

Volumenvergleich optischer Hirnzentren bei Wild- und Hausschweinen

Dieter Kruska

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

Eingegangen am 11. Juli 1972

A Volumetric Comparison of Some Visual Centers in the Brains of Wild Boars and Domestic Pigs

Summary. The size of some visual regions and of the grey as well as the white matter of the neocortex is calculated from serial sections through the whole brains of the wild european boar (*Sus scrofa scrofa* Linnaeus, 1758) and domestic pig (*Sus scrofa* f. dom.). The degree of reduction in size of these structures from boar to domestic pig is determined by means of intraspecific allometrical methods.

The reductions of the visual nuclei investigated are considerable and range from 31,8% (superior colliculi) to 41,3% (striate area). The optic tract shows a larger decrease (48,9%) than its main terminal region, the geniculate body (38,6%). Since the neocortical white matter is also reduced to a higher degree (44,3%) than the grey matter (34,3%), it seems that during domestication fibres are generally more strongly reduced than their corresponding nuclei.

The reductions observed are interpreted as being due to special environmental changes which are caused by domestication.

Key words: Pig — Brain — Visual regions — Domestication.

Zusammenfassung. Die Frischhirnvolumina einiger Regionen mit optischer Grundfunktion, sowie die des weißen und grauen Anteils des Neocortex in den Gehirnen von europäischen Wild- und Hausschweinen werden an Hand von totalen Schnittserien bestimmt. Durch einen intraspezifisch allometrischen Vergleich wird das Ausmaß der Größenreduktion dieser Strukturen vom Wild- zum Hausschwein ermittelt.

Die bearbeiteten optischen Kerngebiete zeigen beträchtliche Größenminderungen von 31,8% (Colliculi superiores) bis 41,3% (Area striata). Der Tractus opticus ist stärker reduziert (48,9%) als sein Hauptterminalort, der laterale Kniehöcker (38,6%). Da auch die weiße Substanz im Neocortex stärker reduziert ist (44,3%) als die graue Substanz (34,3%) scheinen generell die Fasersysteme stärkerer Größenminderung zu unterliegen als die ihm zugeordneten Kerngebiete.

Die ermittelten Reduktionswerte werden mit domestikationsbedingten Umwelt- und Leistungsänderungen der Schweine in Zusammenhang gebracht.

Einleitung

Das Gehirn regelt als höchstes Integrations- und Koordinationszentrum den Ablauf wichtiger Lebenstätigkeiten. Seine Größe stellt ein Maß zur Beurteilung der Kapazität aller zentralnervösen Funktionen dar (Starck, 1962, 1965; Stephan, 1969). Hausschweine haben vergleichenden Volumenuntersuchungen zufolge um rund $\frac{1}{3}$ kleinere Gehirne als europäische Wildschweine (Kruska, 1970a). Damit wird eine geringere zentralnervöse Leistungsfähigkeit der Haustiere gegenüber der wildlebenden Stammform deutlich. Die Gründe für solche Veränderungen

vom Wild- zum Haustier sind in den geminderten Leistungsanforderungen durch die besonderen Lebensbedingungen in der Domestikation zu suchen (Herre und Röhrs, 1971). Leistungsfähigkeiten — und damit Größe des zuständigen morphologischen Substrats — stehen mit Leistungsanforderungen in Wechselbeziehung. Die Änderung des einen hat die Änderung des anderen zur Folge (Kruska und Stephan, 1972).

Bislang bestehen noch keine genaueren Vorstellungen darüber, welche speziellen Leistungen des Gehirns durch das Leben im Hausstand in besonders starkem Maße gemindert sind. Das liegt einerseits daran, daß die Leistungen der bisher untersuchten Hirnregionen sehr komplex und vielfältig sind, zum anderen sind aber auch die Funktionen einzelner Zentren nur recht pauschal bekannt und noch nicht hinreichend geklärt. Vergleichende Untersuchungen an einigen Zentren mit bekannter Grundfunktion sind aber durchführbar.

Größenvergleiche von Zentren solcher Funktionssysteme bei Wild- und Hausschweinen haben gezeigt, daß bestimmte Regionen des limbischen Systems durch die Domestikation erheblich stärker an Größe verlieren als einige Zentren des olfaktorischen Systems. Es wurden aber auch große Unterschiede in der Reduktionsintensität einzelner Regionen innerhalb beider Funktionssysteme festgestellt, die andeuten, daß die verschiedenen Komponenten einer Grundfunktion in der Domestikation unterschiedlich stark gemindert werden (Kruska, 1970a, 1972; Kruska und Stephan, 1972).

