

ZAPFE, H. (1960): Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March. Schweiz. Palaeont. Abh. 78, 1—293.

Anschrift des Verfassers: Dr. WOLFGANG MAIER, Dr. Senckenbergische Anatomie, 6 Frankfurt, Ludwig-Rehn-Str. 14

Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868

VON DIETER KRUSKA¹

Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover

Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs

Eingang des Ms. 20. 3. 1970

I. Einleitung

Die Ordnung Artiodactyla Owen, 1848 stellt phylogenetisch und systematisch eine weitgehend einheitliche Gruppe dar, deren Vertreter durch charakteristischen Fußbau anatomisch gekennzeichnet sind. Ihre Formenfülle ist vom Eozän bis heute belegt (THENIUS und HOFER 1960). Gebiß- und Organbesonderheiten der Paarhuferpezies haben früher zu einer systematischen Zweiteilung in primitivere, nichtwiederkäuende und abgeleitete, wiederkäuende Formengruppen geführt, die heute nicht mehr als gültig angesehen wird. Durch Fossilfunde und vergleichende Anatomie ist belegt, daß die Fähigkeit des Wiederkäuens innerhalb der zweiten Formengruppe mindestens zweimal unabhängig voneinander entstand. So gilt heute eine systematische Zusammenfassung sämtlicher Paarhuferarten in die drei Unterordnungen: Nonruminantia Scopoli, 1777 — Tylopoda Illiger, 1811 — Ruminantia Scopoli, 1777.

Unterschiede in phylogenetischem Alter, Biotop, Lebensweise, Ernährung, Verhalten, etc. haben dazu geführt, daß bei den rezenten Vertretern auch innerhalb kleinerer systematischer Einheiten konservative Formen abgeleiteteren gegenüberstehen. Evolution und Spezialisierung spiegeln sich im Zentralnervensystem wider (STARCK 1962). Deshalb ist eine Untersuchung von Paarhufergehirnen interessant. Vergleiche von Gewicht, äußerer Form und Cytoarchitektonik der Gehirne und die kritische Bewertung von Merkmalsbesonderheiten können unterschiedliche Evolutionshöhen und verschiedene Spezialisierungen der Hirnträger erhellen. Progression ist durch eine stärkere Entfaltung höherer neuronaler Koordinations- und Assoziationszentren, Spezialisierung durch die spezifischer Funktionssysteme gekennzeichnet. Beide haben eine Vergrößerung des Gehirns, also eine Gewichtszunahme zur Folge. Die Hirngröße ist aber darüber hinaus auch durch die Körpergröße der Tiere bedingt, so daß ein direkter Hirngewichtvergleich unterschiedlich großer Arten miteinander keine schlüssigen Aussagen zuläßt. Mit Hilfe der allometrischen Methode kann die Körpergröße als hirngrößenbedingender Faktor ausgeschlossen werden (vgl. RÖHRS 1966, u. a.). Vergleiche der Hirngrößen nach den ermittelten interspezifischen Beziehungen geben Auskunft über den Grad der Evolution, der Spezialisierung, oder der Summe aus beiden. Dabei wird durch den Grö-

¹ Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

ßenvergleich der Gesamthirne der Grad der Cerebralisation (= Cephalisation) und durch den der Endhirne der Grad der Telencephalisation (STARCK 1962) erfaßt. Da durch beide Größenwerte Spezialisierungen und Evolution ermittelt werden, wird ein Größenvergleich des Neocortex als höchstes Integrations-, Koordinations- und Assoziationszentrum empfohlen, der über den Grad der Neocorticalisation Auskunft gibt. Besonders durch ihn ist die Evolutionshöhe weitgehend getrennt von Spezialisierungseinflüssen zu erforschen (STEPHAN und BAUCHOT 1965).

In diesem Beitrag sollen erste orientierende Betrachtungen über die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen innerhalb der Artiodactylen mitgeteilt werden. Darüber hinaus werden die Gehirne von Suina Gray, 1868 einem morphologischen Vergleich unterzogen. Cytoarchitektonische Untersuchungen sollen später folgen.

II. Material und Methode

Zur Ermittlung der Hirn-Körpergewichtsbeziehung bei Artiodactylen wurden aus Literatur und eigener Sammlung Wertepaare zusammengestellt (Tab. 1). Die systematische Unterteilung erfolgte nach HALTENORTH (1963). Soweit Allometriergeraden für Familien berechnet werden konnten, geschah dieses wegen der Vergleichbarkeit nach der Formel für die Regressionsgeraden, die OBOUSSIER und SCHLIEMANN (1966) benutzten.

Für die vergleichenden Untersuchungen der Form wurden formfixierte Suina-Gehirne von dorsal, lateral und ventral fotografiert² und gezeichnet (Abb. 5—10). Die Benennung der Großhirnfurchen erfolgte nach FLATAU und JACOBSON (1899). An den Fotografien wurden folgende Maße ermittelt (Abb. 1):

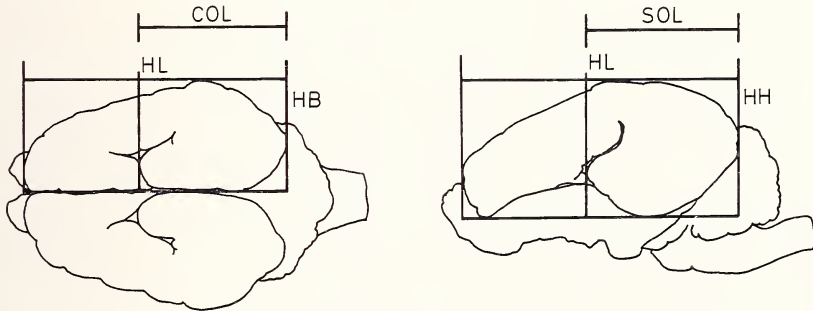


Abb. 1. Maße an den Hemisphären

- | | |
|---------------------------|---------------------------------|
| 1. Hemisphärenlänge | — vom Frontal- zum Occipitalpol |
| 2. Hemisphärenbreite | — am Ort größter Breite |
| 3. Hemisphärenhöhe | — am Ort größter Höhe |
| 4. Länge Fissura cruciata | — Occipitalpol = COL |
| 5. Länge Fissura Sylvii | — Occipitalpol = SOL |

An den Gehirnen direkt wurde mit einem Wachsfaden die Länge jeder einzelnen Furche ermittelt. Die Einzelwerte wurden zur Gesamtfurchenlänge (GFL), zur Furchenlänge der Hemisphärenvorderregion (VFL) und zur Furchenlänge der Hemisphärenhinterregion (HFL) zusammengefaßt. Beide Regionen werden durch Haupt- und Caudalast der Fissura cruciata und Fissura Sylvii begrenzt. Die Längen der Grenzfurchen sind keiner Region zugezählt. Alle Werte (Tab. 2) gelten für eine Hemisphäre und sind Mittel aus beiden Hirnhälften eines Gehirns. Die Werte wurden im doppelt logarithmischen System zum Formolhirngewicht in Relation gesetzt (Abb. 11—13), da fixierte Hirne unterschiedlich schrumpfen (STEPHAN 1951) und die Maße an fixierten Hirnen genommen wurden. Schließlich sind die Furchenmuster der Hemisphären jeder Gattung von dorsal und lateral vergleichend zusammengestellt (Abb. 14).

² Ich danke Herrn Dr. H. SCHLIEMANN, Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg für die Überlassung eines *Hylochoerus*-Gehirns und Herrn Dr. W. SCHÖBER, Hirnforschungsinstitut der Karl-Marx-Universität Leipzig für die Überlassung je eines Gehirnes von *Babirussa*, *Potamochoerus* und *Phacochoerus*.

III. Die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen der Artiodactyla Owen, 1848

Bei vielen Arten engerer Verwandtschaftskreise sind die allometrischen Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht geklärt (HERRE und THIEDE 1965; OBOUSSIER und SCHLIEMANN 1966; RÖHRS 1959, 1961, 1966; SIGMUND 1968; STARCK 1962; STEPHAN 1954; STEPHAN und BAUCHOT 1965; WEIDEMANN 1970). Sie werden durch die Gerade $\log \text{Hirngewicht} = \log b + a \cdot \log \text{Körpergewicht}$ beschrieben. Dabei wird die Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht durch die Allometrie-konstante a kennzeichnend erfaßt. Es hat sich bisher gezeigt, daß bei interspezifischen Vergleichen — von denen hier ausgegangen werden muß — a -Werte von 0,5 bis 0,6, meist 0,56 charakteristisch sind. Unterschiedliche b -Werte kennzeichnen den Grad der Cephalisation infolge von Evolutions- oder Spezialisierungseinflüssen.

Für die Unterordnung Ruminantia sind Hirn- und Körpergewichte adulter Tiere aus Tab. 1 ersichtlich. OBOUSSIER und SCHLIEMANN (1966) konnten an umfangreichem Material für Boviden die „normale“ interspezifische Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht bestätigen. Sie haben einen Anstieg der Allometrie-geraden von $a = 0,56$ berechnet und konnten auf Grund von Abweichungen einzelner Mittelwerte verschiedene Evolutions- bzw. Spezialisierungsstufen innerhalb der Familie vermuten. In Abb. 2 wurden für die Familie Cervidae die Mittelwerte der Gattungen eingetragen. Eine Berechnung der Regressionsgeraden für alle Mittelwerte ergab einen Anstieg von $a = 0,54$ bei einer Korrelation von $r = 0,95$ ($zw > 0,87$ = Tabellenwert bei 0,1% Irrtumswahrscheinlichkeit). Eine „normale“ interspezifische allometrische Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht gilt demnach auch für Cerviden. Für den Vergleich wurde $a = 0,56$ benutzt. Die entsprechende Beziehung lautet dann: $\log \text{Hirngewicht} = 1,3214 + 0,56 \log \text{Körpergewicht}$. Abb. 2 zeigt, daß für die Gesamtheit der Cerviden ein etwas höheres Evolutionsniveau angenommen werden kann als für Boviden. Die Hirschgattungen *Alces*, *Rangifer*, *Cervus*, *Odocoileus* und *Capreolus* zeigen eine gute Zuordnung zu der Geraden. Dagegen setzen sich die Werte der übrigen drei Gattungen auffallend ab. *Hydropotes* liegt mit seinem Hirngewicht sogar noch unterhalb der Bovidengeraden. Dieser Befund entspricht den palaeontologischen Ergebnissen: „Es erscheint daher angebracht, *Hydropotes* als Vertreter einer eigenen Unterfamilie (Hydropotinae) und zugleich als primitivsten lebenden Cerviden anzusehen.“ (THENIUS und HOFER 1960, S. 238). Der Hirngewichtswert von Muntjak deutet möglicherweise auf eine höhere Evolutionsstufe oder auf abweichende Spezialisierung innerhalb der Cerviden hin. Dasselbe kann von *Mazama* angenommen werden. Für die Muntjakhirsche sind vergleichend anatomisch und palaeontologisch einerseits zahlreiche primitive, andererseits jedoch evoluierte Merkmale aufgezeigt worden. Über das Evolutionsniveau von *Mazama* liegt kein eindeutiger Befund vor (THENIUS und HOFER 1960, S. 234–236).

Für die Familien Giraffidae, Antilocapridae und Tragulidae sind keine interspezifischen Allometrien zu ermitteln, da sie nur durch ein oder zwei Gattungen annähernd gleicher Körpergröße repräsentiert werden. Ein Vergleich mit den Geraden für Boviden und Cerviden ergibt, daß die Gattungen *Giraffa* und *Okapia* auf demselben Evolutionsniveau stehen wie die Mehrzahl der Cerviden. *Antilocapra americana* fällt durch ein höheres Hirngewicht auf. „Das Gehirn ist bei *Tragulus* gegenüber alttertiären Formen nur wenig weiterentwickelt.“ (THENIUS und HOFER 1960, S. 231). Der eingetragene Mittelwert zeigt erneut, daß das Hirngewicht weit unter dem eines gleichschweren Boviden liegt (Abb. 2).

