

# Über die postnatale Hirnentwicklung bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae; Mammalia)<sup>1</sup>

Von D. KRUSKA

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

Eingang des Ms. 8. 11. 1974

## Einleitung

Ontogenetische Untersuchungen an den Gehirnen von Säugetieren sind aus mehreren Gründen erforderlich. In erster Linie sind genauere Kenntnisse bei möglichst vielen Arten erstrebenswert, da auf diese Weise Prinzipien ontogenetischer Abläufe deutlich werden. Vergleiche mit Vorstellungen über den Ablauf phylogenetischer Hirnentfaltung werden dadurch ermöglicht, so daß Gemeinsamkeiten und Gegensätzlichkeiten von individueller und stammesgeschichtlicher Entwicklung sicher bewertet werden können. Dieses führt letztlich zum besseren Verständnis evolutiver Vorgänge. Die vorliegende Studie soll dazu einen Beitrag liefern, indem die postnatale Hirnentwicklung von Krabbenwaschbären aus Surinam, die wir der Unterart *Procyon cancrivorus cancrivorus* zurechnen (LÖHMER 1975 a), aufgezeigt wird.

Studien zur Ontogenese des Gehirns sind aber auch unter funktionellen Aspekten interessant. Das Zentralnervensystem ist als das morphologische Substrat für die vielfältigen Lebensäußerungen der Tiere verantwortlich. Es können deshalb grundsätzlich Ergebnisse der Verhaltensforschung mit Resultaten der Hirnforschung verglichen werden. Das betrifft ganz besonders solche Leistungen des Gehirns, die sowohl mit Methoden der Verhaltensforschung als auch mit Methoden der Hirnforschung erfaßbar sind. In der Regel sind das die Leistungen der Sinnesorgane und der damit korrelierten sinnesabhängigen Hirnzentren. Die postnatale Entwicklung des Verhaltens von Krabbenwaschbären ist von LÖHMER (1975 b) beschrieben worden. Ein weiteres Anliegen der vorliegenden Studie soll daher der Versuch sein, postnatale Hirnentwicklung mit postnataler Verhaltensentwicklung zu parallelisieren.

Krabbenwaschbären erscheinen für solche Untersuchungen besonders geeignet. Sie werden genau wie die nordamerikanischen Waschbären und andere Carnivoren zu der Gruppe der Nesthocker gezählt, da ihre Jungen in einem relativ unfertigen Zustand geboren werden. Gerade bei Nesthockern ist gegenüber Nestflüchtern die postnatale Entwicklung länger und deshalb besser einzusehen und zu beurteilen (MARTIN 1962; KRETSCHMANN 1966, 1968). Weiterhin sind Untersuchungen zur postnatalen Hirnentwicklung bisher vorwiegend an Vertretern der Rodentia durchgeführt, die relativ gering cerebralisiert sind. Procyoniden haben denselben Grad der Cerebralisation erreicht wie die Ursidae (WEIDEMANN 1975). Sie sind demnach zu den höher cerebralisierten Säugetieren zu zählen. Von solchen liegen vergleichbare Untersuchungen nur an Wölfen und Hunden vor (HERRE und STEPHAN 1955; SCHLEIFENBAUM 1973).

<sup>1</sup> Vortrag auf der 48. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde am 25. 9. 1974 in Antwerpen.

## Material und Methode

Seit 1969 konnten 55 Gehirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen Geschlechts und verschiedener postnataler Entwicklungsstadien zusammengestellt werden. Daten über Alter, Körpergewichte und Hirngewichte sind der Tabelle zu entnehmen.

Die postnatale Ontogenese des Gehirns kann qualitativ oder quantitativ gekennzeichnet werden. Eine qualitative Hirnontogenese erfaßt die fortlaufenden Differenzierungen der Hirnstrukturen. Aus deren Reifegrad wird dann auf Funktionstüchtigkeit geschlossen. Dieser Weg ist langwierig, da Schnittserien von Gehirnen kontinuierlicher Entwicklungsreihen angefertigt werden müssen. Bei dem vorliegenden Material sind solche zur Zeit noch in Arbeit. Es soll deshalb hier in einer ersten Orientierung der quantitative Weg eingeschlagen werden. Dabei gilt die Größe des Gehirns als Indikator für dessen funktionale Kapazität. Es wird davon ausgegangen, daß größere Hirne auch mehr zu leisten vermögen als kleinere. Die Hirngröße wird jedoch von mehreren Faktoren beeinflusst und kann deshalb allein keine geeignete Bezugsgrundlage sein. Die allometrischen Beziehungen zwischen Hirngröße und Alter und zwischen Hirngröße und Körpergröße werden daher am vorliegenden Material analysiert.

Weiterhin werden Gehirne verschiedener Entwicklungsstadien gegenübergestellt und vergleichend diskutiert. Auf diese Weise sind Aussagen zur postnatalen Morphogenese von Krabbenwaschbärgehirnen möglich.

## Ergebnisse

In der Größe der Gehirne von Säugetieren und in ihrer Proportionierung schlagen sich ganz allgemein Körpergröße, Alter und Cerebralisationsgrad nieder (STARCK 1962, 1965). Durch Anwendung der allometrischen Methode werden diese Faktoren berücksichtigt (FRICK 1961, 1965; KRUSKA 1970 a, 1973; REMPE 1962; RÖHRS 1959, 1961). Es muß jedoch folgendes hervorgehoben werden:

Hirngrößenvergleiche mit phylogenetischer Fragestellung müssen die Faktoren Körpergröße und Cerebralisationshöhe beachten. Durch den Vergleich nur adulter Individuen ist das Alter als hirngrößenbestimmender Faktor eliminiert.

Demgegenüber können Hirngrößenvergleiche mit ontogenetischer Fragestellung die Cerebralisationshöhe weitgehend unberücksichtigt lassen. Es ist bekannt, daß Individuen gleichalter Entwicklungsstadien (Geschwister) erheblich unterschiedliche Hirn- und Körpergewichte haben können. Individuen mit ähnlichen Hirn- und Körpergewichten können wiederum unterschiedlich alt sein. Der Einfluß von Alter und Körpergröße auf die Hirngröße ist deshalb zu beachten.

### 1. Beziehungen zwischen Hirngröße und Alter während der postnatalen Hirnentwicklung

Werden zunächst die Hirngewichte in einem doppelt logarithmischen Koordinatensystem gegen das Alter der Tiere abgetragen, so ergibt sich Abb. 1. Der normale S-förmige Verlauf der Wachstumskurve ist hier durch drei Linien gekennzeichnet, um die Zeitpunkte des „Umbruchs“ deutlicher hervorzuheben. Die vier 1 Tag alten Waschbären haben im Durchschnitt ein Hirngewicht von 3,0 g. Aus Abb. 1 geht hervor, daß zunächst — kurz nach der Geburt — nur eine geringe Hirngrößenzunahme erfolgt. Etwa ab dem 4. postnatalen Tag zeigt sich jedoch ein starker Wachstumsschub, der etwa um den 70. Tag herum beendet ist. Vom 70. Tag an ist für das Gesamthirn keine weitere Gewichtszunahme mehr festzustellen. Im Durchschnitt ist es dann 42,10 g schwer.

