

RALF ANGST

Beitrag zur Kenntnis des Hirnschädelsvolumens bei Tupaiiden und der Variabilität der Schädelmaße von *Tupaia glis* (Mammalia: Scandentia)

Abstract

Contribution to the knowledge of the cranial capacity in tupaiids.

The endocranial volume is determined in several tupaiid species. It averages 4,1 cm³ in 16 specimens of *Urogale everetti* and 3,1 cm³ in 35 specimens of *Tupaia glis*. In addition measurements of the skull of *Tupaia glis* are listed to show the variability.

Autor

Dr. R. ANGST, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 39 49, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

Die viel diskutierte Problematik der verwandtschaftlichen Stellung der Tupaiiden wird durch SIMPSON (1945) charakterisiert. Er bezeichnete die Spitzhörnchen als die primatenähnlichsten Insektenfresser oder als die in-sektivorenähnlichsten Primaten. Seine Entscheidung, die Tupaiiden in die Unterordnung Lemuriformes einzugliedern, blieb umstritten (REMANE 1961). Sie wurde in erster Linie getragen durch die gefolgerte Erkenntnis, daß sich die Spitzhörnchen von derselben Stammeslinie ableiten, die auch zu den Primaten führt (LE GROS CLARK 1925). Gestützt wurde sie durch zahlreiche Ähnlichkeiten der Tupaiiden mit Primaten, die CARLSSON (1922) und LE GROS CLARK (1925, 1934) herausgestellt hatten. Das Interesse, das die Primatologie in der Folgezeit den Tupaiidae entgegenbrachte, wurde hierdurch wesentlich gefördert.

Eine grundlegende kritische Diskussion über die Bewertung der Merkmale aus primatologischer Sicht verdanken wir FIEDLER (1956). Inzwischen sind jedoch alle gemeinsamen Ähnlichkeiten nachuntersucht worden und VAN VALEN (1965) unterstreicht, daß es zur Einschätzung der phylogenetischen Verwandtschaft der Spitzhörnchen notwendig ist, vielseitige weiterreichende Eutheria-Formen über die Primaten hinaus einzubeziehen. Er kommt zum Ergebnis, daß die meisten Ähnlichkeiten am Schädel und Gebiß zwischen Tupaiiden und lebenden Primaten als Folge beibehaltener Primitivmerkmale oder konvergenter Entwicklung aufzufassen sind. Dies bekräftigt auch die Analyse zahlreicher Bereiche der Weichteil-anatomie (LUCKETT 1980). Wichtige Unterschiede im Bau der Fetalmembranen, der Plazentation und der Embryogenese sowie auch im Verhalten verbieten eine Zuordnung zu den Primaten (THENIUS 1979, vgl. STRAUSS 1942). Die Tupaiiden sind offenbar

durch charakteristische Merkmale gekennzeichnet, die sie weder mit den Primates noch mit den Dermoptera, Chiroptera oder Insectivora und Macroscelidea teilen. Es erscheint nach den vorliegenden Befunden berechtigt, daß die Tupaias in einer gesonderten Ordnung geführt werden, wie es REMANE (1961) schon in der Vergangenheit vorschlug. So fand die Empfehlung BUTLERS (1972), den Spitzhörnchen die von WAGNER (1855) zunächst als Familie aufgestellte Ordnung Scandentia einzuräumen, bei vielen Autoren Anerkennung (vgl. LUCKETT 1980, STARCK 1978, 1979, THENIUS 1979). Es gibt jedoch keine rezente Säugergruppe, die den Ahnen der Primates ähnlicher ist als die Tupaiidae, und die Primates können in ihrer Evolution an Insectivora und Scandentia angeschlossen werden (STARCK 1978). Dies rechtfertigt den bedeutenden Rang, den die Tupaiidae im Bereich der primatologischen Forschung einnehmen. Die Primatenkunde wiederum erstrebt als zentrale Aufgabe die Klärung der Sonderstellung von *Homo* durch die Analyse der rezenten Nachkommen seiner Tierahnen.