Die Unterordnung Tylopoda wird rezent nur durch die Familie Camelidae vertreten. Hirn- und Körpergewichte von *Vicugna* und *Guanako* sind der Arbeit von HERRE und THIEDE (1965) entnommen (Tab. 1). Die Mittelwerte wurden in Abb. 3 im Vergleich zu der Bovidengeraden eingetragen. Wilde Dromedare sind ausgestorben, und

Tabelle 1

Hirngewichte (HG) und Körpergewichte (KG) von Artiodactylen

Art	HG (g)	KG (g)	Herkunft
Ruminantia			
Tragulina			
Tragulidae			
<i>Tragulus meminna</i>	18,5	2 510	nach WARNCKE 1908
"	18,1	1 973	"
"	17,1	2 150	"
"	17,0	2 020	"
"	15,5	1 845	"
"	17,1	2 368	nach WEBER 1896
<i>Tragulus napu</i>	18,3	2 670	"
<i>Tragulus javanicus</i>	15,9	2 037	"
"	18,9	4 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Tragulus</i> Mittelwert	17,4	2 397	
Pecora			
Cervidae			
<i>Hydropotes inermis</i>	53,0	11 300	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Muntiacus muntjak</i>	122,0	15 300	"
<i>Capreolus capreolus</i>	93,0	16 500	"
"	97,3	14 000	Inst. Haustierkunde Kiel
"	106,0	22 500	"
"	105,0	15 500	Zool. Inst. Hannover
<i>Capreolus</i> Mittelwert	100,3	17 100	
<i>O. (Odocoileus) virginianus</i>	104,0	32 000	Inst. Haustierkunde Kiel
<i>O. (Odocoileus) hemionus</i>	200,0	55 000	Zool. Inst. Hannover
<i>O. (Hippocamelus) bisulcus</i>	143,0	42 000	Inst. Haustierkunde Kiel
<i>Odocoileus</i> Mittelwert	149,0	43 000	
<i>Mazama (Pudu) pudu</i>	56,0	3 500	Inst. Haustierkunde Kiel
<i>Alces alces</i>	435,0	200 000	nach WARNCKE 1908
<i>Rangifer tarandus</i>	287,0	105 000	nach ANTHONY 1938
"	265,0	92 500	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Rangifer</i> Mittelwert	276,0	98 750	
<i>C. (Hyelaphus) porcinus</i>	142,0	30 000	nach WARNCKE 1908
<i>C. (Axis) axis</i>	189,0	35 000	Inst. Haustierkunde Kiel
<i>C. (Sika) nippon</i>	265,0	92 500	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>C. (Dama) dama</i>	215,0	56 000	"
<i>C. (Rusa) unicolor</i>	142,0	30 000	"
<i>C. (Cervus) elaphus</i> — Roth.	220,0	60 500	"
<i>C. (Cervus) elaphus</i>	370,0	107 000	"
<i>C. (Cervus) elaphus</i>	411,0	125 500	nach WARNCKE 1908
<i>C. (Cervus) elaphus</i> — Wapiti	409,0	200 000	"
<i>C. (Cervus) elaphus</i> — Maral	350,0	170 000	Zool. Inst. Hannover
<i>Cervus</i> Mittelwert	271,3	190 650	
Giraffidae			
<i>Giraffa camelopardalis</i>	680,0	529 000	nach WARNCKE 1908
"	712,0	600 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Giraffa</i> Mittelwert	696,0	564 500	
<i>Okapia johnstoni</i>	501,0	240 000	"
Antilocapridae			
<i>Antilocapra americana</i>	165,0	24 000	Zool. Inst. Hannover

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Art	HG (g)	KG (g)	Herkunft
Tylopoda			
Camelidae			
<i>Lama vicugna</i>	204,0	49 750	nach HERRE u. THIEDE 1965
"	174,0	43 106	"
"	179,0	50 000	"
"	200,0	34 480	"
"	176,0	46 000	"
"	226,0	38 375	"
"	194,0	49 900	"
<i>Lama vicugna</i> Mittelwert	193,0	44 520	
<i>Lama guanacoe</i>	293,0	72 100	"
"	272,0	68 750	"
"	285,0	84 600	"
"	273,0	80 000	"
"	273,0	85 300	"
"	273,0	88 000	"
"	255,0	104 250	"
"	258,0	92 820	"
"	246,0	102 050	"
"	250,0	106 600	"
<i>Lama guanacoe</i> Mittelwert	262,0	88 450	
<i>Lama guanacoe</i> f. glama	211,0	82 000	"
"	214,0	54 000	"
"	211,0	60 000	"
"	221,0	83 000	"
"	197,0	103 000	"
<i>Lama guanacoe</i> f. g. Mittelw.	211,0	76 400	
<i>Lama guanacoe</i> f. pakos	167,0	47 000	"
"	209,0	62 000	"
"	187,0	52 000	"
"	198,0	63 000	"
"	189,0	50 000	"
"	189,0	59 000	"
"	187,0	59 000	"
<i>Lama guanacoe</i> f. p. Mittelw.	189,0	56 000	
<i>Camelus ferus</i> f. dromedarius	650,0	525 000	Zool. Inst. Hannover
"	445,0	450 000	"
"	526,0	459 000	nach ANTHONY 1938
"	703,0	430 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>C. ferus</i> f. drom. Mittelwert	581,0	466 000	
<i>Camelus ferus</i> f. bactrianus	635,0	780 000	Inst. Haustierkunde Kiel
"	576,0	400 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>C. ferus</i> f. bact. Mittelwert	606,0	590 000	
Nonruminantia			
Suina			
Suidae			
<i>Sus scrofa</i>	178,0	56 000	nach COUNT 1947
"	162,0	65 000	Inst. Haustierkunde Kiel
"	188,0	61 000	nach STEPHAN 1951
"	172,0	60 000	"
"	191,0	52 000	"
"	189,5	72 600	Zool. Inst. Hannover
"	158,4	63 250	"

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Art	HG (g)	KG (g)	Herkunft
<i>Sus scrofa</i>	193,7	58 300	Zool. Inst. Hannover
"	186,5	88 000	"
"	160,2	55 000	"
"	187,5	82 500	"
"	204,0	110 000	"
"	181,5	66 000	"
<i>Sus scrofa</i> Mittelwert	181,0	68 400	
<i>Potamochoerus porcus</i>	138,0	75 000 ¹	"
<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>	140,0	200 000 ¹	"
<i>Phacochoerus aethiopicus</i>	132,5	67 000	nach BRUMMELKAMP 1937
"	125,0	65 320	nach CRILE et al. 1940
"	135,0	75 000	Zool. Inst. Hannover
"	134,4	67 500	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Phacochoerus</i> Mittelwert	131,7	68 700	
<i>Babirussa babirussa</i>	127,0	78 000	Zool. Inst. Hannover
Tayassuidae			
<i>Tayassu tajacu</i>	101,0	19 620	nach HRDLICKA 1905
"	123,5	29 000	nach CRILE et al. 1940
"	97,0	26 000	Zool. Inst. Hannover
"	101,0	23 500	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Tayassu</i> Mittelwert	105,6	24 500	
Ancodontae			
Hippopotamidae			
<i>Hippopotamus amphibius</i>	556,0	2 188 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
"	582,0	1 750 000	nach BONIN 1937
<i>Hippopotamus</i> Mittelwert	569,0	1 969 000	
<i>Choeropsis liberiensis</i>	215,0	81 000	Zool. Inst. Hannover

¹ Mittleres Körpergewicht der Art nach MOHR 1960.

Gehirn- und Körpergewichte von Wildkamelen sind kaum zu erwarten, da auch diese Art nur noch in geringer Individuenzahl vorkommt. Dennoch ist auch für Cameliden eine grobe Abschätzung der Hirn-Körpergewichtsbeziehung möglich. GORGAS (1966) konnte durch Schädelmessungen für Trampeltiere eine Hirnreduktion gegenüber Wildkamelen nachweisen. Die Reduktionen der Gesamthirne domestizierter Tiere gegenüber den Wildformen können bei verschiedenen Arten erheblich schwanken (HERRE und RÖHRS 1970). Das kann auf Domestikationsdauer, artspezifische Eigenheiten und Art und Weise der Domestikation zurückgeführt werden (KRUSKA 1970). Lama und Alpaka, sowie Trampeltier und Dromedar haben als Haustierte alter Kulturen etwa gleiche Zeit in der Domestikation gelebt. Artspezifische Eigenheiten dürften auch hier keine erheblichen Reduktionsunterschiede in der Domestikation erbringen, da die drei Wildformen in der Familie Camelidae systematisch-phylogenetisch gleiche Stellung haben. Wenn wir ferner die Art und Weise der Domestikation betrachten, so zeigen die Untersuchungen von HERRE und THIEDE (1965) für den Wolllieferanten Alpaka etwas stärkere Reduktionswerte gegenüber der Wildform Guanako als für das Tragtier Lama. Da für Dromedar und Trampeltier als Reit- und Lastenhaustiere ähnlich starke Reduktionen angenommen werden können wie für Lama, erscheint die Berechnung einer interspezifischen Allometriegerade für die drei Hausformen gerechtfertigt. Die Hirn- und Körpergewichte sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Aus den Mittelwerten ergibt sich für

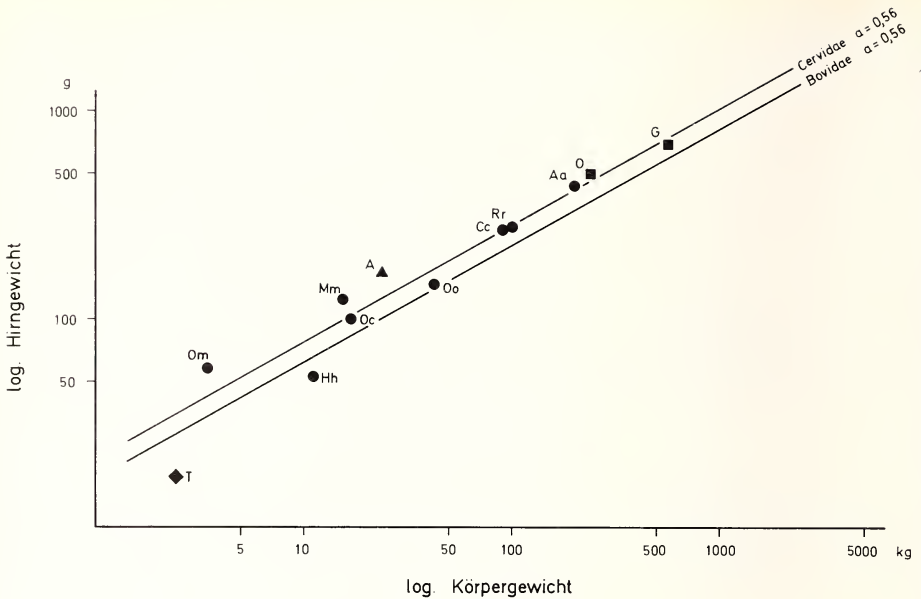


Abb. 2. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht bei Ruminantia.

- ◆ Tragulidae: T — *Tragulus*
- Cervidae: Hh — *Hydropotes*, Mm — *Muntiacus*, Oc — *Capreolus*, Oo — *Odocoileus*, Om — *Mazama*, Aa — *Alces*, Rr — *Rangifer*, Cc — *Cervus*
- Giraffidae: G — *Giraffa*, O — *Okapia*
- ▲ Antilocapridae: A — *Antilocapra*

den Anstieg der Regressionsgeraden $a = 0,53$. Auch für Cameliden kann somit eine „normale“ interspezifische Abhängigkeit von Hirn- und Körpergewicht angenommen werden. Eine Parallele zu der Bovidengeraden durch die Wildtierwerte ergibt: $\log \text{Hirngewicht} = 1,3371 + 0,56 \log \text{Körpergewicht}$. Ein Vergleich des b-Wertes mit dem der Cervidengeraden zeigt, daß Tylopoden und Cerviden dem gleichen Evolutionsniveau angehören.