Im Vergleich hierzu sind die Ergebnisse von LÖHMER (1975 b) interessant. Seinen Verhaltensbeobachtungen zufolge nehmen die Krabbenwaschbären etwa zu diesem Zeitpunkt ein eigenständiges Leben innerhalb der Gruppe auf. Unter anderem verlassen sie die Hütte und gehen selbständig auf Nahrungssuche.

Tabelle

## Daten über die untersuchten Krabbenwaschbären

Name	Nr.	Geschlecht	Alter	KG	HG
	1770/P	♀	1	35	2,40
	1771/P	♀	1	51	2,56
	243/69	♀	1	53	3,50
	242/69	♀	1	72	3,50
	1362/P	♀	2	88	3,68
	1363/P	♀	5	95	4,36
	1781/P	♀	7	106	4,70
	1782/P	♀	7	130	5,70
	1749/P	♀	8	126	4,86
	1366/P	♀	11	204	7,50
	1753/P	♀	13	171	6,88
	1754/P	♀	14	143	5,98
	1365/P	♀	15	234	9,44
	1775/P	♀	17	279	10,49
	1396/P	♀	20	247	10,84
	1462/P	♀	20	391	14,25
	1378/P	♀	21	384	14,82
	1756/P	♀	22	322	12,14
	1703/P	♀	24	319	15,80
	1382/P	♀	25	406	16,49
	1783/P	♀	28	466	16,90
	1784/P	♀	28	506	18,19
	1387/P	♀	30	545	20,67
	1414/P	♀	40	617	26,36
	1785/P	♀	41	742	23,56
	1718/P	♀	49	816	28,90
	1528/P	♀	54	937	33,42
	1793/P	♀	55	946	26,92
	1717/P	♀	57	818	25,32
	278/69	♀	60	954	26,00
	1723/P	♀	65	1114	28,25
	1794/P	♀	67	972	33,03
	1748/P	♀	70	1767	36,51
	1755/P	♀	83	1824	39,77
	1821/P	♀	132	1938	38,46
	1823/P	♀	141	2234	41,68
	1836/P	♀	152	2318	39,71
Erna	523/70	♀	169	1353	35,94
	465/70	♀	215	1612	36,55
Frieda	1342/P	♀	333	2830	40,62
Friedrich	1340/P	♂	333	3652	45,96
Felicitas	1343/P	♀	334	3276	46,28
Felix	1344/P	♂	334	3380	44,84
Cassius	249/69	♂	336	3515	48,00
Ferdinand	1354/P	♂	342	3756	46,20
Frau	1355/P	♀	343	3098	42,59
Frank	1356/P	♂	343	4040	48,64
Caesar	260/69	♂	417	3887	46,00
Cecilie	425/69	♀	506	3162	41,67
	1844/P	♀	780	2109	35,99
Berta	428/69	♀	840	3999	43,17
Anton	263/69	♂	1440	5980	47,49
Claudia	1820/P	♀	—	2733	44,56
Anna	2052/P	♀	3240	2294	42,30
Axel	2056/P	♂	3240	4815	47,11

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

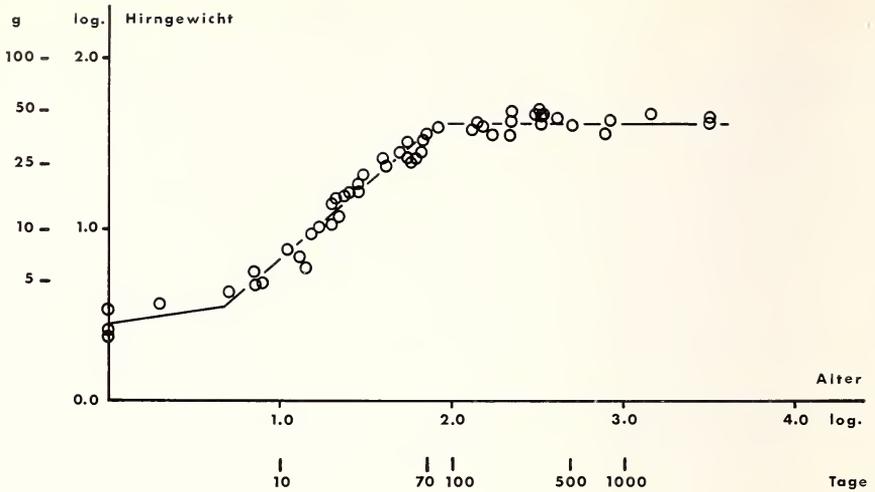


Abb. 1. Hirngewichte von *Procyon cancrivorus cancrivorus* während der postnatalen Ontogenese in Abhängigkeit vom Alter

Als ein wesentliches Kriterium zur Beurteilung des Ontogenesemodus wird von PORTMANN (1952, 1957, 1962) und MANGOLD-WIRZ (MANGOLD-WIRZ 1966; WIRZ 1950, 1954) der sogenannte Vermehrungsfaktor des Gehirns herangezogen. Er ergibt sich aus dem charakteristischen Hirnendgewicht einer Art während der Ontogenese, dividiert durch das Hirngewicht bei der Geburt. Säugetiere, deren Vermehrungsfaktor kleiner ist als 5, sind Nestflüchter, solche, deren Vermehrungszahl größer ist, werden zu den Nesthockern gezählt. Für die hier untersuchten Krabbenwaschbären ergibt sich ein Vermehrungsfaktor von 14. Dieser Wert ist höher als von MANGOLD-WIRZ (1966) für den nächsten Verwandten *Procyon lotor* (9,6) angegeben. In der Skala von MANGOLD-WIRZ (1966) würde *Procyon cancrivorus cancrivorus* an 2. Stelle hinter den extremsten Nesthockern, den Ursiden, einzuordnen sein. Diese haben Vermehrungsfaktoren zwischen 40 und 60. Innerhalb der Carnivoren werden von den Krabbenwaschbären auch die Werte für die angegebenen Caniden und Feliden überboten. Allerdings ist nach Daten von SCHLEIFENBAUM (1973) für Wölfe ein Vermehrungsfaktor von 13 zu errechnen. Dieser ist dem von *Procyon cancrivorus cancrivorus* praktisch gleich. Pudel haben hingegen eine Maßzahl von nur 9,5. Es bleibt jedoch zweifelhaft, ob der Vermehrungsfaktor für domestizierte Tiere brauchbar ist. Berechnungen nach Daten von VOLKMER (1965) ergeben für Königspudel einen Vermehrungsfaktor von 7. Zwergpudel haben demgegenüber einen doppelt so hohen Index von 14,5.