Am menschlichen Schädel ist die Entfaltung des Neurocraniums eines der wichtigsten, wenn nicht das bedeutendste Merkmal (SALLER 1959). Sie kann am besten durch die Volumenmessung des Cavum cranii beurteilt werden. Für die unterschiedlichen *Homo*-Rassen wie auch für Pongiden (ANGST 1976) liegen zahlreiche Angaben über die Kapazität des Hirnschädels vor. Zu Vergleichen notwendig, aber spärlicher bekannt, sind dagegen Messungen bei den übrigen simischen Primaten. Von den basalen Gruppen hat man kaum Maßangaben aus Schädelserien. Deshalb sollen hier einige Werte des Hirnschädelsvolumens von Tupaiiden bekanntgegeben werden. Der Endocranialraum wurde in jeweils mehreren Meßvorgängen mit feinem Sand ausgefüllt und dessen Volumen mit Hilfe eines Meßzylinders ermittelt.

Urogale everetti

Eine kleine Serie von *Urogale everetti* (THOMAS, 1892) wird in den Sammlungen des Naturmuseums und Forschungsinstituts Senckenberg in Frankfurt aufbewahrt. Alle Tiere wurden in der Zeit von September bis November 1965 bei den Katanglad Mountains in der Provinz Bukidnon auf Mindanao, Philippinen,

Tabelle 1. Schädelmaße von *Tupaia glis* ♂♂

	adult					jungadult					
	Anzahl der Individuen	Mittelwert	Minimum	Maximum	Streuung	Anzahl der Individuen	Mittelwert	Minimum	Maximum	Streuung	
Hirnschädelkapazität	12	3,11	3,0	3,3	0,10	9	3,14	2,8	3,4	0,18	
Größte Schädellänge (pr – i)	16	50,38	46,4	53,0	1,81	11	48,60	47,5	51,3	1,19	
Condylbasallänge	18	47,48	45,4	50,4	1,74	11	46,16	44,6	49,3	1,33	
Prosthion – Basion (pr – ba)	18	44,08	40,6	46,7	1,54	11	42,82	41,3	45,8	1,23	
Größte Rostrumbreite über Molaren	19	16,38	15,1	17,4	0,61	12	15,82	15,2	17,0	0,57	
Kleinste Rostrumbreite zwischen I ₂ und C	19	7,15	6,6	7,7	0,36	12	6,92	6,2	7,6	0,42	
Größte Hirnschädelbreite	19	19,02	17,7	19,6	0,46	9	18,65	17,4	19,6	0,59	
Kleinste Interorbitalbreite	19	14,16	12,6	15,1	0,75	11	13,39	13,0	14,0	0,34	
Jochbogenbreite	19	26,40	24,4	28,7	1,17	12	24,61	21,8	26,4	1,34	
Orbitadurchmesser Höhe	links	19	9,86	9,6	10,5	0,23	11	9,62	9,4	9,8	0,15
	rechts	18	9,88	9,6	10,6	0,25	11	9,60	9,4	9,8	0,15
Orbitadurchmesser Breite	links	19	10,55	10,0	11,4	0,35	11	10,30	10,0	10,5	0,18
	rechts	18	10,60	10,0	11,4	0,35	11	10,29	9,9	10,5	0,19
Mastoidbreite	19	18,03	16,6	19,3	0,62	11	17,81	16,9	18,9	0,55	
Länge Foramen magnum	15	6,38	6,1	6,8	0,21	11	6,34	5,9	6,7	0,23	
Breite Foramen magnum	17	7,05	6,6	7,5	0,26	11	7,04	6,8	7,5	0,22	
Gesamte Zahnreihenlänge OK	links	18	26,07	24,2	28,6	1,29	10	24,88	24,0	26,4	0,74
	rechts	17	26,02	24,1	28,6	1,25	10	24,77	23,7	26,3	0,82
P ₂ – M ₃ OK	links	17	15,41	14,5	16,4	0,53	3	15,63	15,3	16,0	0,35
	rechts	16	15,28	14,5	16,4	0,47	3	15,60	15,2	16,2	0,52
M ₁ – M ₃ OK	links	18	8,78	8,3	9,5	0,32	11	8,54	8,1	9,4	0,44
	rechts	17	8,72	8,2	9,5	0,35	11	8,60	8,1	9,4	0,40
Infradentale – Gelenkfortsatz UK	links	19	34,16	31,3	36,0	1,43	11	32,80	30,2	34,8	1,20
	rechts	19	34,19	31,3	36,0	1,42	12	32,71	30,2	34,8	1,15
Proc. muscularis – Proc. angularis UK	links	20	13,75	12,1	15,3	0,80	10	13,30	12,1	14,5	0,81
	rechts	20	13,71	11,9	15,5	0,92	11	13,41	12,2	14,6	0,67
M ₁ – M ₃ UK	links	19	9,56	8,9	10,1	0,35	11	9,51	8,8	10,1	0,39
	rechts	18	9,55	8,8	10,2	0,47	11	9,55	8,8	10,2	0,40

durch H. BREGULLA gesammelt. Schädel- und Körpermaße der Serie und deren Variabilität wurden von ANGST & MANN (1971) mitgeteilt.