In der Unterordnung Nonruminantia werden die drei Familien Suidae, Tayassuidae und Hippopotamidae zusammengefaßt (Daten über Hirn- und Körpergewichte Tab. 1). Da Tayassuiden nur durch eine Gattung vertreten werden, und da ferner die fünf Gattungen der Suidae etwa gleiche Körpergrößen haben, sind Berechnungen interspezifischer Allometrien für diese Familien nicht möglich. Dagegen zeigen die beiden Gattungen der Hippopotamidae große Unterschiede im Körpergewicht. Sie sind aber in ihrer Lebensweise durch verschiedene Spezialisierungen so unterschiedlich (THENIUS und HOFER 1960), daß auch hier eine Berechnung nicht angebracht ist. Es wird daher vorgezogen auch für Nichtwiederkäuer eine typisch „normale“ interspezifische Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht anzunehmen, und die Lage der Mittelwerte mit der Bovidengeraden zu vergleichen (Abb. 4). So zeigen sich sofort drei unterschiedliche Niveaus. *Tayassu*, *Sus* und *Choeropsis* entsprechen in ihrem Hirngewicht den Boviden. *Phacochoerus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* zeigen mit ca. 30% weniger Hirngewicht eine tiefere Evolutionsstufe oder abweichende Spezialisierung an. Ein Vergleich mit Abb. 2 ergibt, daß dieses Niveau ungefähr dem der Tragulidae ent-

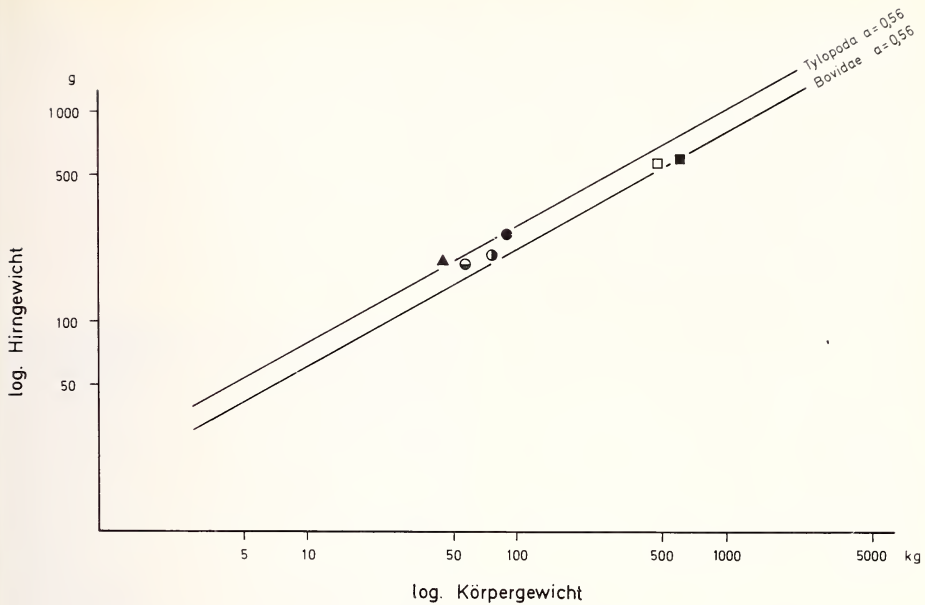


Abb. 3. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht bei Tylopoda

- | | |
|---------------------------------|---------------------------------------|
| ▲ <i>Lama vicugna</i> | ● <i>Lama guanacoe</i> f. pakos |
| ● <i>Lama guanacoe</i> | □ <i>Camelus ferus</i> f. dromedarius |
| ○ <i>Lama guanacoe</i> f. glama | ■ <i>Camelus ferus</i> f. bactrianus |

spricht (ca. 36 % weniger Hirngewicht als Boviden). Durch auffallend kleine Hirngewichte heben sich *Hylochoerus* und *Hippopotamus* ab. Riesenwaldschweine haben ca. 58 %, Flußpferde ca. 52 % weniger Gesamthirn als gleichschwere Boviden und damit die geringsten Hirngewichte innerhalb der Ordnung Artiodactyla. Möglicherweise sind sie am wenigsten evoluiert.

Zusammenfassend kann durch diesen groben Vergleich bestätigt werden, daß die Nonruminantia als primitivste Paarhufer angesehen werden dürfen. Die Ruminantia und Tylopoda stehen ihnen — insgesamt auf ungefähr gleicher Stufe — als fortschrittlichere Gruppe gegenüber. Genauere Untersuchungen an umfangreicherem Material, sowie cytoarchitektonische Vertiefung müssen folgen, um exakte Aussagen über Evolution und Spezialisierung zu ermöglichen.

IV. Morphologische Beschreibung und Vergleich der Gehirne in der Teilordnung Suina Gray, 1868

Gehirne verschiedener Tierarten haben zumeist verschiedene Gestalt. Die Proportionen der großen Gehirnabschnitte gleichen sich nicht, und auch die Endhirnform kann unterschiedlich ausgebildet sein. Die Gestaltbesonderheiten sind vielfach nicht eindeutig zu bewerten. Sie können durch unterschiedliche Einflüsse bestimmt werden. Für eine vergleichende Betrachtung der Gehirne größerer Tiere ist die Furchung der Großhirnhemisphären von Bedeutung. Die Ausbildung des Neocortex gegenüber dem

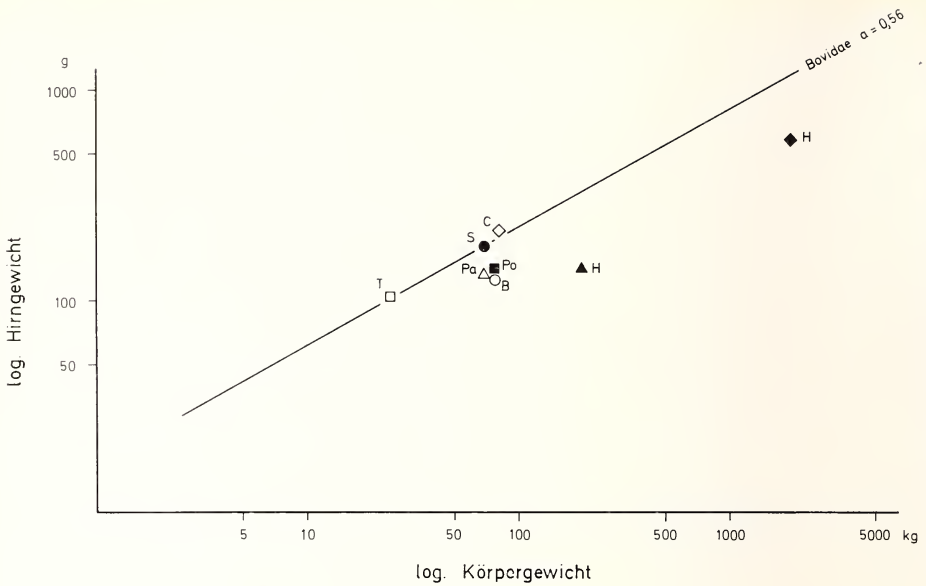


Abb. 4. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht bei Nonruminantia

- | | |
|---|-------------------------------------|
| ● S — <i>Sus scrofa</i> | ○ B — <i>Babirusa babyrussa</i> |
| ■ Po — <i>Potamochoerus porcus</i> | □ T — <i>Tayassu tajacu</i> |
| ▲ H — <i>Hylochoerus meinertzhageni</i> | ◆ H — <i>Hippopotamus amphibius</i> |
| △ Pa — <i>Phacochoerus aethiopicus</i> | ◇ C — <i>Choeropsis liberiensis</i> |

Palaeocortex wird an der Lage der Fissura rhinalis (= palaeoneocorticale Grenzfurche) äußerlich sichtbar. Ein Gehirn mit flachen Hemisphären und hohem palaeocorticalem Anteil ist gegenüber einem anderen mit aufgewölbtem Neocortex als primitiver anzusehen. Desgleichen ist bekannt, daß primitive Säuger ein furchenarmes, evoluierte Formen ein furchenreiches Endhirn besitzen (STARCK 1954). In der Furchung spiegelt sich aber nicht nur die Evolutionshöhe wider, sondern auch die Hirngröße wirkt sich in ihr aus. Allgemein sind innerhalb engerer Verwandtschaft und gleicher Ranghöhe größere Hirne stärker gefurcht. Damit sind sie aber nicht evoluiert als lissencephale Hirne kleinerer Tiere. Im Folgenden sollen die Gehirne von Suiden und Tayassuiden vergleichend betrachtet werden. Die Formbesonderheiten werden durch Maße belegt. Besonders die Unterschiede in Form und Furchung der Hemisphären sollen auf ihren Ausgawert bezüglich Evolution und Spezialisierung geprüft werden. Die Frage nach der Homologie bestimmter Furchen auf den Hemisphären systematisch entfernter Tiergruppen soll hier unerörtert bleiben. STEPHAN (1951) hat die cytoarchitektonische Struktur von Wild- und Hausschweingehirnen untersucht. Er stellte die Abhängigkeit bestimmter Areae von Hauptfurchen fest, nennt aber auch Felder, die sich über Fissuren hinaus ausdehnen. Das Schema der Neocortexfelderung von STEPHAN wurde dem zwischenartlichen Regionenvergleich zugrunde gelegt. Damit werden die Hauptfurchen innerhalb der Suina als homologe Bildungen angesehen. Nebenfurchen sollen mit STARCK (1954) als Ausdruck stärkerer Entwicklung in den betreffenden Gebieten beurteilt werden.

a. Beschreibung der Suina-Gehirne

Familie: Suidae Gray, 1821

1. *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas, 1904 (Abb. 5)

Das Gehirn von *Hylochoerus* zeigt von dorsal und ventral betrachtet eiförmige Gestalt. Die Großhirnhemisphären nehmen von frontal nach caudal an Breite zu, bis sie etwa im hinteren Drittel ihre maximale Ausladung erreichen. Caudal sind sie durch die Occipitalpole begrenzt. Diese überlagern das Kleinhirn nur zu einem geringen Teil. Durch die Lateralansicht wird eine gestreckte Hirngestalt deutlich. Die Großhirnhemi-

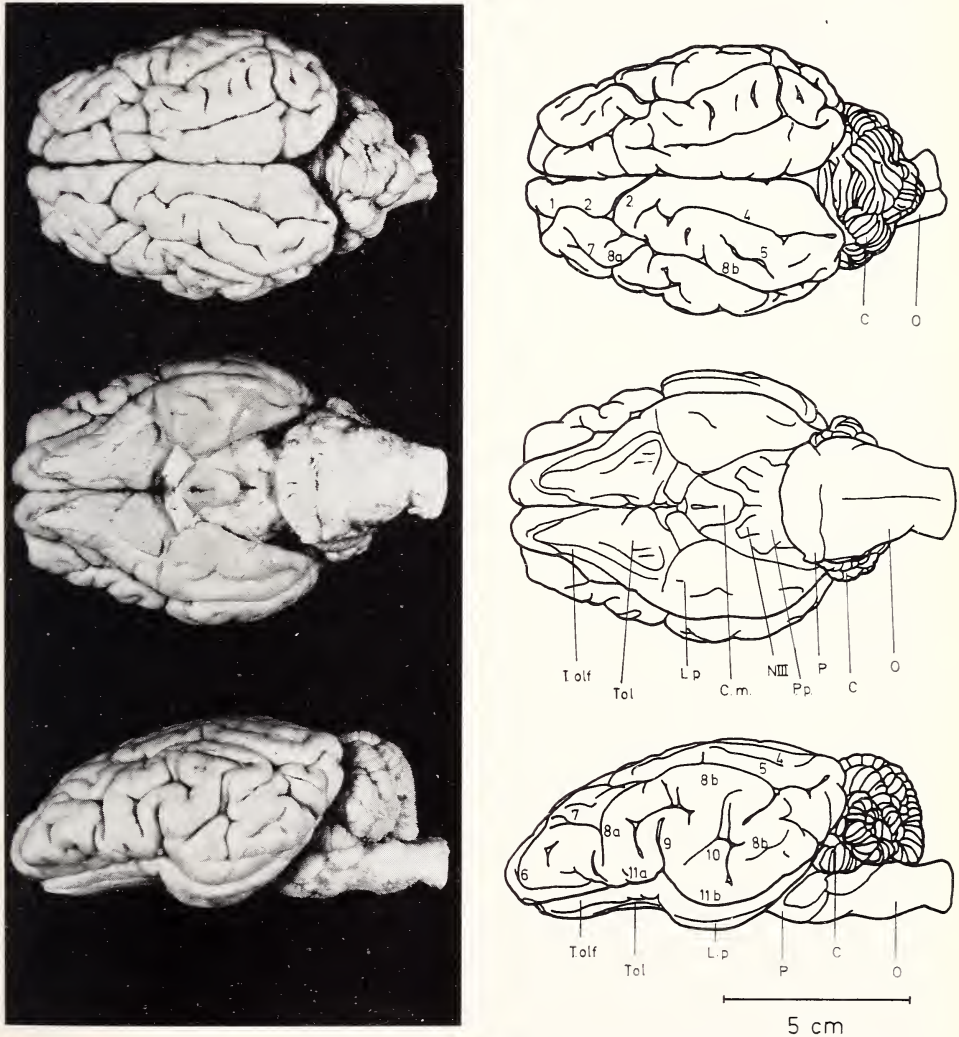


Abb. 5. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Hylochoerus meinertzhageni*. C. — Kleinhirn, C. m. — Corpora mammillaria, L. p. — Lobus piriformis, N III — Nervus oculomotorius, O — Medulla oblongata, P — Pons, P. p. — Pes pedunculus, Tol — Tuberculum olfactorium, T. olf — Tractus olfactorius; Furchenbezeichnungen im Text