In dieser Studie werden nunmehr in Ergänzung dazu die Volumina einiger optischer Strukturen im Gehirn von Wild- und Hausschweinen ermittelt, miteinander verglichen und das Ausmaß der Größenreduktion bestimmt.

Die Verarbeitung optischer Reize im Säugetiergehirn ist seit längerer Zeit besonders intensiv und unter den verschiedensten Gesichtspunkten erforscht worden (Polyak, 1968). Die Ergebnisse experimenteller und anatomischer Untersuchungen, insbesondere an Insectivoren, Primaten, aber auch an Carnivoren haben ergeben, daß es im zentralen optischen System keine einfache gemeinsame Endstrecke gibt. Durch optische Reize ausgelöste Erregungen werden zwar von der Retina ausgehend über Nervus opticus, Chiasma opticum und Tractus opticus gemeinsam dem Gehirn zugeführt, die weitere zentrale Leitung spaltet sich aber nach Hassler (1965) in 7 getrennte Systeme auf und zwar in vier neocorticale und 3 subcorticale Projektionssysteme. Als Hauptterminalort retinaler Fasern muß das Corpus geniculatum laterale im Diencephalon angesehen werden, welches die Relaisstation für eine doppelte Projektion zur Area striata (17) im occipitalen Neocortex darstellt (Hassler, 1965; Hassler und Wagner, 1965). Aber auch die Colliculi superiores im Mesencephalon stellen einen wichtigen subcorticalen Terminalort optischer Fasern dar (Abplanalp, 1971).

Optische Zentren im Gehirn von europäischen Wildschweinen oder Hausschweinen sind bisher nur wenig untersucht worden. Cytoarchitektonische Studien an der Area striata liegen von Campbell (1905), Brodmann (1905), Koeppen und Loewenstein (1905) und Alouf (1929) vor, und in neuerer Zeit untersuchte Campos-Ortega (1970) die Verteilung retinaler Fasern in subcorticalen optischen Zentren bei Hausschweinen. Vergleichend quantitative Untersuchungen optischer Regionen bei Wild- und Hausschweinen sind bislang nur von Wigger (1939) und Stephan (1951) durchgeführt worden. Wigger (1939), der sich mit der Struktur der Retinae befaßte, fand heraus, daß bei gleichbleibender Zapfenkernanzahl pro Flächeneinheit in der Domestikation eine erhebliche Minderung der Stäbchenkernmenge stattgefunden hat. Damit übereinstimmend stellte Stephan (1951)

durch vergleichende Oberflächenmessungen an verschiedenen Areae des Neocortex fest, daß die Area striata mit etwa 45% (nach Herre und Röhrs, 1971) Abnahme bei Hausschweinen stärker reduziert ist als die übrigen Regionen. Diese Befunde deuten bereits an, daß bei Hausschweinen auch im optischen Funktionssystem erhebliche Größenabnahmen zu erwarten sind.

Material und Methode

Die Volumenbestimmungen der optischen Strukturen in den Gehirnen von Wild- (Ss) und Hausschweinen (Sd) unterschiedlicher Körpergrößen sind am gleichen Material vorgenommen worden, das auch den vorangegangenen Studien zugrunde liegt (Kruska, 1970a, 1972; Kruska und Stephan, 1972). Dort und in den Arbeiten von Stephan (1960, 1966) und Stephan *et al.* (1970) sind detailliertere Angaben über die Methodik zur Ermittlung von Hirnteilgrößen angegeben, so daß auf eine ausführliche Darstellung verzichtet werden kann.

Die Volumina folgender optischer Regionen wurden in den Gehirnen an vergrößerten Fotografien von totalen Schnittserien bestimmt und in Frischvolumina umgerechnet (Tabelle 1 und 2):

Tractus opticus (TO) — vom Chiasma opticum ausgehend im gesamten Verlauf lateral vom Thalamus, inklusive der Faserschicht über der Oberfläche des Corpus geniculatum laterale (Radiatio optica) und inklusive dem Brachium colliculi.