## 2. Beziehungen zwischen Hirngröße und Körpergröße während der postnatalen Hirnentwicklung

In Abb. 2 sind die Hirngewichte in einem doppelt logarithmischen System gegen die Körpergewichte abgetragen. Daraus ist ersichtlich, daß diese Beziehungen nicht durch einfache Allometrien zu kennzeichnen sind (vgl. BAUCHOT und GUERSTEIN 1970; FRAHM 1973; KRETSCHMANN und WINGERT 1971; RÖHRS 1959; SCHLEIFENBAUM 1973; u. a.). Es ergeben sich vielmehr 2 Allometriegeraden, die in einem Knick ineinander übergehen. Dieser Knick charakterisiert den Umbruch in der Abhängigkeit beider Größen voneinander. Allometrische Berechnungen ergeben für die 1. Gerade einen

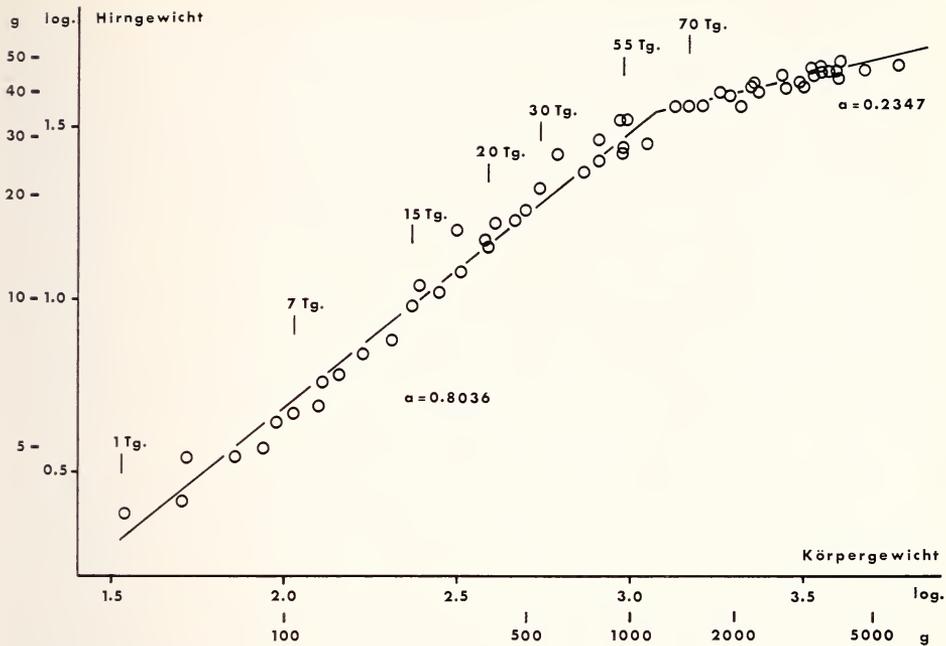


Abb. 2. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht während der postnatalen Ontogenese von *Procyon cancrivorus cancrivorus*

Anstieg von  $a = 0,80$ , während die 2. Gerade durch einen kleineren Wert von  $a = 0,23$  gekennzeichnet ist. Etwa gleichgroße Werte von  $a = 0,85$  und  $a = 0,22$  werden von SCHLEIFENBAUM (1973) für Wölfe und Pudel berechnet. Bei Krabbenwaschbären mit einem Körpergewicht von ca. 1200 g geht die 1. relativ steile ontogenetische Allometrie Gerade in eine 2. flachere Gerade über. Diese erinnert in ihrem Anstieg an die normalen intraspezifischen Beziehungen zwischen adulten kleinwüchsigen und großwüchsigen Vertretern einer Art.

In diesem Zusammenhang muß auf eine Problematik bei der Betrachtung ontogenetischer Allometrien hingewiesen werden, die seit den Untersuchungen von RÖHRS (1959) kaum Beachtung fand. Eine Interpretation der Abb. 2 als eine reine Wachstumsallometrie führt zweifellos zu folgender Aussage: Während der Ontogenese findet nach einer anfänglich starken Größenzunahme des Gehirns gegenüber dem Körpergewicht im Bereich des Knicks eine Retardation des Hirnwachstums statt, während im weiteren das Körpergewicht gegenüber dem Hirngewicht in stärkerem Maße zunimmt. Durch den geringen  $a$ -Wert von 0,23 wird aber immer noch eine weitere Hirngrößenzunahme angedeutet. Diese würde der Abb. 2 zufolge bei Krabbenwaschbären bis zu einem Körpergewicht von 5 bis 6 kg andauern. Die Tiere sind aber dann zwischen 3 und 9 Jahre alt, und es ergibt sich ein direkter Widerspruch zu Abb. 1. Hier wurde eine Hirngrößenzunahme nach etwa dem 70. postnatalen Tag nicht mehr festgestellt. Auch von den anderen Säugetieren ist bekannt, daß die endgültige Hirngröße relativ früh fixiert ist (BAUCHOT und GUERSTEIN 1970; KRETSCHMANN und WINGERT 1971). Es gilt also diesen Widerspruch zu klären.

In der vorliegenden Studie sind bei Krabbenwaschbären unterschiedliche Entwicklungsstadien verschiedener Individuen erfaßt, welche sicherlich auch unterschiedliche Körperendgrößen erreicht hätten. Postnatale ontogenetische Beziehungen zwischen

Hirn- und Körpergewichten bei kleinwüchsigen und großwüchsigen Hunderassen zeigen für die 1. Wachstumsphase höhere  $a$ -Werte der Allometrieggeraden bei körperkleinen Rassen als bei körpergroßen (RÖHRS 1959). Deshalb kann mit größter Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß für die einzelnen Individuen der untersuchten Krabbenwaschbären ihrer prospektiven Größe entsprechend auch unterschiedliche Anstiege der 1. postnatalen Phase gelten. Diese Unterschiede werden jedoch nicht deutlich, da der Körpergrößenbereich adulter Krabbenwaschbären nicht in dem Maße divergiert wie der extrem großer und kleiner Hunderassen. Der Anstieg der postnatalen Allometrie wird daher für einzelne Krabbenwaschbären in der 1. Phase um  $a = 0,80$  liegen.

Weiterhin gilt aber auch, daß das Körpergewicht immer sehr viel später erreicht wird als die endgültige Hirngröße (KRETSCHMANN und WINGERT 1971), wenn von ernährungsbedingten Gewichtsschwankungen abgesehen wird. Aus diesen unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeiten muß konsequenterweise für das Kombinat Hirngewicht zu Körpergewicht bei einem einzelnen wachsenden Individuum folgender Verlauf der ontogenetischen Allometrie resultieren:

Zunächst ergibt sich postnatal eine Gerade mit relativ größerem Anstieg (bei Krabbenwaschbären mit Anstiegen um  $a = 0,80$ ), die aber in dem Moment, da das Hirnwachstum beendet ist, in eine abszissen-parallele Gerade übergeht, da das Körpergewicht weiterhin zunimmt. Diese Gerade hat keinen Anstieg, und demzufolge ist  $a = 0$ .