sphären ragen in ihrer Höhe nicht über die des Cerebellum hinaus. Dieses bleibt auch von lateral gesehen zum größten Teil sichtbar. Innerhalb des Endhirnes wird das Palaeopallium im gesamten Bereich nur wenig sichtbar. Seine starke Überlappung durch das Neopallium wird an der tiefen Lage der Fissura rhinalis (11) deutlich. Die Endhirnhemisphären sind stark gefurcht. Ausgehend von einem Furchenmustergrundtyp bei *Babirusa* (vgl. unten), können für Riesenwaldschweinhemisphären einige Abwandlungen festgestellt werden:

Die Fissura coronalis (1) „zerschneidet“ nicht die mediane Hemisphärenkante, sondern konfluiert mit dem Vorderramus der Fissura cruciata (2). Möglicherweise ist das auf eine Verkleinerung frontaler Hemisphärenbereiche zurückzuführen. Im caudalen Bereich bleibt die Fissura entolateralis (3) auf der Medianfläche des Neopallium liegen. Sie ist von dorsal nicht sichtbar. Die Fissura praesylyvia (6) erscheint verlängert, und die Fissura diagonalis (7) läßt eine ventrale Fortsetzung über die Fissura suprasylvia anterior (8a) hinaus vermissen. Die große Bogenfurche (8) hat als anterior keinen gestreckten Verlauf und löst sich als posterior in Bruchstücke auf. Letzteres wird als individuelle Abweichung gedeutet. Die Fissura Sylvii (9) bleibt kurz. Zusätzlich erscheint eine Furche zwischen Fissura Sylvii und Fissura suprasylvia, die auf eine Oberflächenvergrößerung des Temporallobus hindeutet. Zusammenfassend wird das Gehirn von *Hylochoerus meinertzhageni* durch folgende Merkmale charakterisiert: Gestreckte Gesamtgestalt; gleiche Höhe von Cerebellum und Endhirn; geringe Überlappung des Kleinhirns durch die Großhirnhemisphären; Furchenreichtum und -vielfalt; starke Überlappung des Palaeopallium durch den Neocortex. Eigenmerkmale im Furchungsmuster deuten auf Verkleinerung der Frontalregion und Vergrößerung der Occipital-, sowie der Temporalregion.

2 *Babirusa babyrussa* Linné, 1758 (Abb. 6)

Das Gehirn des Hirschebers macht insgesamt einen primitiven Eindruck. Dorsal- und Ventralansicht zeigen eine längliche, eiförmige Gestalt. Die großen Bulbi olfactorii werden unter den Großhirnhemisphären sichtbar. Die Occipitalpole der Hirnhälften liegen in Höhe der lateralen Kleinhirnbegrenzung. Sie überlagern das Cerebellum nicht. Besonders deutlich zeigt die Lateralansicht die gestreckte Gestalt des Gehirns. Das Neopallium bleibt auf gleicher Höhe mit dem Kleinhirn und überlappt es nicht. Die relativ hohe Lage der Fissura rhinalis läßt einen großen Anteil Palaeopallium erkennen. Im frontalen Bereich, etwa in Höhe der Fissura coronalis, ist die Höhe des Neocortex der des Rhinencephalon gleich. Die Furchung der Endhirnhemisphären ist relativ gering, aber deutlich und einfach. Ihr Muster kann als Grundtyp für alle Suiden gelten und soll deshalb hier kurz beschrieben werden: Die Fissura coronalis (1) beginnt auf der mediodorsalen Hemisphärenkante. Sie „durchschneidet“ diese flach, ziemlich weit vom Frontalpol entfernt und kurz vor der Fissura cruciata (2). Hauptsächlich parallel zum Medianspalt läuft sie auf den Frontalpol zu. Bevor sie diesen jedoch erreicht, sendet sie einen kurzen Ramus in seine Richtung und biegt selbst nach lateral ab. Sie beschreibt einen kleinen Bogen und endet auf der Frontalfläche hinter dem Bulbus olfactorius. Die Fissura cruciata (2) „zerschneidet“ ebenfalls nur flach die mediodorsale Hemisphärenkante. Der Hauptast beschreibt einen langen, flachen Bogen und teilt sich dann in einen Rostral- und einen Caudalramus. Beide Rami bilden fast eine Gerade. Ersterer endet ungegabelt, letzterer konfluiert mit dem Raums superior der Fissura suprasylvia posterior (8b). Die Fissura entolateralis (3) ist von dorsal sichtbar. Sie liegt zwischen Hemisphärenkante und Fissura lateralis (4). Diese beginnt hinter dem Mittelpunkt des Cruciata-Hauptastes und zieht mehr oder weniger geradlinig auf den Occipitalpol zu. Sie ist sehr lang und ungegabelt. Die Fissura ectolateralis (5) ist nur im hinteren Bereich als durchgehende Furche zu erkennen. Nach vorn weisen kurze, flache Eindrücke auf

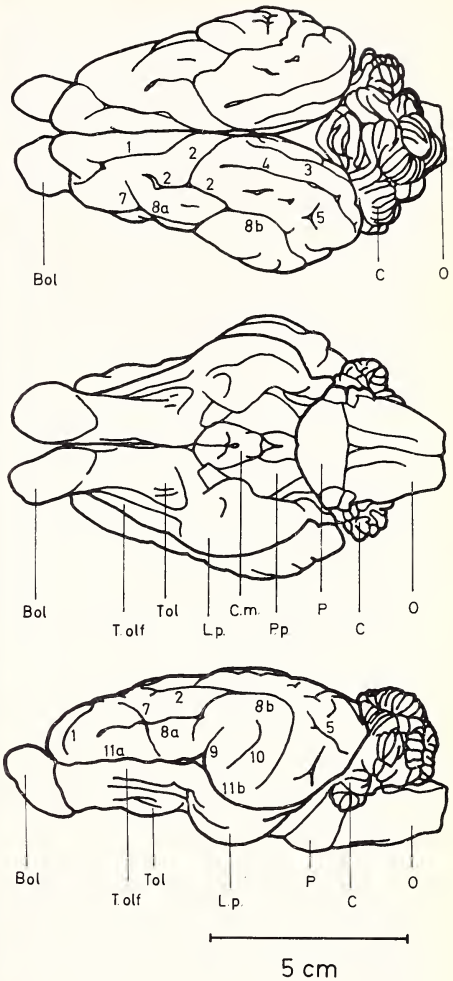
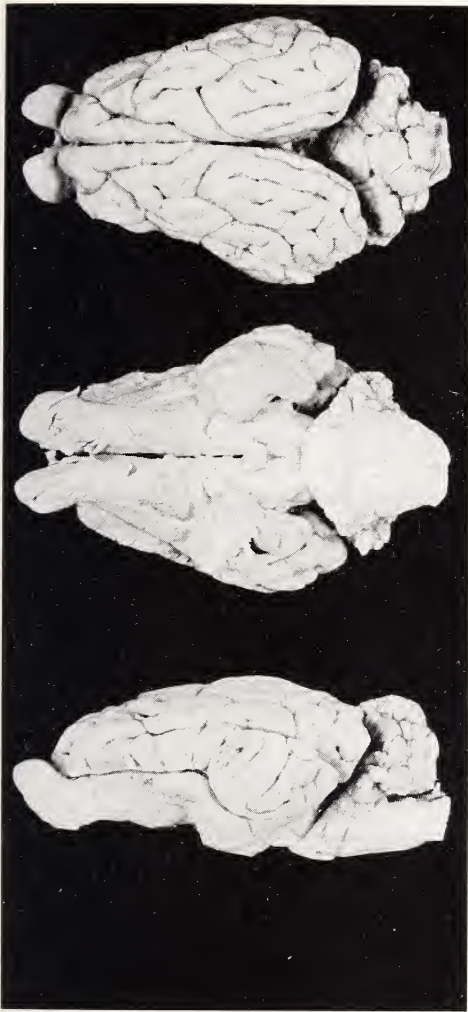


Abb. 6. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Babirusa babyrussa*. Abk. wie in Abb. 5; Bol — Bulbus olfactorius; Furchenbezeichnungen im Text

ihre Fortsetzung hin. Die Fissura praesylvia (6) liegt auf der Frontalfläche der Hemisphäre und ist entsprechend der geringen vorderen Hemisphärenaufwölbung nur kurz. Die Fissura diagonalis (7) ist eine geradlinige Furche im vorderen Bereich der Hirnhälfte. Sie schneidet die Fissura suprasylvia anterior (8 a) und wird selbst von dieser in der Länge halbiert. Die Fissura suprasylvia (8) zeigt einen einfachen Bau. Sie kann in die geradlinige Fissura suprasylvia anterior (8 a) und die bogenförmige Fissura suprasylvia posterior (8 b) unterteilt werden. Beide spiegeln die Form der Hemisphärenlappen wider. Der hintere Teil gibt nach dorsal den Ramus superior ab, welcher mit der Cruciata konfluiert. Sonst sind keine Rami vorhanden. Die Fissura Sylvii (9) ist kurz, geradlinig und am oberen Ende gegabelt. Über die Insula mündet sie in die Fissura rhinalis (11) ein. Die Inselregion ist nur klein und läßt den tiefer gelegenen Gyrus kaum erkennen. Sie teilt die Hemisphäre in zwei gleichlange Hälften. Die Fissura ectosylvia (10) liegt zwischen Fissura Sylvii und Fissura suprasylvia posterior. Sie

beschreibt einen leichten, nach vorn geöffneten Bogen und ist relativ lang. Die Fissura rhinalis (= palaeoneocorticale Grenzfurche) verläuft als anterior (11 a) geradlinig und beschreibt als posterior (11 b) einen Bogen nach ventral. Der caudale Hemisphärenanteil gewinnt so gegenüber dem frontalen an Höhe. Nebenfurchen sind auf den Hirnhälften von *Babirussa* kaum ausgebildet.

Zusammenfassend wird das Gehirn des Hirschebers durch folgende Merkmale gekennzeichnet: Flache und schmale Hemisphären; große Bulbi olfactorii; hohes Stammhirn; relativ hohes Cerebellum; einfaches Furchenmuster mit geringer Furchentiefe.