Corpus geniculatum laterale (CGL) — nur der Nucleus dorsalis zusammen mit dem Nucleus interlaminaris medialis (nach Campos-Ortega, 1970).

Colliculi superiores (CS) — nur die oberen Schichten Stratum griseum superficiale und Stratum opticum, welche direkte retinale Fasern empfangen (Campos-Ortega, 1970).

Area striata (17) — in Übereinstimmung mit Stephan (1951) u. a. wurde die Area striata am Auftreten der zellreichen, intensiver gefärbten Schicht IVc identifiziert.

Unter diesen Strukturen mit optischer Grundfunktion ist der Tractus opticus ein reines Fasergebiet, während die anderen Regionen Kerngebiete darstellen. Bislang bestehen noch keine Vorstellungen darüber, ob in der Domestikation Kerngebiete und funktional zugeordnete Faserregionen gleich oder unterschiedlich stark gemindert sind. Es wurden deshalb hier zusätzlich die vorher ermittelten (Kruska, 1970a) Volumina für Totalneocortex in Volumina für Neocortexrinde (Ng) und Neocortextfaser (Nw) zerlegt (Tabelle 1 und 2) und in gleicher Weise bearbeitet wie die optischen Hirnregionen. Die Volumina der Neocortexrinde beinhalten die Volumina der Area striata, und die Volumina der Neocortextfasern enthalten wegen methodischer Schwierigkeiten bei der histologischen Abgrenzung die Volumina der Zellareale des Claustrum.

Die cytoarchitektonische Abgrenzung dieser Strukturen gegen die übrigen Hirnteile sind in den Abb. 1—3 für einige Regionen belegt. Weiterhin zeigt die Abb. 4 eine Rekonstruktion der Hemisphäre von einem Wildschweingehirn in Dorsal- und Medialansicht. Sie soll die oberflächliche Ausdehnung der Area striata belegen, ihre Zuordnung zum Furchenmuster klären und einen Vergleich mit früheren und noch folgenden Untersuchungen ermöglichen.

Die Ermittlung quantitativer Größenänderungen neuroanatomischer Strukturen in der Domestikation basieren auf der *intraspezifisch* allometrischen Abhängigkeit zwischen Hirngewicht und Körpergewicht der Tiere einerseits und andererseits auf der Voraussetzung, daß sich bei adulten Tieren ein und derselben Art aber unterschiedlicher Körpergröße die Volumina der Hirnteile zum Gesamthirnvolumen isometrisch verhalten. Dann sind die Berechnungen der Reduktionsintensität einzelner Strukturen über die Relativwerte (prozentuale Anteile am Gesamthirn) und das Ausmaß der Gesamthirnabnahme nach Formel (1) möglich.

$$A_{\text{Hirnteil}} = \frac{RW_{\text{Haus}} \times (A_{\text{Gesamthirn}} + 100)}{RW_{\text{Wild}}} - 100. \quad (1)$$

(\times = Multiplikationszeichen)

A = prozentuale Abnahme

RW = prozentualer Anteil der Strukturen am Gesamthirn (Relativwert)

Ausführlichere Angaben zu den Berechnungen sind der Arbeit von Kruska und Stephan (1972) zu entnehmen.

In der vorliegenden Studie sind die gleichen Rechenverfahren angewandt worden. Die Daten von 4 adulten Wild- und 6 adulten Hausschweinen liegen den Berechnungen zugrunde. Für 2 juvenile Wildschweine (Ss 14, Ss 19) sind die Hirnteilgrößen ebenfalls bestimmt worden und aus Gründen der Vergleichbarkeit mit adulten Individuen angeführt (Tabelle 1 und 3). Sie gehen aber nicht in die Berechnungen der Größenänderungen vom Wild- zum Hausschwein ein, da nur adulte Tiere verglichen werden.

Aus den Tabellen 3 und 4 gehen die prozentualen Anteile der Strukturen am Gesamthirn hervor, und Angaben über geometrische Mittelwerte, geometrische Variabilitätskoeffizienten, prozentuale Anteile der geometrischen Mittelwerte an den geometrischen Mitteln der Gesamthirne, sowie die ermittelten Reduktionsmaße der Strukturen vom Wild- zum Hausschwein sind der Tabelle 5 zu entnehmen.