Die auf dem damaligen Wissensstand begründete Annahme von RÖHRS (1959), daß sich der späte ontogenetische Wachstumsverlauf nach intraspezifischen Allometrien mit  $a$ -Werten um  $0,25$  fortsetzt, ist deshalb unwahrscheinlich. „Die Gehirne kleiner Hunde wachsen zum Körper postnatal zunächst stärker als die großer Hunde. Ab einem Körpergewicht von  $1000$  g aber nach  $a = 0,25$ ; die Gehirne großer Hunde wachsen bis zu  $5000$  g stärker als nach  $a = 0,25$ , ab dann nach  $a = 0,25$ “ (RÖHRS 1959, S. 25); oder: „Für ausgewachsene Hunde gilt die Allometriekonstante  $a = 0,25$ . Diese intraspezifische Konstante kann nicht als typische Wachstumskonstante angesehen werden; sie entspricht dem ontogenetischen Wachstum nur in den letzten Entwicklungsabschnitten“ (RÖHRS 1959, S. 26). Auch die 2. Phase der Abb. 2 darf somit nicht als reine Wachstumsallometrie interpretiert werden, da in der Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht nur noch eine Komponente, nämlich das Körpergewicht, wächst. Darauf weist bereits ARIENS KAPPERS (1936 a, b) hin.

Vielmehr ergeben sich bei mehreren Individuen einer Art, aber unterschiedlicher Körperendgrößen, auch mehrere individuelle postnatale Allometrien für die Relation Hirngewicht zu Körpergewicht. In der 2. postnatalen Phase (ab Erreichen der Hirnendgrößen) entstehen so mehrere übereinander gelegene Geraden. Diese liegen zueinander und zur Abszisse parallel, aber gegeneinander nach rechts versetzt. In Abb. 3 sind diese individuellen ontogenetischen Allometrien für 3 Krabbenwaschbären schematisch dargestellt. Daraus ergibt sich bei Tieren gleicher Cerebralisation eine Erweiterung in der hierarchischen Anordnung allometrischer Gesetzmäßigkeiten für die Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht. Die 2. Phase postnataler Ontogenesen kann dabei als individuelle Allometrie angesehen werden. Sie bildet mit einem Anstieg von  $a = 0$  die Basis. Mehrere solcher individueller Allometrien sind innerhalb einer Art in der Weise übereinander versetzt, daß ihnen intraspezifische (= interindividuelle) Allometrien übergeordnet sind. Diese haben Anstiege zwischen  $a = 0,25$  und  $a = 0,30$ . Letztere wiederum werden durch interspezifische Allometrien mit Anstiegen von  $a = 0,56$  zusammengefaßt.

Der oben erwähnte Widerspruch der vorliegenden Untersuchungen zwischen Abb. 1 und Abb. 2 ist nunmehr erklärbar. Die 2. flache Allometrieggerade aus Abb. 2 mit dem Anstieg von  $a = 0,23$  ist demnach durch eine Überlagerung von Allometrien

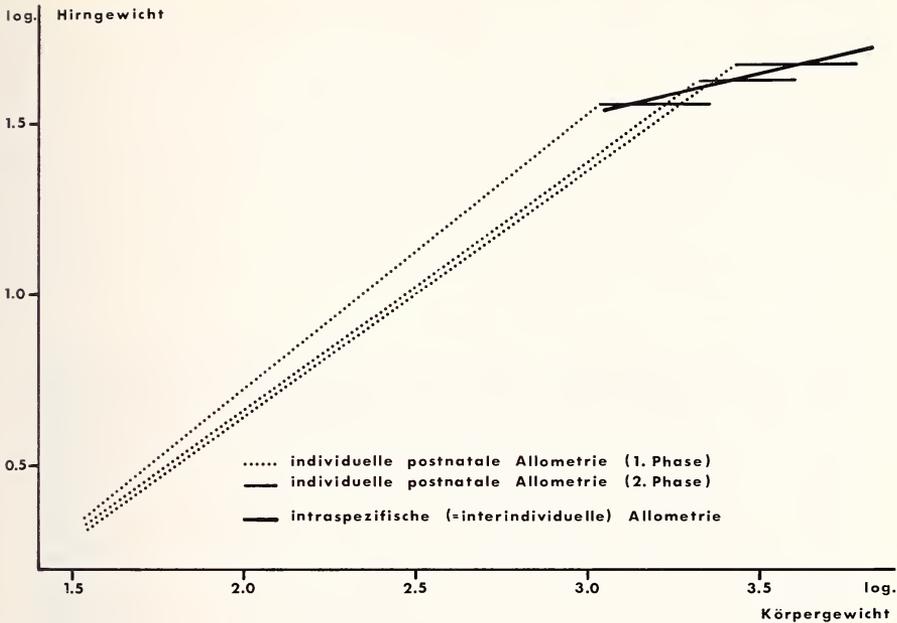


Abb. 3. Schematische Darstellung der individuellen postnatalen Wachstumsallometrien und der intraspezifischen Allometrie für die Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht

beider Phasen mit intraspezifischen Allometrien verschieden großer adulter Krabbenwaschbären zustande gekommen (vgl. Abb. 3). Darauf weisen auch bereits KRETSCHMANN und WINGERT (1971) hin.

Aus den Beziehungen zwischen individuellen Allometrien der 2. postnatalen Phase und den intraspezifischen Allometrien ergeben sich noch andere Erkenntnisse. Für intraspezifische quantitative Hirnvergleiche, wie etwa zur Ermittlung domestikationsbedingter Hirngrößenänderungen, können auch subadulte Tiere herangezogen werden. Entscheidend ist nach Abb. 3 nur, daß diese ihre Hirnendgröße bereits erreicht haben, also auf der individuellen Allometriergeraden der 2. postnatalen Phase liegen. Auch schlechte oder gute Ernährungszustände ausgewachsener Individuen würden in der Relation Hirngewicht zu Körpergewicht die Werte auf diesen Geraden nach links oder rechts verschieben. Bei ausreichendem Material, wie es für solche Untersuchungen immer wünschenswert ist, wären Lage und Anstieg der intraspezifischen Geraden nicht beeinflußt. Darauf deuten auch Untersuchungen an den Gehirnen selbst hin. Die Proportionierungen innerhalb der Gehirne zeigen bei subadulten Wildschweinen (KRUSKA 1970 b; KRUSKA und STEPHAN 1973) und Ratten (KRUSKA 1975, nach Daten von SMITH 1934) gegenüber adulten Individuen nur individuelle Schwankungen, aber keine gerichteten Veränderungen.

### 3. Morphogenese der Gehirne während der postnatalen Ontogenese

Die individuelle Entwicklung des Verhaltensinventars von *Procyon cancrivorus cancrivorus* ist dadurch gekennzeichnet, daß gewisse Komponenten früher, andere wiederum später auftreten bzw. sich manifestieren (LÖHMER 1975 b). Ähnlich ist vom Gehirn bekannt, daß es während der Ontogenese erhebliche Umproportionierungen einzelner Teile erfährt (SCHLEIFENBAUM 1973). Diese sind letztlich auch von der

Phylogese beeinflusst. Unterschiedliche Wachstumsgradienten und Entwicklungsschübe der Hirnteile bewirken unterschiedliche Hirnzusammensetzungen in einzelnen ontogenetischen Stadien. Man spricht deshalb nicht nur in der Stammesgeschichte, sondern auch während der Ontogenese von einer heterochronen, kaleidoskopartigen oder mosaikartigen Entwicklung des Gehirns (STARCK 1965).