3. *Phacochoerus aethiopicus* Pallas, 1767 (Abb. 7)

Warzenschweingeirne sind gestaucht und aufgewölbt. Dorsal- und Ventralansicht zeigen ovale, eiförmige Hemisphären, die sich von abgerundeten Frontalpolen gleichmäßig nach caudal verbreitern. Die Occipitalpole sind über das Kleinhirn ausgezogen. Der Medianspalt bleibt weitgehend geschlossen und öffnet sich nur über dem Cerebellum. Die Hemisphären scheinen gegenüber denen von *Babirussa* im hinteren Bereich nach median ausgedehnt. Die Größe der Bulbi olfactorii kann nicht beurteilt werden, da sie zerstört sind. Das Cerebellum scheint von dorsal gesehen klein. Die Lateralansicht zeigt ein konvex aufgewölbttes Gehirn, dessen Hemisphären das Kleinhirn an Höhe überragen. Die Fissura rhinalis liegt hoch und läßt große Teile des Palaeopallium sichtbar. Dieses trifft auch für den hinteren Endhirnbereich zu. Die caudale Palaeopalliumhöhe ist größer als die vordere, da die Fissura rhinalis posterior nicht so stark nach ventral ausgebuchtet ist wie bei *Babirussa*. Das Warzenschweingeirn zeigt eine großflächige, längliche Insula, wie sie bei Vertretern der Suina sonst nicht mehr beobachtet wurde. Das deutet auf geringere Ausbildung temporaler Neocortexbereiche hin. Das Furchenmuster weicht vom Grundtyp bei *Babirussa* erheblich ab. Die Fissura coronalis (1) ist kurz, und die Fissura cruciata (2) ist in ihrer Lage auf der Hemisphäre nach frontal verschoben. Der dorsal sichtbare occipitale Hemisphärenbereich zwischen Fissura cruciata (2), Fissura suprasylvia posterior (8 b), occipitaler und medianer Hemisphärenbegrenzung ist erheblich vergrößert und z. T. durch neu auftretende Fissuren stärker gefurcht.

Zusammenfassend gelten folgende Merkmale: Gestauchte allgemeine Form; caudal ausladende, aber wenig hohe Hemisphären; geringe Ausbildung der Hemisphärenvorderregion rostral der Fissura cruciata; stärkere Ausbildung der occipitalen Hemisphärenregion; größere hintere Stammhirnhöhe; Abknickung der Medulla oblongata und des Cerebellum und damit verbunden starke Überlappung des Kleinhirns durch die Hemisphären; primitive längliche Inselregion.

4. *Potamochoerus porcus* Linné, 1758 (Abb. 8)

Auch das Gehirn von *Potamochoerus* hat eine längliche, ovale Gestalt. Von dorsal und ventral gesehen sind die Hemisphären vorn schlank, hinten ausladender. Die Bulbi olfactorii werden von den Hirnhälften stark überlagert, das Kleinhirn bleibt zum größten Teil sichtbar. Die Lateralansicht zeigt ein Gehirn mit caudal stark aufgewölbten Hemisphären. Die palaeoneocorticale Grenzfurche liegt relativ tief. Das trifft besonders für die Fissura rhinalis posterior zu. Der Neocortex überragt die Höhe des Kleinhirns. Das Furchenmuster ist durch folgende Merkmale zu kennzeichnen: Die Fissura coronalis (1) ist kurz und von ähnlicher Gestalt wie bei *Phacochoerus*. Die Fissura cruciata (2) liegt wie bei *Babirussa* weit hinten, erreicht aber keine große Länge. Die Fissura entolateralis (3) ist von dorsal unsichtbar, und die Fissura lateralis (4) ist relativ kurz. Die Fissura suprasylvia zeigt als anterior (8 a) Windungen und als posterior (8 b) keinen Bogen, sondern eine Abflachung. Die Fissura ectosylvia (10) ist in zwei Bruchstücken

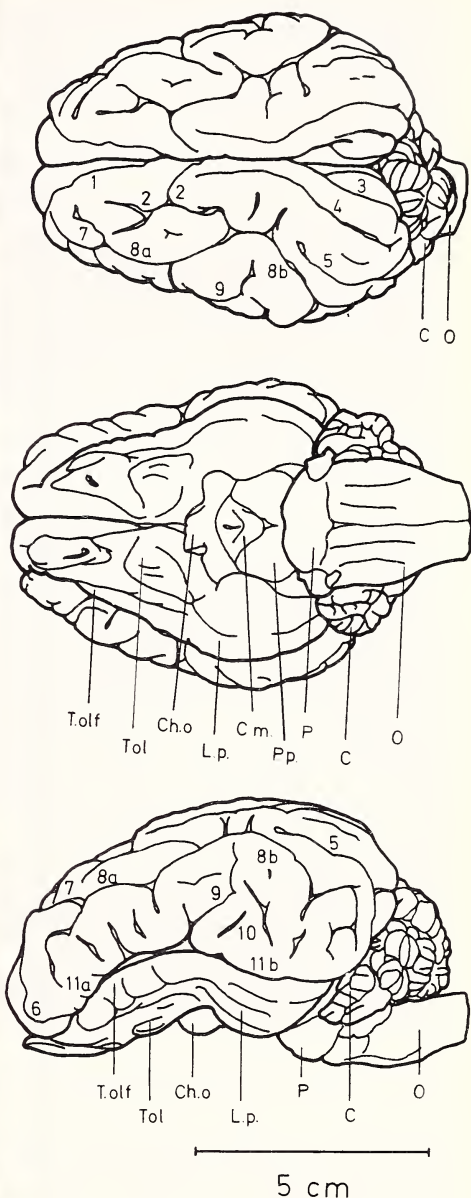
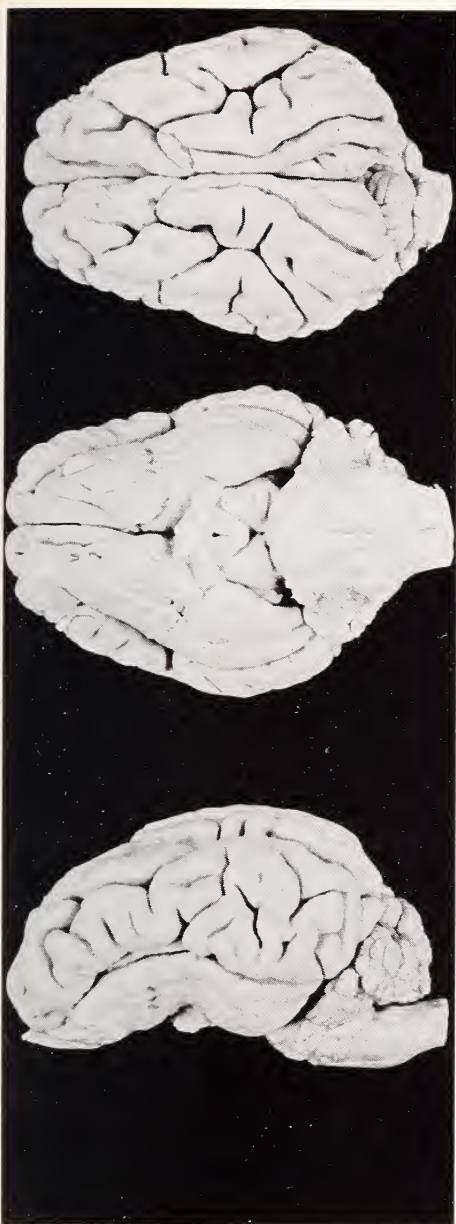


Abb. 7. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Phacochoerus aethiopicus*. Abk. wie in Abb. 5; Ch. o. — Chiasma opticum; Furchenbezeichnungen im Text

vorhanden. Im Bereich zwischen Fissura diagonalis (7), Fissura cruciata (2) und Fissura suprasylvia (8) tritt eine Nebenfurche auf, die auf Vergrößerung dieser Region schließen läßt.

Zusammenfassend gelten folgende Merkmale: Caudal ausladende und sehr hohe Hemisphären; flache, aber großflächige, überwölbte Bulbi olfactorii; flaches Stamm-

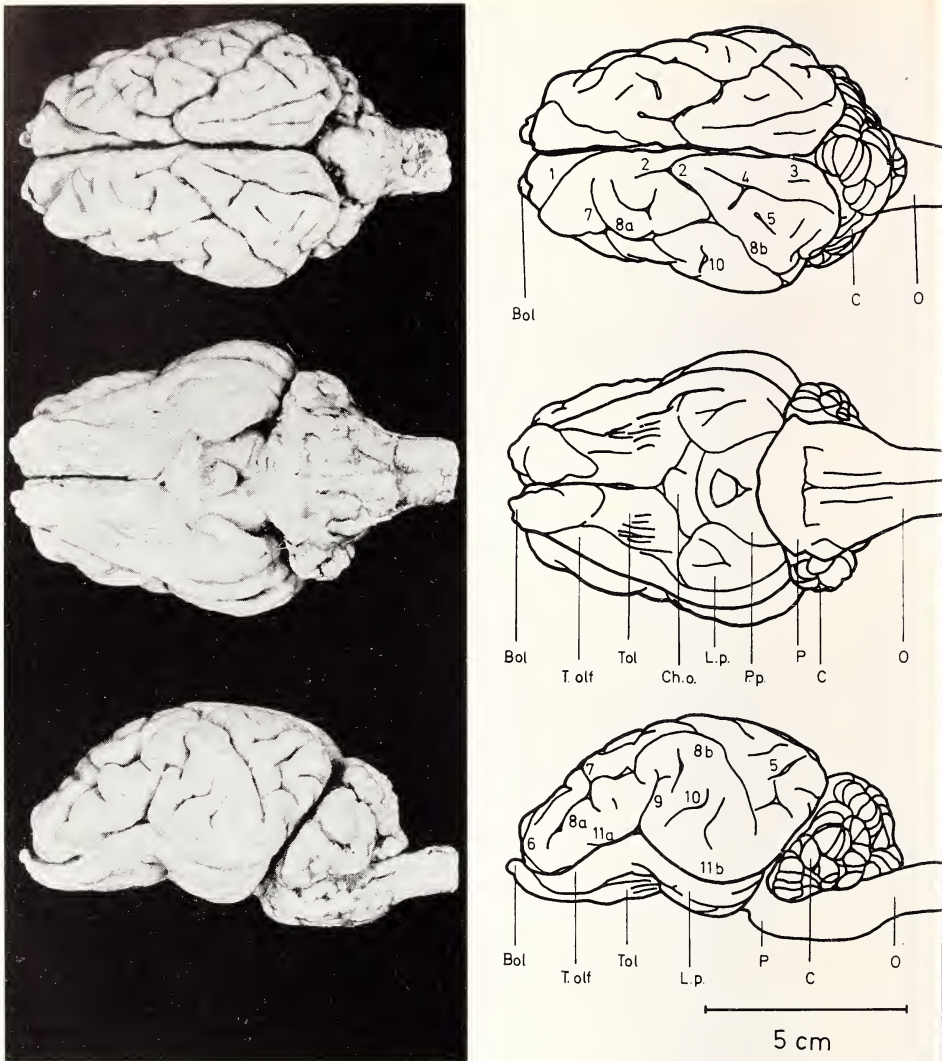


Abb. 8. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Potamochoerus porcus*. Abk. wie in Abb. 5; Furchenbezeichnungen im Text

hirn; großes, wenig überlapptes Kleinhirn; Furchenbesonderheiten im vorderen und hinteren Bereich.

5. *Sus scrofa* Linné, 1758 (Abb. 9)

Die allgemeine Hirnform europäischer Wildschweine ähnelt den bereits beschriebenen. Die Bulbi olfactorii und das Cerebellum sind von dorsal gesehen durch den Neocortex überlappt. Die Lateralansicht vermittelt eine gestreckte Gesamtgestalt, aber vorn und hinten aufgewölbte Hemisphären. Die Fissura rhinalis liegt vorn höher als hinten. Palaeopalliale Hirnteile sind gut sichtbar. Das Furchenbild der Hemisphären ist viel-

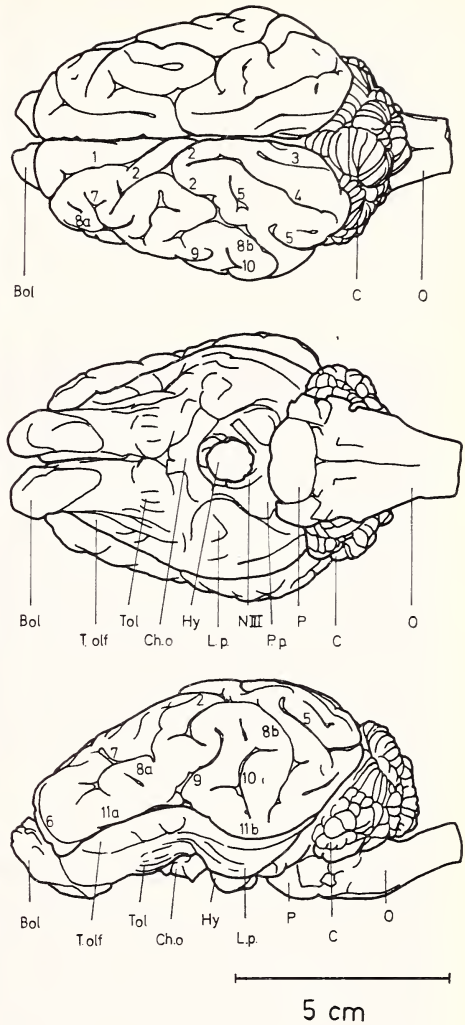


Abb. 9. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Sus scrofa*. Abk. wie in Abb. 5; Hy — Hypophyse; Furchenbezeichnungen im Text

fältig und mit zahlreichen Nebenfurchen ausgestattet. Gegenüber *Babirussa* zeigen fast alle Furchen ähnliche Lage. Allerdings sind sie insgesamt nicht so geradlinig, sondern stärker gewunden. Die Brückenbildung bei Fissura suprasylvia zwischen anterior (8a) und posterior (8b) ist nicht typisch für *Sus*, kann aber gelegentlich auftreten. Auch bei Wildschweinen finden wir eine kennzeichnende Nebenfurche im Bereich zwischen Fissura diagonalis (7), Fissura cruciata (2) und Fissura suprasylvia (8).

