number of neurons of the nucl. n. oculomotorii of white mice during ontogenesis. Brain Res. **56**, 63—75.

Zilles, K.; Kretschmann, H.-J.; Wingert, F. (1974): Biometrische Analyse der Neuronenanzahl des Nucl. n. oculomotorii und des Nucl. n. trochlearis einer ontogenetischen Reihe von *Tupaia belangeri*. Verh. Anat. Ges. **68**, 339—408.

Zilles, K.; Schleicher, A.; Wingert, F. (1976 a): Quantitative Analyse des Wachstums der Frischvolumina limbischer Kerngebiete im Diencephalon und Mesencephalon einer ontogenetischen Reihe von Albinomäusen. I. Nucleus habenulare. J. Hirnforsch. **17**, 1—10.

— (1976 b): Quantitative Analyse des Wachstums der Frischvolumina limbischer Kerngebiete im Diencephalon und Mesencephalon einer ontogenetischen Reihe von Albinomäusen. II. Corpus mamillare. J. Hirnforsch. **17**, 11—20.

Anschrift des Verfassers: Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: 42

Autor(en)/Author(s): Kruska Dieter

Artikel/Article: Über die postnatale Hirnentwicklung beim Farmnerz Mustela vison f. dorn. (Mustelidae; Mammalia) 240-255