Das Ausmaß der Größenabnahmen wurde für einen Allometrieexponenten $a = 0,30$ und für $a = 0,25$ berechnet (Tabelle 5, Spalten 7 und 8). Im ersten Fall beträgt die Gesamthirnabnahme 33,6%, im letzteren 32,3%. Gemäß Formel (1) ergeben sich damit auch geringfügige Unterschiede im Reduktionsmaß der einzelnen Strukturen.

In der Darstellung und Diskussion der Ergebnisse wird wie vorher (Kruska und Stephan, 1972) nur auf die Abnahmewerte eingegangen, die bei einem Allometrieexponenten $a = 0,30$ gelten. Das trifft auch für die Übersichtsskala (Abb. 5) zu, die die Reduktionsintensität der bearbeiteten Strukturen in der Anordnung von geringster zu stärkster Abnahme veranschaulichen soll.

Darüber hinaus sind einer besseren Vergleichbarkeit halber auch die Größenabnahmen der 5 klassischen Hirnabschnitte aus Kruska (1970a) nach dieser Methode neu berechnet und in Tabelle 6 zusammengestellt. Die geringen Unterschiede im Reduktionsmaß zwischen diesen und den vorher gefundenen Werten (Kruska, 1970a) ergeben sich aus dem neuen Rechenverfahren und dadurch, daß nunmehr die Werte der beiden juvenilen Wildschweine unberücksichtigt blieben.

Ergebnisse

Alle ausgemessenen Zentren mit optischer Gundfunktion zusammengefaßt nehmen bei Wildschweinen im Mittel 5,3% des gesamten Hirnvolumens ein, bei Hausschweinen hat sich dieser relative Anteil durch unterschiedlich starke Größenminderungen anderer Hirnabschnitte auf 4,7% verschoben (Tabelle 5).

Innerhalb der optischen Zentren stellt das Corpus geniculatum laterale sowohl bei Wild- als auch bei Hausschweinen die kleinste, die Area striata als corticales Projektionszentrum die größte optische Region dar. Sie nimmt im Mittel bei Wildschweinen 11,9%, bei Hausschweinen 10,7%, also etwa $\frac{1}{10}$ des Volumens

Tabelle 1. Absolute Volumengrößen (in mm^3) der ausgemessenen Hirnteile, totale Hirnvolumina und Hirngewichte (in g) von Wildschweinen

	Ss 14	Ss 19	Ss 3	Ss 20	Ss 8	Ss 18
1. Tractus opticus	535	712	1179	1022	994	1267
2. Corpus geniculatum laterale	260	295	313	327	417	385
3. Area striata	4029	4661	7121	6827	6734	7003
4. Colliculi superiores	606	869	993	1126	1168	1253
5. Optische Strukturen	5430	6537	9606	9302	9313	9908
6. Neocortex (graue Substanz)	40505	42865	53466	56122	60586	61985
7. Neocortex (weiße Substanz)	20439	27137	37008	40041	41589	47024
8. Neocortex (total)	60943	70002	90473	96162	102175	109009
9. Hirngewicht	114,7	135,0	171,6	181,5	193,7	204,0
10. Hirnvolumen	110714	130309	165637	175193	186969	196911

Tabelle 2. Absolute Volumengrößen (in mm³) der ausgemessenen Hirnteile, totale Hirnvolumina und Hirngewichte (in g) von Hausschweinen

	Sd 5	Sd 9	Sd 31	Sd 19	Sd 17	Sd 12
1. Tractus opticus	519	470	488	501	492	547
2. Corpus geniculatum laterale	216	212	150	216	183	198
3. Area striata	3199	3268	3381	3744	3579	4531
4. Colliculi superiores	532	632	645	710	765	854
5. Optische Strukturen	4466	4582	4664	5171	5019	6130
6. Neocortex (graue Substanz)	28362	31654	33467	32526	37854	39525
7. Neocortex (weiße Substanz)	16465	18364	19896	20962	22595	24680
8. Neocortex (total)	44826	50018	53362	53488	60449	64205
9. Hirngewicht	92,0	105,0	110,0	112,0	119,0	125,0
10. Hirnvolumen	88803	101351	106178	108108	114865	120656

Tabelle 3. Prozentuale Anteile der ausgemessenen Strukturen an den Wildschweingehirnen. Hirnvolumina (Tabelle 1, Zeile 10) = 100%