Insgesamt sind folgende Merkmale zusammenzufassen: Längliche, aber aufgewölbte Gesamtform, vorn und hinten relativ gleich aufgewölbte Hemisphären; flache, großflächige Bulbi olfactorii; vorn hohes, hinten flaches Althirn, überragtes Cerebellum; Nebenfurchenreichtum; gewundener Furchenverlauf.

Familie: Tayassuidae Palmer, 1897

1. *Tayassu tajacu* Linné, 1758 (Abb. 10)

Die Gehirngestalt von Pekari weicht stark von der der Suiden ab. Sie ist länglich und gestreckt. Dorsal- und Ventralansicht lassen kastenförmige Hemisphären erkennen. Deren Frontalpole liegen nahe der Medianen, die Occipitalpole weiter davon entfernt über dem Kleinhirn. Während die Bulbi olfactorii von dorsal nur wenig sichtbar werden, ist das Cerebellum groß. Die Lateralansicht unterstreicht die gestreckte Hirnform. Die palaeoneocorticale Grenzfurche liegt relativ hoch, vorn weniger als hinten. Die Hemisphären sind flach und länglich. Das Kleinhirn liegt frei und wird vom Neocortex nicht überragt. Das Furchenmuster der Hemisphären ist einfach, jedoch teilweise vom

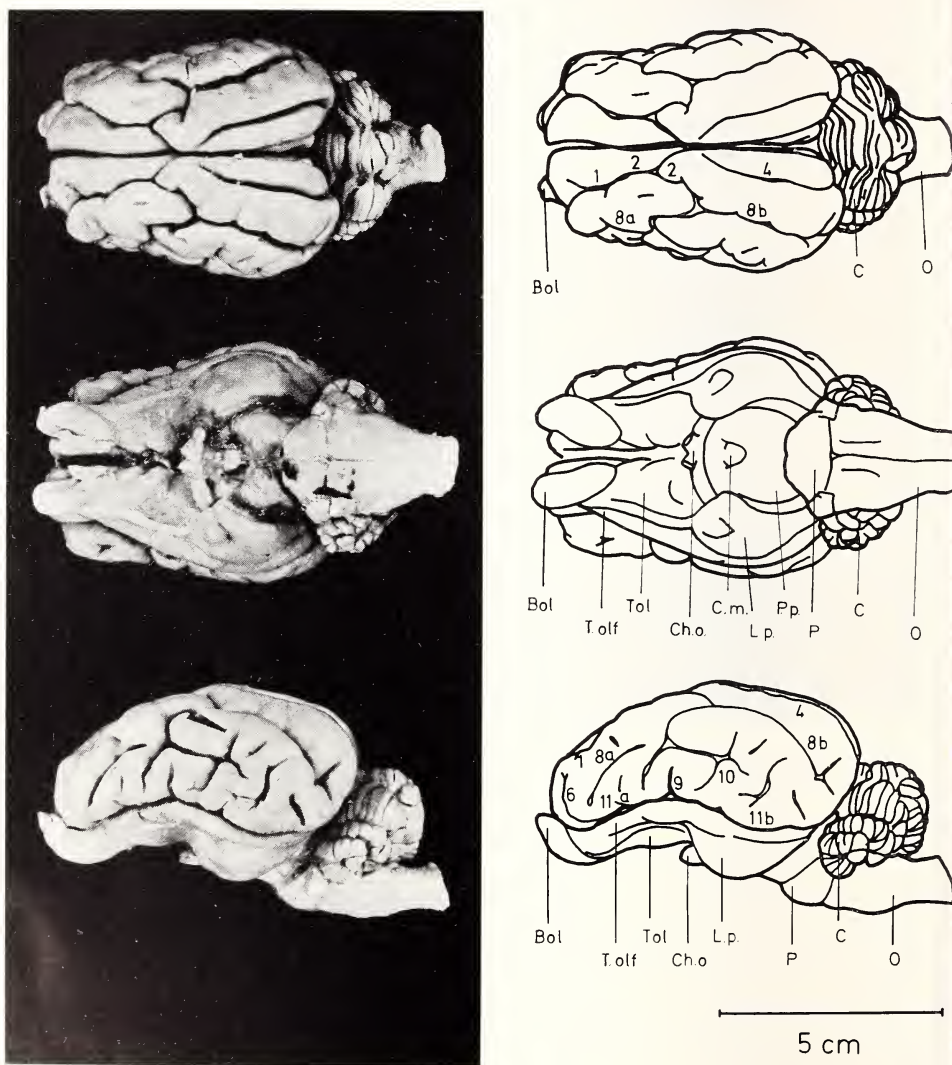


Abb. 10. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Tayassu tajacu*. Abk. wie in Abb. 5; Furchenbezeichnungen im Text

Grundtyp bei *Babirussa* abweichend. Dieses gilt besonders für die Lateralansicht. Die Fissura Sylvii (9) ist nur sehr kurz, die Fissura suprasylvia posterior (8b) flacher als beim Hirscheber. Der Bereich zwischen beiden Furchen ist stark fissuriert. Diese relativ tiefen, neu auftretenden Furchen werden mit Fissura ectosylvia (10) der Suiden homologisiert.

Folgende Merkmalbesonderheiten werden zusammengefaßt: Längliche, gestreckte Gesamtform; kastenförmige Hemisphären, vorn breit und hoch, hinten schmal und flach, aber lang; kleine, stark überwölbte Bulbi olfactorii; vorn flaches, hinten hohes Althirn; nicht überwölbtes, aber flaches Cerebellum; einfaches Furchenmuster vom abgewandelten Schweinetyt.

b. Vergleich der Suiden-Gehirne

Die ermittelten Werte für Hemisphärenlängen, -breiten und -höhen von Suidengehirnen sind in Tab. 2 zusammengefaßt und in Abb. 11 gegen die Formolhirngewichte abgetragen. Insgesamt zeigen sich für alle drei Relationen gute Zuordnungen der einzelnen Wertepaare zu je einer Geraden. Hemisphärenlängen, -breiten und -höhen sind demnach bei allen wilden Schweinen vom Hirngewicht abhängig. Es lassen sich die Gehirne der verschiedenen Spezies durch die ermittelten Maße nicht voneinander unterscheiden. Auf Grund dieser Korrelation gilt für die Beziehung Hemisphärenlänge, -breite, bzw. -höhe zum Körpergewicht der Tiere eine entsprechende Abhängigkeit wie für Hirngewicht vom Körpergewicht (Abb. 3). *Hylochoerus* hat seinem Körpergewicht entsprechend nicht nur die leichtesten Gehirne, sondern auch die kürzesten, schmalsten und flachsten Hemisphären aller Suiden. Es ist hier nicht nur die geringste Cephal-

Tabelle 2

Formolhirngewichte (FHG), Hemisphärenlängen (HL), Hemisphärenbreiten (HB), Hemisphärenhöhen (HH), Längen: Fissura Sylvii — Occipitalpol (SOL) und Fissura cruciata — Occipitalpol (COL), Gesamtfurchenlängen (GFL), Furchenlängen der Hemisphärenvorderregionen (VFL) und der Hemisphärenhinterregionen (HFL) von Suiden

		FHG g	HL mm	HB mm	HH mm	SOL mm	COL mm	GFL mm	VFL mm	HFL mm
Hm	1	146,5	87	36	45	49	61	570	180	304
Bb	1	119,6	76	34	36	38	42	464	177	236
Bb	2	72,1	69	27	32	37	43	383	140	199
Pa	2	126,0	83	35	42	46	52	646	232	347
Pa	3	106,0	73	32	35	42	47	539	188	291
Pa	4	121,0	77	33	39	45	53	555	194	291
Pa	5	128,1	82	33	40	43	49	589	199	333
Pa	6	141,0	78	36	39	49	52	567	189	321
Pa	7	126,2	72	33	40	41	52	522	169	300
Pp	1	136,5	76	33	41	46	38	490	202	241
Pp	2	63,1	60	27	30	32	29	385	161	173
Ss	1	192,4	91	37	48	48	44	690	309	321
Ss	2	174,5	85	37	48	44	48	629	236	336
Ss	3	149,0	83	36	42	47	47	546	213	275
Ss	4	193,2	88	—	—	—	—	672	287	318
Ss	5	171,0	81	35	45	44	44	690	299	326
Ss	6	202,0	86	36	47	46	52	693	290	339

Hm — *Hylochoerus meinertzhageni*, Bb — *Babirussa babyrussa*, Pa — *Phacochoerus aethiopicus*, Pp — *Potamochoerus porcus*, Ss — *Sus scrofa*

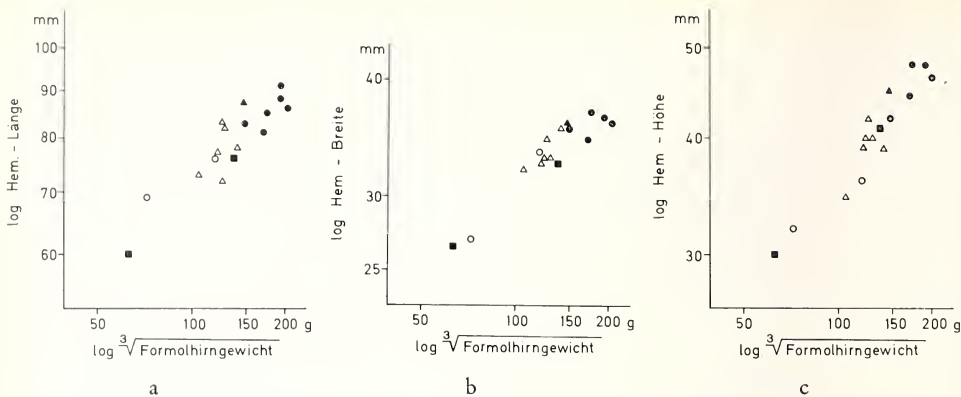


Abb. 11. Beziehungen zwischen Hemisphärenlänge (a), Hemisphärenbreite (b) und Hemisphärenhöhe (c) und dem Formolhirngewicht bei Suiden. Symbole wie in Abb. 4

sation, sondern wahrscheinlich auch die geringste Neocorticalisation zu erwarten. *Phacochoerus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* haben, so gefolgert, einen etwas höheren Grad der Neocorticalisation erreicht, während für *Sus* der höchste anzunehmen ist.

Bei der vergleichenden Betrachtung der Suidengehirne fiel auf, daß auf den Gehirnen von *Phacochoerus* und *Hylochoerus* die Fissura cruciata vorn auf der Hemisphäre liegt, und die caudal davon gelegene Region größer ist als bei den übrigen Suiden. Es erhebt sich die Frage, ob diese Bereiche nach caudal, über das Kleinhirn hinweg ausgewachsen sind, oder ob die Fissura cruciata durch Vorverlagerung eine Größenzunahme occipitaler Bereiche bewirkt hat. Die Lage der Fissura Sylvii auf den Hemisphären kann als konstant angenommen werden. Sie ist phylogenetisch zunächst als Grube (= Fossa Sylvii) angelegt und wird erst später durch Vertiefung und anschließende Überlappung der Ränder zu einer Furche geschlossen (JACOB und ONELLI 1911).