Das arithmetische Mittel des Hirnschädelvolumens für 10 adulte ♂♂ beträgt 4,22 cm³. Die Einzelmessungen lauten 3,8; 3,9; 4,0; 4,2; dreimal 4,3; 4,4 und zweimal 4,5 cm³. Bei zwei gerade erwachsenen ♀♀ faßt das Cavum cranii 4,1 und 4,2 cm³. Vier männliche Jungtiere haben noch Milchzähne. Bis auf einen Fall sind bei ihnen jedoch die Dauermolaren schon vorhanden. Ihre Kapazitätswerte liegen im Mittel bei 3,85 cm³, im einzel-

nen: 3,7; zweimal 3,8 und 4,1 cm³.

Demnach besitzen die vier Jungtiere von *Urogale* im Gegensatz zu der mir zur Verfügung stehenden Serie von *Tupaia glis* absolut im Mittel niedrigere Werte als die Erwachsenen. Wenn man jedoch relative Maße betrachtet und die dritte Wurzel der Hirnschädelkapazität in Prozent eines die Körpergröße des Tieres kennzeichnenden Maßes – im vorliegenden Falle der Kopf-Rumpf-Länge – ausdrückt, so liegt der relative Wert mit 9,02 über den adulten ♂♂ (Index 8,09) und ♀♀ (Index 8,07).

Tabelle 2. Schädelmaße von *Tupaia glis* ♀♀

	Anzahl der Individuen	adult				jungadult					
		Mittelwert	Minimum	Maximum	Streuung	Mittelwert	Minimum	Maximum	Streuung		
Hirnschädelkapazität	8	3,16	2,8	3,5	0,22	6	3,08	2,9	3,3	0,17	
Größte Schädelhöhe (pr – i)	15	49,42	44,7	51,8	2,22	6	48,55	46,4	50,3	1,64	
Condylbasallänge	16	46,97	44,1	49,1	2,03	6	46,11	43,9	47,6	1,49	
Prosthion – Basion (pr – ba)	16	43,49	40,2	45,2	1,81	6	42,66	41,0	44,1	1,30	
Größte Rostrumbreite über Molaren	21	16,36	15,0	17,3	0,76	6	15,98	15,4	16,6	0,53	
Kleinste Rostrumbreite zwischen I ₂ und C	21	6,68	6,2	7,3	0,37	6	6,78	6,3	7,4	0,42	
Größte Hirnschädelbreite	17	19,09	17,6	20,0	0,67	6	18,71	18,0	19,2	0,43	
Kleinste Interorbitalbreite	17	13,37	12,0	14,1	0,60	6	12,93	12,4	13,4	0,43	
Jochbogenbreite	19	25,52	23,1	26,9	1,33	6	23,75	22,7	24,8	0,80	
Orbitadurchmesser Höhe	links	16	9,90	9,2	10,3	0,28	6	9,80	9,6	10,0	0,18
	rechts	18	9,91	9,2	10,3	0,29	6	9,83	9,6	10,1	0,20
Orbitadurchmesser Breite	links	17	10,39	9,7	10,9	0,35	6	10,36	10,0	10,8	0,25
	rechts	18	10,40	9,7	10,8	0,32	6	10,36	9,9	10,7	0,26
Mastoidbreite	19	18,07	16,7	19,2	0,73	6	17,73	17,2	18,2	0,41	
Länge Foramen magnum	15	6,49	6,0	7,2	0,33	6	6,48	6,0	6,9	0,38	
Breite Foramen magnum	17	7,27	6,7	7,8	0,31	6	7,11	6,7	7,4	0,24	
Gesamte Zahnreihenlänge OK	links	20	25,97	23,7	28,1	1,32	5	24,52	22,4	25,5	1,33
	rechts	19	26,03	23,6	28,0	1,34	5	24,56	22,5	25,5	1,28
P ₂ – M ₃ OK	links	20	15,32	14,1	16,2	0,69	3	15,43	15,4	15,5	0,05
	rechts	18	15,31	14,1	16,2	0,71	3	15,43	15,4	15,5	0,05
M ₁ – M ₃ OK	links	20	8,73	8,0	9,4	0,45	4	8,60	8,4	8,8	0,18
	rechts	19	8,74	8,0	9,4	0,46	4	8,65	8,4	8,8	0,18
Infradentale – Gelenkfortsatz UK	links	21	33,68	31,0	35,8	1,46	6	32,48	30,4	34,0	1,44
	rechts	21	33,69	31,0	35,8	1,44	6	32,45	30,5	33,9	1,35
Proc. muscularis – Proc. angularis UK	links	20	13,60	10,8	14,7	1,14	6	13,23	12,0	14,1	0,70
	rechts	20	13,71	11,9	14,8	0,98	6	13,36	12,4	13,9	0,54
M ₁ – M ₃ UK	links	21	9,58	8,7	10,1	0,38	6	9,60	9,2	10,1	0,28
	rechts	21	9,59	8,7	10,1	0,39	6	9,63	9,2	10,2	0,33