Neben der unterschiedlichen Reifung der großen Hirnteile interessieren in bezug auf die Verhaltensontogenese besonders die Entwicklungsgeschwindigkeiten einzelner Hirnzentren, die funktional in einem System zusammenwirken. Diese Systemogenese wurde von ANOKHIN und seiner russischen Schule bereits in den 30er Jahren als wichtigster Regulator für die Hirnentfaltung angesehen (ANOKHIN 1964). Wir haben quantitative cytoarchitektonische Studien unter solchen Aspekten in Angriff genom-

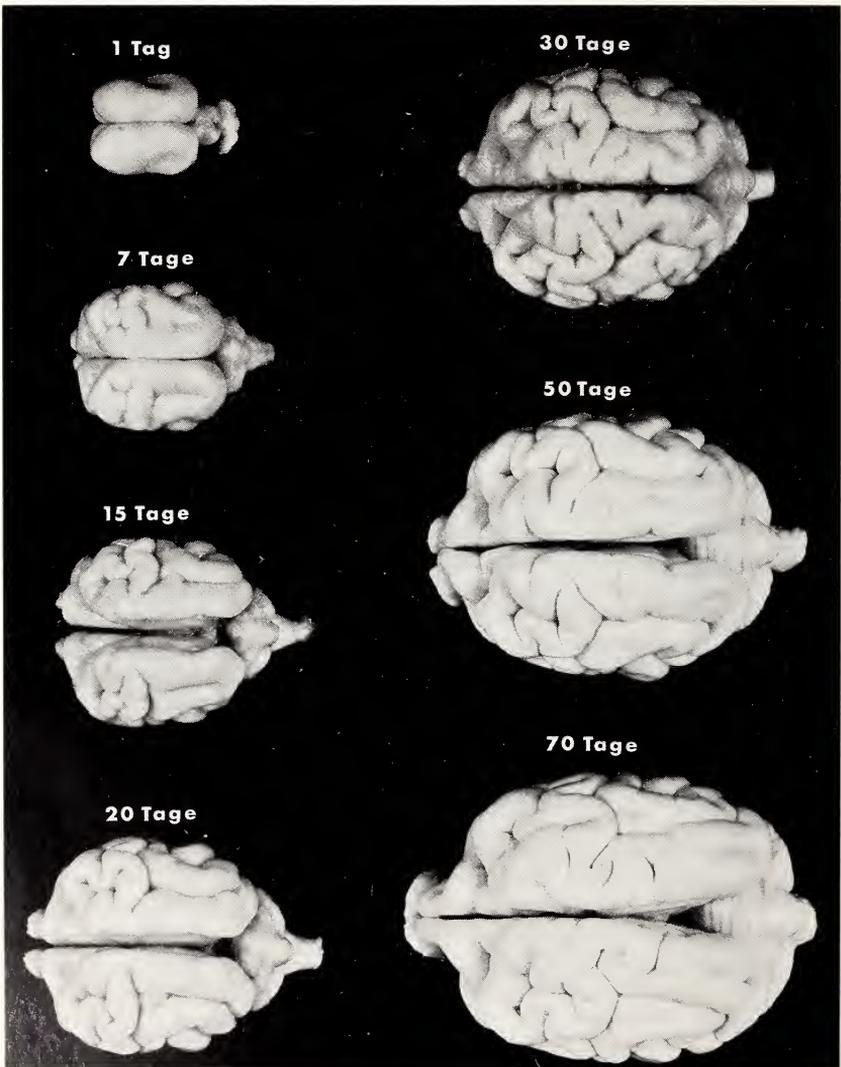


Abb. 4. Dorsalansicht der Gehirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen postnatalen Alters

men. Vorerst soll an dieser Stelle durch einen morphologischen Vergleich der Hirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen Alters die Heterochronie der Hirnentwicklung aufgezeigt werden.

Die Abb. 4, 5 und 6 zeigen vergleichende Darstellungen unterschiedlich alter Krabbenwaschbärgehirne von dorsal, lateral und ventral. Besonders überraschend ist dabei das 1. Stadium (1 Tag). Es zeigt sich ein Gehirn von ausgesprochen embryonalem Charakter. Die Zuordnung von Krabbenwaschbären zu der Gruppe der Nesthocker wird dadurch erneut bestätigt. Das Cerebellum als motorisches Zentrum ist noch kaum entwickelt, und der Blick auf das Mittelhirndach ist frei. Das liegt insbesondere an der geringen Ausbildung der Großhirnhemisphären, die noch klein und vor allem ungefurcht sind. Laterale Eindellungen weisen bereits auf die Absenkung der Fossa Sylvii in die Tiefe hin.

Im Zusammenhang damit muß auf eine Studie von STARCK (1956) über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit anderen Carnivoren hingewiesen werden. Es wird darin, wie auch kürzlich bei MÜLLER (1972), das Gehirn eines neonaten Eis-

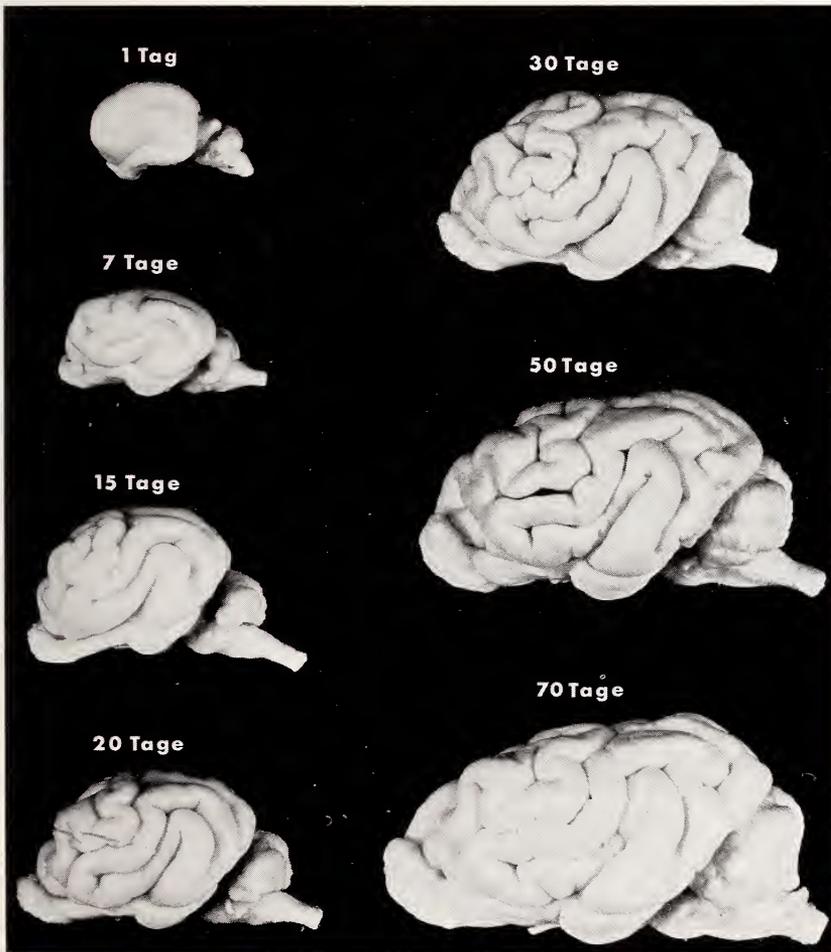


Abb. 5. Lateralansichten der Gehirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen postnatalen Alters