Die Maße für SOL (Tab. 2) spiegeln ihre Lage auf den Hemisphären wilder Schweine wider. Die Abtragung dieser Werte gegen die Hirngewichte im doppelt logarithmischen System zeigt gute Korrelationen aller Werte zu einer Geraden (Abb. 12 a). Damit wird bewiesen, daß die Fissura Sylvii auf allen Schweinehemisphä-

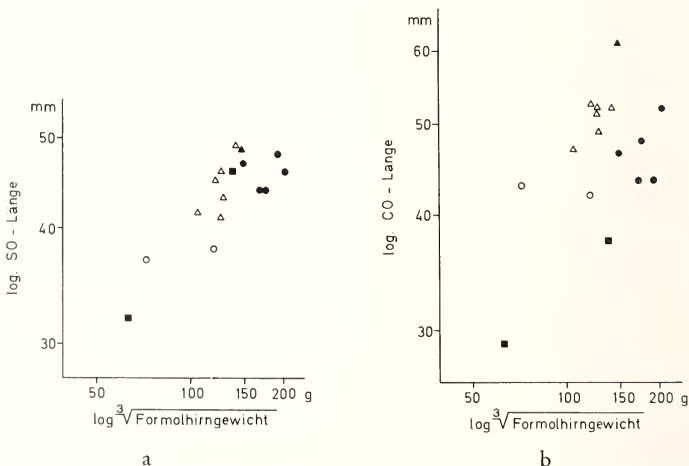


Abb. 12. Beziehungen zwischen den Maßen SOL (a) und COL (b) und dem Formolhirngewicht bei Suiden. Symbole wie in Abb. 4

ren an gleicher Stelle liegt. Die Maße für COL (Tab. 2) zeigen in gleicher Weise die Lage der Fissura cruciata auf den Hemisphären an. Abb. 12b zeigt keine eindeutige Zuordnung aller Werte zu einer Geraden. Während die Wertepaare von *Sus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* etwa auf einer Geraden liegen, heben sich *Hylochoerus* und *Phacochoerus* durch größere CO-Längen davon ab. Der eine herausfallende Wert von *Babirussa* entstammt dem Gehirn eines juvenilen Tieres. Wegen der konstanten Lage der Fissura Sylvii kann angenommen werden, daß die Fissura cruciata auf Riesenwaldschwein- und Warzenschweingeirnen nach frontal verschoben ist. Damit ist die Vergrößerung der occipitalen Region gegenüber *Sus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* durch Vorverlagerung der Fissura cruciata erreicht worden.

Wie bereits oben erwähnt, ist Furchung der Hemisphären Ausdruck von Oberflächenvergrößerung. Nunmehr ist zu prüfen, ob die Fissuration der Suidengeirne die ermittelten unterschiedlichen Evolutionshöhen bestätigt oder nicht. Die Gesamtfurchenlängen bei Suiden (Tab. 2) zeigen durch Korrelation aller Werte zu einer Geraden direkte Abhängigkeit vom Hirngewicht (Abb. 13a). Den einzelnen Spezies stehen demnach entsprechend ihren Hirngrößen gleiche Furchenlängen zur Verfügung. Die enge

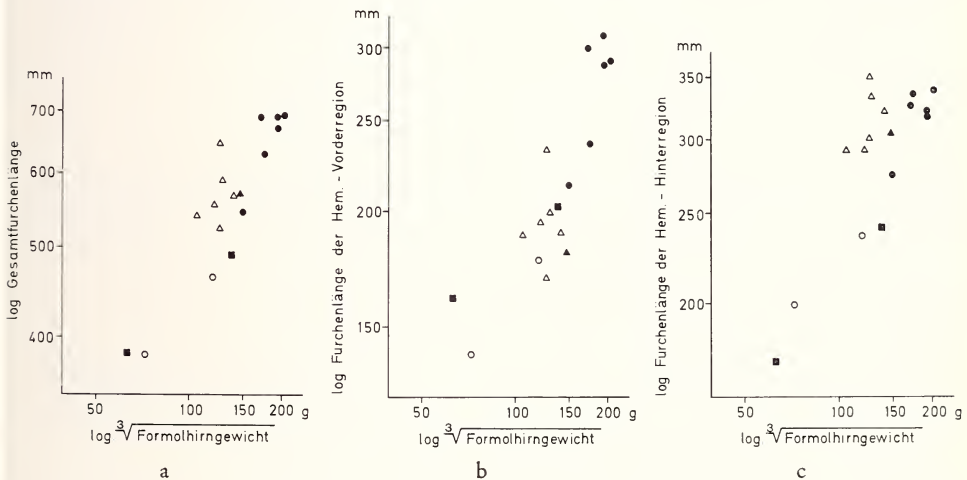


Abb. 13. Beziehungen zwischen Gesamtfurchenlänge (a), Furchenlänge der Hemisphärenvorderregion (b) und der der Hemisphärenhinterregion (c) und dem Formolhirngewicht bei Suiden. Symbole wie in Abb. 4

Beziehung zwischen Furchung und Hirngewicht bestätigt die unterschiedlichen Evolutionsniveaus der wilden Schweine, da Furchenlängen vom Körpergewicht der Tiere in gleicher Weise abhängen wie die Hirngewichte (Abb. 3). Riesenwaldschweine haben entsprechend ihrer Körpergröße die geringste Hemisphärenfurchung, *Babirussa*, *Potamochoerus* und *Phacochoerus* etwas mehr, und *Sus*gehirne sind am stärksten gefurcht.

In der vergleichenden Betrachtung wurde auf artspezifische Unterschiede in Lage und Verlauf der Furchen hingewiesen. Besonders Verkürzungen, Verlängerungen oder „neu“ auftretende Fissuren fielen auf. Das deutet auf schwächere, bzw. stärkere Oberflächenvergrößerungen in einzelnen Neocortexregionen hin. Deshalb wurden die Furchenlängen der Hemisphärenvorderregion einerseits und die der -hinterregion andererseits zusammengefaßt. Die Werte gehen aus Tab. 2 hervor. Abb. 13b und c zeigen die Relation zu den Hirngewichten der Tiere. Die Wertepaare von *Sus*, *Hylochoerus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* sind in Abb. 13c gut zu einer Geraden korreliert, während sich die Warzenschweine davon abheben. Das bedeutet, daß die Hemisphärenhinter-

region von Warzenschweinen stärker gefurcht ist als die der übrigen Suiden. Dagegen haben die Vorderregionen der *Phacochoerus*-Hemisphären kürzere Furchenlängen als die der übrigen Suiden (Abb. 13b).

Alle durchgeführten Vergleiche deuten auf artspezifische cytoarchitektonische Neocortexgliederungen hin. Bei — relativ zum Hirngewicht — gleichen Hemisphärenformen und gleichen Gesamtfurchenlängen unterscheiden sich die einzelnen Furchen in Lage und Ausdehnung artkennzeichnend. Es können unterschiedliche Spezialisierungen an-

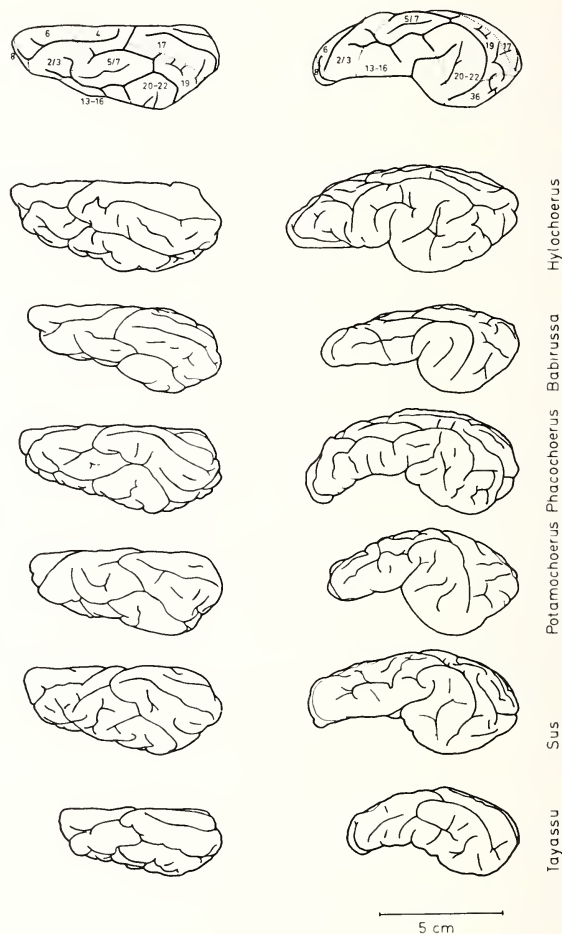


Abb. 14. Vergleich der Hemisphärenmuster von dorsal und lateral. Oben — neocorticale Gliederung der *Sus* — Hemisphäre nach STEPHAN 1951. Erläuterungen im Text

genommen werden, die möglicherweise mit Verhalten und Lebensweise der Tiere in Zusammenhang gebracht werden können. Für die Beurteilung der Oberflächenzunahme in den verschiedenen Regionen ist die Einteilung der Wildschweinhemisphäre in Felder zu Rate zu ziehen. Diese ist von STEPHAN (1951) vorgenommen worden und in Abb. 14 den Dorsal- und Lateralansichten der Hemisphären wilder Schweine vergleichend gegenübergestellt. Es werden folgende acht neocorticale Hauptregionen unterschieden:

1. praezentrale Hauptregion

Area gigantopyramidalis (4)

Dieses Feld ist nach caudal und lateral durch Haupt- und Vorderast der F. cruciata zu begrenzen. Es wird als Primärfeld für tonische Spezialbewegungen und willkürliche Bewegungen des Rumpfes, Kopfes und der Extremitäten angesehen.

Area frontalis agranularis (6)

Sie schließt nach frontal an (4) an und wird lateral durch die F. coronalis begrenzt. Sie zeigt die gleichen Spezialbewegungen wie (4), jedoch erst nach stärkerer Reizung.

2. granuläre frontale Hauptregion

Area frontalis anterior (8)

Dieses Feld bildet das Stirnhirn von der F. praesylvia nach median. Seine Funktionen beim Menschen sind die des Antriebes und der höheren seelischen Hemmungen, die erst ein soziales Zusammenleben ermöglichen.

3. parietale Hauptregion

Area parietalis (5/7)

Sie stellt ein sensibles Feld dar. Es steht mit den Rezeptoren in der Schnauze des Schweines in Verbindung. Begrenzt wird es durch F. diagonalis, F. suprasylvia und F. cruciata.

4. postzentrale Hauptregion

Area postcentralis (2/3)

Sie zeigt große Ähnlichkeit mit (5/7). Die genaue Funktion ist noch ungeklärt. Begrenzt wird sie nach median durch die F. coronalis.

5. insuläre Hauptregion

Area insularis (13/16)

Sie liegt bogenförmig um die Insula und ist im Furchenbild nur nach dorsal durch die F. suprasylvia anterior abzugrenzen. Die caudale Begrenzung bildet eine Linie vom frontalen Ende der F. suprasylvia posterior bis zu ihrem caudalen Ende. Die Funktion dieses Feldes ist noch ungeklärt. Es werden Beziehungen zum Geschmackssinn und zum Riechhirn vermutet.

6. occipitale Hauptregion

Area striata (17)

Sie erstreckt sich von der Fissura splenialis auf der Medianfläche des Gehirns bis fast an die F. ectolateralis. Nach vorn reicht sie bis an die F. cruciata. Sie stellt die Sehsphäre dar.

Area occipitalis und praeoccipitalis (18/19)

Sie liegen bogenförmig um (17) herum und sind lateral durch F. suprasylvia posterior zu begrenzen. Ihnen sind Augenbewegungen und optische Orientierung zugeordnet.

7. temporale Hauptregion

Area temporalis (20–22)

Sie wird nach dorsal und caudal durch die F. suprasylvia posterior begrenzt. Nach vorn und ventral stößt sie an die insuläre Hauptregion. Hier werden wahrscheinlich Sinnes-eindrücke und eventuell auch Gleichgewichtsempfindungen verarbeitet.