Tupaia glis

Das Material entstammt den von Dr. W. SPATZ und Prof. Dr. H. SPRANKEL ehemals im Max-Planck-Institut für Hirnforschung in Frankfurt gesammelten Serien. Es geht auf Importe aus Thailand vor allem in den sechziger Jahren zurück.

Die Bestimmung der Artzugehörigkeit der Schädel ist nicht problemlos, unterschiedlich doch noch LYON (1913) über 30 Arten innerhalb der Gattung *Tupaia*, die von NAPIER & NAPIER (1967) auf 10 Spezies mit 71 Subspezies, von denen allein 49 der Art *Tupaia glis* zufallen, reduziert wurden. Schon bei den ersten 1956 eingeführten

Tieren (SPRANKEL 1961) war die Artbestimmung nicht ganz sicher (HOFER 1957), wurde aber mit *Tupaia glis* (DIARD 1820) angegeben. Bei der Veröffentlichung von Material gleicher Herkunft spricht STARCK (1978, 1979) von *Tupaia belangeri*. Im Anschluß an ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1966) und NAPIER & NAPIER (1967) wird in der vorliegenden Studie jedoch *Tupaia belangeri* als Subspezies der Art *Tupaia glis* aufgefaßt.

Die Hirnschädelkapazität konnte an 35 Individuen gemessen werden, für die sich ein Mittelwert von 3,12 cm³ errechnen läßt. Dieses Schädelmaterial gliedert sich in 21 männliche und 14 weibliche Tiere. 9 der männlichen

und 6 der weiblichen Cranien sind noch nicht voll erwachsen. Sie besitzen im Gebißbereich der Incisiven und Prämolaren noch Milchzähne oder eruptierende permanente Zähne. Die Molaren sind jedoch durchgebrochen. Die Messungen zeigen, daß in diesem Alter absolut das Endocranialvolumen der erwachsenen *Tupaia*s erreicht ist. Auch bei adulten Tieren unterscheiden sich die Meßwerte beider Geschlechter nicht wesentlich.

In Tabelle I sind die Volumenwerte der ♂♂ und in Tabelle II der ♀♀ in jeweils zwei Altersgruppen zusammengefaßt. Zusätzlich werden zur Kennzeichnung der Variabilität bei *Tupaia glis* die wichtigsten Streckenmaße des Schädels von Tieren der gleichen Serien angegeben. Deren Messung erfolgte nach der bei ANGST & MANN (1971) beschriebenen Methode. Auch hier zeigen sich keine bedeutenden Abweichungen von Maßen erwachsener ♂♂ und ♀♀.

Aus der Monographie LYONS dürften die Maße „condylo-basal-length“, „zygomatic width“ und „width of braincase“ den entsprechenden Maßen aus Tabelle I und II vergleichbar sein. LYON begnügt sich mit geringer Meßgenauigkeit, doch bewegen sich die Meßwerte meiner Tabellen im wesentlichen innerhalb der von ihm aufgezeigten Variabilität verschiedener Unterarten von *Tupaia glis* bzw. *Tupaia belangeri*.