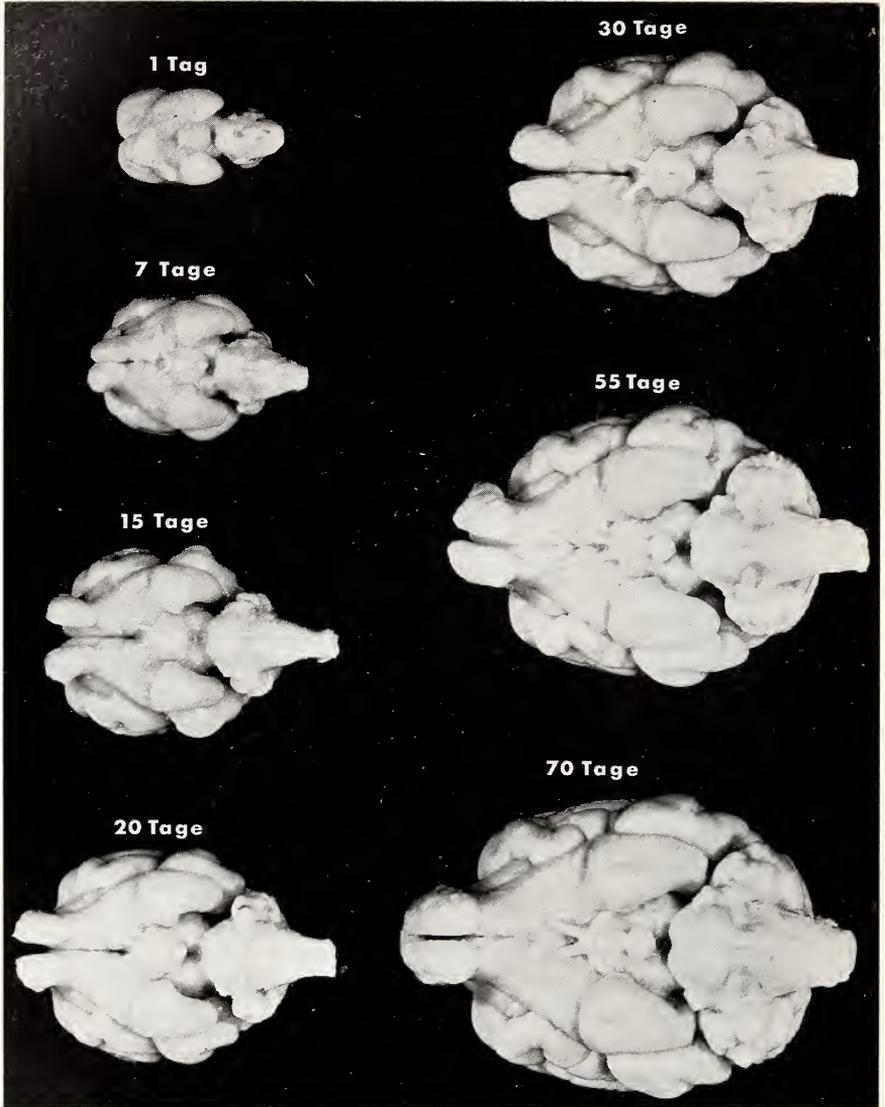


Abb. 6. Ventralansichten der Gehirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen postnatalen Alters

bären abgebildet, welches einen ähnlichen embryonalen Eindruck macht wie das der 1 Tag alten Krabbenwaschbären. Dagegen werden für neonate Hunde, Katzen und eigenartigerweise auch für Nasenbären der Art *Nasua rufa* bereits total gefurchte Hirne beschrieben. Nur HERRE und STEPHAN (1955) erwähnen in ausführlichen Beschreibungen an mehreren Hunderassen in einer einzigen Ausnahme für einen Neonaten einer besonders kleinen Zwergpudelmutter ein völlig ungefurchtes Gehirn. Der geringe Reifegrad der Ursidengehirne zum Zeitpunkt der Geburt wurde daher als eine Besonderheit bewertet. Wir sehen hier am Beispiel der Krabbenwaschbären, daß solche „unfertigen“ Gehirne bei der Geburt auch bei Procyoniden auftreten. Es bleiben weiterhin entsprechende Untersuchungen an Musteliden interessant.

Wird nun im weiteren das 7-Tage-Stadium betrachtet (Abb. 4, 5), so hat sich das Bild erheblich gewandelt. Großhirn und Kleinhirn erscheinen bereits in einer „adult-ähnlicheren“ Relation. Das Mittelhirndach ist überlagert, aber die Überdeckung des Kleinhirns durch occipitale Hemisphärenbereiche ist noch nicht weit fortgeschritten. Was aber in diesem Stadium besonders ins Auge fällt, ist die Furchung der Hemisphären. Aus Abb. 4 wird deutlich, daß im Furchungsprozeß während der Ontogenese offenbar der vordere Bereich der Hemisphäre ganz entschieden bevorzugt ist. Die Furchung occipitaler Regionen setzt hingegen erst langsam ein. Auch HERRE und STEPHAN (1955) betonen diese Tatsache bei mehreren Hunderassen. Bei Krabbenwaschbären wird die sehr starke Ausbildung vorderer Regionen auch in der Lateralansicht (Abb. 5) deutlich. Dieses bevorzugte Gebiet „lastet“ gewissermaßen wie eine Krone auf der Vorderhemisphäre und scheint die darunter gelegenen Gyri und Fissuren zu einem bogenartigen Verlauf zu zwingen, der für das Furchenmuster adulter Individuen typisch ist.

Das wird auch im 15-Tage-Stadium ersichtlich (Abb. 4, 5). Außerdem ist hier ein Auseinanderklaffen der beiden Hemisphären auffällig (Abb. 4). Der freie Blick auf die Fissura splenialis der medianen Hemisphärenfläche und auf das Corpus callosum in der Tiefe bestätigt das. Es ist möglicherweise in diesem Stadium ein Wachstumsschub innerer Endhirnregionen anzunehmen. Dabei könnte es sich an dieser Stelle um die Hippocampusformation handeln.