8. cinguläre Hauptregion

Dieses Feld sei nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Es liegt auf der Medianfläche der Hemisphäre und kann hier nicht vergleichend betrachtet werden.

Die *vergleichende Betrachtung der Furchenmuster* (Abb. 14) zeigt artspezifische Ausbildung und Lage der neocorticalen Hauptregionen. Vergrößerung einzelner Areae hat offenbar Verkleinerung anderer zur Folge. Aus Verhaltensbeschreibungen (FRÄDRICH 1967; MOHR 1960) ist bekannt, daß Warzen- und Riesenwaldschweine die einzigen tagaktiven Suidenarten sind. Abb. 14 zeigt nochmals die stärkste Ausbildung der occipitalen Hauptregion bei beiden Spezies. Dabei gilt für *Phacochoerus* die größte Oberfläche in diesem Bereich, da nicht nur die Fissura cruciata nach frontal verschoben ist, sondern auch „neue“ Furchen in der Region der Area striata auftreten. Dieses ist möglicherweise auf das Leben dieser Tiere in offener Savanne zurückzuführen. Dadurch werden für Warzenschweine stärkere optische Leistungen wahrscheinlich als für waldbewohnende Riesenwaldschweine. Alle übrigen Suiden führen hauptsächlich ein nacht-aktives Leben im Wald, und ihre optische Orientierung steht hinter der olfaktorischen und akustischen weit zurück. Infolgedessen sind auch ihre occipitalen Hauptregionen etwa gleich stark ausgebildet.

Weiterhin fallen bei *Hylochoerus*-, *Babirussa*- und *Phacochoerus*hemisphären relativ kleine parietale Hauptregionen auf. „Wühlbewegungen im Erdboden mit der Rüsselscheibe sind ein fester Bestandteil der Nahrungssuche bei den Pekaris und den meisten Suiden. Nur *Hylochoerus*, *Babirussa* und — zumindest in weiten Teilen seines Verbreitungsgebietes — *Phacochoerus* wühlen dabei wenig oder gar nicht.“ (FRÄDRICH 1967, S. 12). Es kann angenommen werden, daß die Verkleinerung der Area parietalis damit in Zusammenhang steht. *Potamochoerus* hat diese Region nach median ausge- dehnt, wie an der verkürzten Fissura cruciata zu erkennen ist.

Die Vergleiche von Hemisphärenform, Furchungsintensität und neocorticaler Gliederung geben erste Einblicke in artspezifische, unterschiedliche Ausbildungen. Genaue quantitative Analysen werden erforderlich, bevor weitere Aussagen zulässig sind.

Zusammenfassung

Erste Orientierungen über die Beziehung Hirngewicht:Körpergewicht in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848 werden durchgeführt. Die „normale“ interspezifische Abhängigkeit der Hirngewichte von der Körpergröße der Tiere wird bestätigt. Spezies der Unterordnung Nonruminantia Scopoli, 1777 haben primitivere Gehirne als die der Unterordnung Tylopoda Illiger, 1811 und der Ruminantia Scopoli, 1777. Eine Beschreibung der Gehirne der Teilordnung Suina Gray, 1868 erhellt artspezifische Merkmalsbesonderheiten, die durch Maße erfaßt werden. Der Vergleich von Suidengehirnen wird diskutiert, und Unterschiede werden hervorgehoben. Besonderheiten in der Hemisphärenfurchung werden auf unterschiedlich starke Ausbildung neocorticaler Regionen zurückgeführt. Diese wird mit Verhaltensbesonderheiten der Spezies in Zusammenhang gebracht und diskutiert.

Summary

On the evolution of the Artiodactyl brain with special reference to the Suina Gray, 1868

Preliminary information on the relation between brain- and bodysize in the order Artiodactyla Owen, 1848 is given. The „normal“ interspecific interdependence is confirmed by means of the

allometrical method. The lower brainweight of nonruminants in comparison with that of tylopods and ruminants indicates that the nonruminants in general are on a more primitive evolutionary level. Brain descriptions of *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas, 1904, *Babirussa babyrussa* Linné, 1758, *Phacochoerus aethiopicus* Pallas, 1767, *Potamochoerus porcus* Linné, 1758, *Sus scrofa* Linné, 1758 and *Tayassu tajacu* Linné, 1758 show characteristic hemispheric shapes and neocortical fissurations. These were measured and compared. The characteristic fissuration of the species studied indicates differences in the size and therefore possibly in the function of neocortical areas. The possible significance of this specific pattern for the behavior is discussed.

Literatur

- ANTHONY, R. (1938): Essai de recherche d'une expression anatomique approximative du degré d'organisation cérébrale autre que le poids de l'encéphale comparé au poids du corps. Bull. Soc. d'Anthrop. de Paris, Série 8/9, 17—67.
- BONIN, G. v. (1937): Brain weight and body weight of mammals. J. Gen. Psychol. 16, 379—389.
- BRUMMELKAMP, R. (1937): Normale en abnormale Hersengroei in Verband met de Cephalisatie — leer. Amsterdam, S. 10.
- COUNT, E. W. (1947): Brain and body weight in man: Their antecedents in growth and evolution. Ann. N. Y. Acad. Sciences 46, 993—1122.
- CRILE, G., and QUIRING, D. P. (1940): A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3690 animals. Ohio J. Science 40, 219—259.
- FLATAU, E., and JACOBSON, L. (1899): Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere. Berlin.
- FRÄDRICH, H. (1967): Das Verhalten der Schweine (Suidae, Tayassuidae) und Flußpferde (Hippopotamidae). Hdb. Zool. 8/10, 1—44.
- GORGAS, M. (1966): Betrachtung zur Hirnschädeldkapazität zentralasiatischer Wildsäugetiere und ihrer Hausformen. Zool. Anz. 176, 227—235.
- HALTENORTH, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. Hdb. Zool. 8/1, 1—167.
- HERRE, W., and THIEDE, U. (1965): Studien an Gehirnen südamerikanischer Tylopoden. Zool. Jb. Anat. 81, 155—176.
- HERRE, W., and RÖHRS, M. (1970): Domestikation und Stammesgeschichte. In: „Die Evolution der Organismen“ Fischer, Stuttgart (im Druck).
- HRDLICKA, A. (1905): Brain weight in vertebrates. Smiths. miscell. coll. 48, 89—112.
- JACOB, C., and ONELLI, C. (1911): Vom Tierhirn zum Menschenhirn. München.
- KRUSKA, D. (1970): Vergleichend cytoarchitektonische Untersuchungen an Gehirnen von Wild- und Hausschweinen. Z. Anat. Entw. gesch. (im Druck).
- MANGOLD — WIRZ, K. (1966): Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien. Acta anat. 63, 449—508.
- MOHR, E. (1960): Wilde Schweine. Neue Brehm Büch. 247.
- OBOUSSIER, H., and SCHLIEMANN, H. (1966): Hirn—Körpergewichtsbeziehungen bei Boviden. Z. Säugetierkde. 31, 464—471.
- RÖHRS, M. (1959): Allometrische Untersuchungen an Canidengehirnen. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Frankfurt a. M. 1958, 295—307.
- (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. 162, 1—95.
- (1961): Allometrieforschung und biologische Formanalyse. Z. Morph. Anthropol. 51, 289—321.
- (1966): Vergleichende Untersuchungen zur Evolution der Gehirne von Edentaten. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 4, 196—208.
- SIGMUND, L. (1968): Das Gehirn der Schliefer (Hyracoidea Huxley, 1869) als anatomische Grundlage für den Vergleich mit den Ungulaten. Acta soc. zool. Bohemoslov 32, 262—271.
- STARCK, D. (1954): Die äußere Morphologie des Großhirns zwergwüchsiger und kurzköpfiger Haushunde, ein Beispiel zur Entstehung des Furchungstypus. Gazeta Med. Portug. Lisboa 7, 210—224.
- (1962): Die Evolution des Säugetiergehirns. Wiesbaden, Steiner.
- STEPHAN, H. (1951): Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau des Hirnes von Wild- und Haustieren. Zool. Jb. Anat. 71, 487—586.
- (1954): Vergleichend — anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. Exl. Morph. Jb. 93, 425—471.
- and BAUCHOT, R. (1965): Hirn- und Körpergewichtsbeziehungen bei den Halbfaffen. Acta Zool. 46, 209—231.
- THENIUS, E., and HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin, Springer.
- THIEDE, U. (1966): Zur Evolution von Hirneigenschaften mitteleuropäischer und südamerikanischer Musteliden. Z. zool. Syst. u. Evolut.-forsch. 4, 318—377.

- WARNCKE, P. (1908): Mitteilungen neuer Gehirn- und Körpergewichtsbestimmungen bei Säugtieren nebst Zusammenstellung der gesamten bisher beobachteten absoluten und relativen Hirngewichte bei den verschiedenen Spezies. *J. Psychol. Neurol.* **13**, 355—403.
- WEBER, M. (1896): Vorstudien über das Hirngewicht der Säugethiere. *Festschrift f. Gegenbaur* 3, Leipzig.
- WEIDEMANN, W. (1970): Vergleichende Untersuchungen an Gehirnen südamerikanischer Nagetiere. *Z. wiss. Zool.* **181**, 66—139.

Anschrift des Verfassers: Dr. DIETER KRUSKA, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3 Hannover, Bischofsholer Damm 15

Die Beziehung von Hirngewicht und Körpergewicht bei Wölfen und Pudeln sowie deren Kreuzungsgenerationen N₁ und N₂

VON WOLFGANG WEIDEMANN

Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover

Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs

Eingang des Ms. 20. 3. 1970

Durch die Domestikation werden die Stammarten der Haustiere Einflüssen durch den Menschen ausgesetzt, die zu einer tiefgreifenden Umgestaltung des Tierkörpers sowohl im morphologischen als auch im physiologischen und biochemischen Bereich führen. Domestikationseffekte am Zentralnervensystem sind schon seit längerem bekannt. Sie sind meistens in einer erheblichen Gewichtsreduktion des Gehirns manifestiert. Diese Größenreduktion des Gehirns in der Domestikation scheint teils modifikatorisch bedingt und teils genetisch fixiert zu sein.

Für umweltbedingte Modifikationen sprechen Beobachtungen an Gefangenschaftstieren von Wildformen und an verwilderten Haustieren. An mehreren Wildformen in Gefangenschaft wurden z. B. Hirngrößenreduktionen nachgewiesen, die schon in der ersten Generation beträchtliche Werte erreichen können (RÖHRS 1961). Sie sind jedoch nicht für alle Arten gleich stark und offensichtlich auch beeinflussbar durch den Modus der Gefangenschaft. Für eine umweltbedingte Beeinflussung der Hirngröße sprechen weiterhin Beobachtungen an Gehirnen verwilderter Haustiere (KLATT 1932, HÜCKINGHAUS 1965, HERRE und RÖHRS 1970), bei denen eine Hirngewichtszunahme bis zu 15% zu beobachten ist; das Hirngewicht der Wildarten wird aber nach dem bisherigen Wissen nicht wieder erreicht. An verwilderten Haustieren zeigt sich deshalb auch deutlich die genetische Fixierung der Hirngrößenreduktionen. Offensichtlich ist die Differenz in der Hirngröße zwischen verwilderten Haustieren und ihrer wilden Stammform Ausdruck des genetischen Einflusses durch die Domestikation.

Um über die Erbllichkeit von Änderungen morphologischer Strukturen des Gehirns in der Domestikation neue Daten zu gewinnen, wurden im Institut für Haustierkunde der Universität Kiel Pudel und Wölfe verpaart und ebenso deren N₁-Generation. Gezielte Kreuzungsexperimente zwischen der Wildform und der domestizierten Form einer Säugetierspecies liegen bisher noch nicht vor. Intraspezifische Kreuzungen von Hunderassen führte KLATT durch, um über die Erbllichkeit der Form und Furchen von Gehirnen Aufschluß zu erhalten. Es liegen weiterhin vor Ergebnisse einer interspezifischen Kreuzung zwischen Coyote und Schakal (HERRE 1966).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: [35](#)

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

Artikel/Article: [Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868 214-238](#)