Tupaia javanica* und *Tupaia palawanensis

Ein erwachsener männlicher Schädel von *Tupaia javanica* HORSFIELD 1821 im Forschungsinstitut Senckenberg (SMF No. 12 506), gesammelt 1927 auf Bali von R. MERTENS, hat ein Hirnschädelsvolumen von 2,3 cm³

Zwei Cranien von *Tupaia palawanensis* THOMAS 1894 im gleichen Institut wurden 1965 auf Palawan, Philippinen, durch H. BREGULLA erbeutet. Beide Schädel tragen im Frontgebiß noch Milchzähne, doch sind die permanenten Molaren eruptiert. Die Schädelkapazität beträgt bei einem ♂ (SMF No. 25 978) 2,7 cm³ und bei einem mutmaßlichen ♀ (SMF No. 25 977) 3,1 cm³

Mein Dank für Unterstützung mit Schädelmaterial gilt den Herren Dr. H. FELTEN, Frankfurt, Dr. W. SPATZ, Freiburg, und Prof. Dr. H. SPRANKEL, Gießen.

Literatur

- ANGST, R. (1976): Das Endocranialvolumen der Pongiden (Mammalia: Primates). – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **35**: 181–188; Karlsruhe.
- ANGST, R. & MANN, P. (1971): Zur Variabilität von *Urogale everetti*. – Folia primat., **15**: 148–158; Basel, München, Paris, London, New York, Sydney.
- BUTLER, P. M. (1972): The problem of insectivore classification. (In:) JOYSEY, K. A. & KEMP, T. S. (Edit.) Studies in vertebrate evolution: 253–265; Edinburgh.
- CARLSSON, A. (1922): Über die Tupaiidae und ihre Beziehungen zu den Insectivora und den Prosimiae. – Acta zool., **3**: 227–270; Stockholm.
- ELLERMAN, J. R. & MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1966): Checklist of palearctic and Indian mammals 1758–1946. – 2nd Edition, 810 S.; London.
- FIEDLER, W. (1956): Übersicht über das System der Primates. (In:) HOFER, H., SCHULTZ, A. H. & STARCK, D. (Edit.) Primatologia Bd. 1: 1–266; Basel/New York.
- HOFER, H. (1957): Über das Spitzhörnchen. – Natur und Volk, **87**: 145–155; Frankfurt.
- LE GROS CLARK, W. E. (1925): On the skull of *Tupaia*. – Proc. zool. Soc.: 559–567; London.
- LE GROS CLARK, W. E. (1934): Early forerunners of man. A morphological study of the evolutionary origin of the primates: xvi + 296 S.; London.
- LUCKETT, W. P. (1980): The suggested evolutionary relationships and classification of tree shrews. (In:) LUCKETT, W. P. (Edit.) Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews: 3–31; New York/London.
- LYON, M. W. (1913): Tree shrews: An account of the mammalian family Tupaiidae. – Proc. U. S. nat. Mus. **45**, No. 1976: 1–188; Washington.
- MARTIN, R. & SALLER, K. (1959): Lehrbuch der Anthropologie, Bd. II, 1574 S.; Stuttgart.
- NAPIER, J. R. & NAPIER, P. H. (1967): A handbook of living primates. – 456 S.; London/New York.
- REMANE, A. (1961): Probleme der Systematik der Primaten. – Z. wiss. Zool., **165**: 1–34; Leipzig.
- SIMPSON, G. G. (1945): The principle of classification and a classification of mammals. – Bull. Americ. Mus. nat. Hist., **85**: 1–350; New York.
- SPRANKEL, H. (1961): Über Verhaltensweisen und Zucht von *Tupaia glis* (DIARD, 1820) in Gefangenschaft. – Z. wiss. Zool., **165**: 186–220; Leipzig.
- STARCK, D. (1978 und 1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Bd. 1, 274 S., Bd. 2, 776 S.; Berlin/Heidelberg/New York.
- STRAUSS, F. (1942): Vergleichende Beurteilung der Placentation bei den Insektivoren. – Rev. Suisse Zool. **49**: 269–282; Genève.
- THENIUS, E. (1979): Die Evolution der Säugetiere. – Uni-Taschenbücher 865, 294 S.; Stuttgart/New York.
- VALEN, L. VAN (1965): Treeshrews, primates and fossils. – Evolution, **19**: 137–151; Los Angeles.
- WAGNER, J. A. (1855): Die Säugetiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. – Supplementband, 5. Abt., 810 S.; Leipzig.