Am 20. Tag ist dann die Fissura interhemisphaerica wieder zunehmend geschlossen. Eine Massenzunahme der Hemisphären nach median ist wahrscheinlich. Aber selbst jetzt fällt an der Breite der Hirnhälften immer noch die bevorzugte Ausbildung vorderer Bereiche gegenüber den caudaler gelegenen auf. In der Zeit vom 15. bis 22. postnatalen Tag öffnen sich die Augen der jungen Krabbenwaschbären (LÖHMER 1975 b). Die Morphogenese der Gehirne ist dann aber noch nicht abgeschlossen. Darauf deuten auch HERRE und STEPHAN (1955) und MÜLLER (1972) hin.

In den letzten drei dargestellten Stadien (30 Tage, 50 Tage, 70 Tage) schließlich ist das charakteristische Furchenbild vorhanden, aber die Wachstumsprozesse scheinen noch nicht abgeschlossen. Aus der vergleichenden Betrachtung frontaler und caudaler Hemisphärenregionen wird ersichtlich, daß eine Massenzunahme nach vorn und hinten erfolgt. Die Hemisphären strecken sich. Das wird besonders an den Lateralansichten deutlich (Abb. 5).

Die Basalansichten (Abb. 6) zeigen in allen Stadien etwa gleichartige Proportionierung des phylogenetisch alten Allocortex. Alle Anteile scheinen in ähnlichem Verhältnis zueinander zu wachsen. Demgegenüber wird aber am basalen Anteil des Neocortex eine stärkere Zunahme der Neurinde während der postnatalen Ontogenese wahrscheinlich.

Bei einer funktionellen Deutung dieser Beobachtungen kann das Furchenbild der Hemisphären weiterhelfen. Furchen können — als Ausdruck von Oberflächenvergrößerung des Neocortex — sowohl inmitten als auch an den Grenzen einzelner Funktionsfelder auftreten. Die Fissura lateralis im caudalen Hemisphärenbereich kennzeichnet so die Lage und Ausdehnung des übergeordneten optischen Projektionszentrums. Doch welche Bedeutung ist der früher auftretenden Fissuration vorderer Bereiche beizumessen?

Hier hilft die elektrophysiologisch erstellte Funktionskarte der Somatosensorik bei *Procyon lotor* weiter (WELKER und CAMPOS 1963). Sie ist in Abb. 7 umgezeichnet wiedergegeben. Dort zeigt sich, daß zwischen der Fissura ansata und der Fissura coronalis ein Funktionsfeld liegt, welches für die Verarbeitung haptischer Impulse der Hände zuständig ist. Bei Waschbären und auch Krabbenwaschbären ist diese Region noch durch eine spezifische Furche — die Fissura triradiata — in der Mitte des Feldes vergrößert.

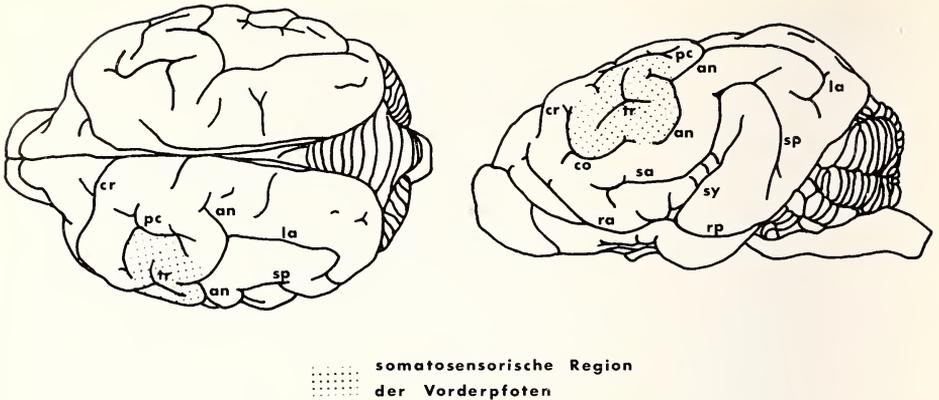


Abb. 7. Ausdehnung der somatosensorischen Region der Vorderpfoten auf der Hemisphäre von *Procyon cancrivorus cancrivorus* (nach Angaben für *P. lotor* von CAMPOS und WELKER [1963]). Abkürzungen: an = Fissura ansata; co = F. coronalis; cr = F. cruciata; la = F. lateralis; pc = F. posteruciata; ra = F. rhinalis anterior; rp = F. rhinalis posterior; sa = F. suprasylvia anterior; sp = F. suprasylvia posterior; sy = F. Sylvii; tr = F. triradiata

Wir können somit an den Hemisphären folgendes feststellen: Die postnatale Entwicklung derjenigen Region, welche die Verarbeitung von haptischen Reizen ermöglicht, setzt bei Krabbenwäschbären wahrscheinlich früher ein, als die Entwicklung der optischen Region. LÖHMER (1975 b) hat während der Verhaltensontogenese ebenfalls festgestellt, daß haptische Orientierung der optischen vorausgeht. Gleichzeitig wird deutlich, daß artspezifische Spezialisierungen relativ frühzeitig stattfinden.

#### Danksagung

Im Rahmen der Verhaltensuntersuchungen hat Herr Dr. R. LÖHMER im Institut für Zoologie, Hannover, Krabbenwäschbären nachgezüchtet und nach vorheriger Absprache einzelne postnatale Entwicklungsstadien zusammengestellt. Ich bin ihm für das Material zu Dank verpflichtet. Desgleichen danke ich Fr. E. ENGELKE für bewährte technische Assistenz.

#### Zusammenfassung

An 55 Gehirnen von Krabbenwäschbären unterschiedlichen postnatalen Alters werden die Abhängigkeiten der Hirngröße von Alter und Körpergröße untersucht. Im Alter von ca. 70 postnatalen Tagen haben die Gehirne durchschnittlich ihre Endgröße erreicht. Die Vermehrungszahl von 14 kennzeichnet Krabbenwäschbären als Nesthocker. Für die Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht werden zwei Allometrieeraden mit unterschiedlichen Anstiegen berechnet. Individuelle und intraspezifische (= interindividuelle) Allometrien werden diskutiert. Weiterhin wird die postnatale Morphogenese der Gehirne an einzelnen Entwicklungsstadien beschrieben. 1 Tag alte Krabbenwäschbären haben ähnlich wie Ursiden Gehirne, die an späte Embryonalstadien erinnern. Heterochrone Entwicklungsschübe einzelner Hirnteile werden deutlich und mit Ergebnissen der postnatalen Verhaltensontogenese in Zusammenhang gebracht.

#### Summary

*On the postnatal development of the brain of Procyon cancrivorus cancrivorus*  
(Procyonidae; Mammalia)

During the postnatal development the relation between brain size and age as well as between brain and body size is investigated in 55 crab-eating racoons. Approximately 70 days post natum the brain has reached its final size. The multiplication factor of brain size (see PORTMANN and MANGOLD-WIRZ) is found to be 14 and according to this we can classify

*Procyon cancrivorus cancrivorus* as an insectivorous (heterophagous) mammal. The relation between brain and body weight during postnatal ontogenesis can be described by two allometric lines with different slopes. Individual and intraspecific (= interindividual) allometries are discussed.

Furthermore the postnatal morphogenesis of the brain is described at different stages of development. 1 day old individuals of the investigated subspecies have brains which, like those of Ursidae, are similar to the late embryonic phase in other mammals. Heterogeneous development stages become clear. This is discussed in connection with the results of postnatal ontogenesis in behaviour.

### Literatur

- ANOKHIN, P. K. (1964): Systemogenesis as a general regulator of brain development. In: The developing brain (HIMWICH, W. A.; HIMWICH, H. E., eds.). Progress in Brain Res. 9, 54—86. Amsterdam: Elsevier.
- ARIENS KAPPERS, J. (1936 a): Brain-bodyweight relation in human ontogenesis. Proc. Royal Acad. Amsterdam 39, 871—880.
- (1936 b): Brain-bodyweight relation in human ontogenesis and the "indice de valeur cerebrale" of ANTHONY and COUPIN. Proc. Royal Acad. Amsterdam 39, 1019—1028.
- BAUCHOT, R.; GUERSTEIN, M.-M. (1970): Evolution de la Taille et de la Densité Neuroniques au cours de la Croissance Post-Natale chez le rat blanc *Rattus norvegicus* (Berkenhout). J. Hirnforsch. 12, 255—265.
- FRAHM, H. (1973): Metrische Untersuchungen an den Organen von Hamstern der Gattung *Phodopus*, *Mesocricetus* und *Cricetus*. Zool. Jb. Anat. 90, 55—159.
- FRICK, H. (1961): Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur „neuen Systematik“. Z. Säugetierkunde 26, 138—142.
- (1965): Probleme und Ergebnisse der vergleichenden Anatomie heute. Naturwiss. Rundschau 18, 227—237.
- HERRE, W.; STEPHAN, H. (1955): Zur postnatalen Morphogenese des Hirnes verschiedener Haushundrassen. Morph. Jb. 96, 210—264.
- KRETSCHMANN, H.-J. (1966): Über die Cerebralisation eines Nestflüchters (*Acomys cahirinus dimidiatus* [Cretzschmar, 1926]) im Vergleich mit Nesthockern (Albinomaus, *Apodemus sylvaticus* [Linnaeus, 1758] und Albinoratte). I. Teil: Morphologie und Allometrie. Morph. Jb. 109, 376—410.
- (1968): Über die Cerebralisation eines Nestflüchters (*Acomys [cahirinus] minous* [Bate, 1906]) im Vergleich mit Nesthockern (Albinomaus, *Apodemus sylvaticus* [Linnaeus, 1958] und Albinoratte). II. Teil: Morphologie und Allometrie der postnatalen Gehirnentwicklung von *Acomys (cahirinus) minous*, der Albinomaus und der Albinoratte. Morph. Jb. 112, 237—260.
- KRETSCHMANN, H.-J.; WINGERT, F. (1971): Computeranwendungen bei Wachstumsproblemen in Biologie und Medizin. Berlin: Springer.
- KRUSKA, D. (1970 a): Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868. Z. Säugetierkunde 35, 214—238.
- (1970 b): Vergleichend cytoarchitektonische Untersuchungen an Gehirnen von Wild- und Hausschweinen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 131, 291—324.
- (1973): Cerebralisation, Hirnevolution und domestikationsbedingte Hirngrößenänderungen innerhalb der Ordnung Perissodactyla Owen, 1848 und ein Vergleich mit der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848. Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch. 11, 81—103.
- (1975): Vergleichend-quantitative Untersuchungen an den Gehirnen von Wander- und Laborratten. I. Volumenvergleich des Gesamthirns und der klassischen Hirnteile. J. Hirnforsch. (im Druck).
- KRUSKA, D.; STEPHAN, H. (1973): Volumenvergleich allokortikaler Hirnzentren bei Wild- und Hausschweinen. Acta anat. 84, 387—415.
- LÖHMER, R. (1975 a): Vergleichende Untersuchungen über die Manipulier- und Lernfähigkeit von Waschbären (*Procyon lotor*) und Krabbenwaschbären (*Procyon cancrivorus cancrivorus*). Z. Säugetierkunde 40, 36—49.
- (1975 b): Zur Verhaltensontogenese bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae). Z. Säugetierkunde (im Druck).
- MANGOLD-WIRZ, K. (1966): Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien. Acta anat. 63, 449—508.
- MARTIN, R. (1962): Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (*Cavia cobaya* Schreb. und *Rattus norvegicus* Erxleben). Rev. Suisse Zool. 69, 617—727.
- MÜLLER, F. (1972): Zur stammesgeschichtlichen Veränderung der Eutheria-Ontogenesen. 2. Teil: Ontogenesetypus und Cerebralisation. Rev. Suisse Zool. 79, 501—566.

- PORTMANN, A. (1952): Die allgemeine biologische Bedeutung der Cerebralisations-Studien. Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. 8, 253—262.
- (1957): Zur Gehirnentwicklung der Säuger und des Menschen in der Postembryonalzeit. Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. 13, 489—497.
- (1962): Cerebralisation und Ontogenese. Med. Grundlagenforsch. 4, 1—62.
- REMPE, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. 169, 93—140.
- RÖHRS, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. 162, 1—95.
- (1961): Allometrie und Systematik. Z. Säugetierkunde 26, 130—137.
- SCHLEIFENBAUM, CH. (1973): Untersuchungen zur postnatalen Ontogenese des Gehirns von Großpudeln und Wölfen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 141, 179—205.
- SMITH, C. G. (1934): The volume of the neocortex of the albino rat and the changes it undergoes with age after birth. J. Comp. Neurol. 60, 319—347.
- STARCK, D. (1956): Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit anderen Carnivoren. Säugetierkd. Mitt. 4, 21—27.
- (1962): Die Evolution des Säugetiergehirns. Wiesbaden: Steiner.
- (1965): Die Neencephalisation (Die Evolution zum Menschenhirn). In: Menschliche Abstammungslehre (HEBERER, G., Hrsg.). Fortschritte der Anthropogenie, 103—144. Stuttgart: G. Fischer.
- VOLKMER, D. (1956): Cytoarchitektonische Studien an Hirnen verschieden großer Hunde (Königspudel und Zwergpudel). Z. Mikr.-anat. Forsch. 62, 267—315.
- WEIDEMANN, W. (1975): Zur Cerebralisation von Procyoniden und Ursiden. Z. Säugetierkunde (im Druck).
- WELKER, W. I.; CAMPOS, G. B. (1963): Physiological significance of sulci in somatic sensory cerebral cortex in mammals of the family Procyonidae. J. Comp. Neurol. 120, 19—36.
- WIRZ, K. (1950): Studien über die Cerebralisation: zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugtieren. Acta anat. 9, 134—196.
- (1954): Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria. Acta anat. 20, 318—329.

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

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: [40](#)

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

Artikel/Article: [Über die postnatale Hirnentwicklung bei Procyon cancrivorus cancrivorus \(Procyonidae; Mammalia\) 243-256](#)