	Ss 14	Ss 19	Ss 3	Ss 20	Ss 8	Ss 18
1. Tractus opticus	0,4832	0,5464	0,7118	0,5834	0,5316	0,6434
2. Corpus geniculatum laterale	0,2348	0,2264	0,1890	0,1867	0,2230	0,1955
3. Area striata	3,6391	3,5769	4,2992	3,8968	3,6017	3,5564
4. Colliculi superiores	0,5474	0,6669	0,5995	0,6427	0,6247	0,6363
5. Optische Strukturen	4,9045	5,0165	5,7994	5,3096	4,9810	5,0317
6. Neocortex (graue Substanz)	36,5853	32,8949	32,2790	32,0344	32,4043	31,4787
7. Neocortex (weiße Substanz)	18,4611	20,8251	22,3428	22,8554	22,2438	23,8808
8. Neocortex (total)	55,0454	53,7200	54,6213	54,8892	54,6481	55,3595

Tabelle 4. Prozentuale Anteile der ausgemessenen Strukturen an den Hausschweingehirnen. Hirnvolumina (Tabelle 2, Zeile 10) = 100%

	Sd 5	Sd 9	Sd 31	Sd 19	Sd 17	Sd 12
1. Tractus opticus	0,5844	0,4637	0,4596	0,4634	0,4283	0,4534
2. Corpus geniculatum laterale	0,2432	0,2092	0,1413	0,1998	0,1593	0,1641
3. Area striata	3,6024	3,2244	3,1843	3,4632	3,1158	3,7553
4. Colliculi superiores	0,5991	0,6236	0,6075	0,6568	0,6660	0,7078
5. Optische Strukturen	5,0291	4,5209	4,3926	4,7832	4,3695	5,0806
6. Neocortex (graue Substanz)	31,9381	31,2321	31,5197	30,0866	32,9552	32,7584
7. Neocortex (weiße Substanz)	18,5410	18,1192	18,7383	19,3899	19,6709	20,4548
8. Neocortex (total)	50,4780	49,3513	50,2571	49,4764	52,6261	53,2133

der gesamten Neocortexrinde ein. Dieser relativ hohe Anteil an der Hirnrinde wird durch die Oberflächenmessungen von Stephan (1951) bestätigt. Allerdings entfallen seinen Daten zufolge auf die Area striata bei Wildschweinen durchschnittlich 16,2% und bei Hausschweinen 12,7% der gesamten Neocortexober-

fläche. Auch aus Abb. 4 wird der relativ hohe Neocortexanteil dieses primären Rindengebietes ersichtlich (vgl. dazu die Ausdehnung dieser Region auf dem Neocortex in der aufsteigenden Primatenreihe; Starck, 1965).

Es ergibt sich aber nach den vorliegenden Daten und denen von Stephan (1951) ein Unterschied zwischen relativem Oberflächen- und Volumenanteil der Area striata, der sich bei Wildschweinen in einem Verhältnis von 16:12 oder 4:3 zugunsten der Oberfläche niederschlägt. Dieser Unterschied ist nur mit der verschiedenen Schichtdicke im Neocortex zu erklären, die bei Volumenmessungen miteinfaßt wird, bei Oberflächenmessungen jedoch unberücksichtigt bleibt. Da der Volumenanteil der Area striata am Neocortexvolumen kleiner ist als der Flächenanteil an der gesamten Neocortexoberfläche, muß diese Region dünner sein als die Gesamtheit der übrigen Neocortexareale. Tatsächlich weist bereits Rose (1935) darauf hin, daß die Area striata (17) und die Area occipitalis (18) die schmalsten Neocortexregionen überhaupt darstellen.

Alle bearbeiteten optischen Regionen zeigen eine deutliche Größenreduktion vom Wild- zum Hausschwein (Tabelle 5, Spalte 7). Für die Gesamtheit dieser Strukturen gilt dabei ein ausgesprochen hoher Abnahmewert von 41,0%, der den des Gesamthirns (33,6%) klar übersteigt. Dieses hohe Reduktionsmaß belegt eine deutlich stärkere Größenminderung der Strukturen mit optischer Grundfunktion als für die allocorticalen Regionen des olfaktorischen Funktionssystems (32,2%) ermittelt wurde. Die allocorticalen Strukturen des limbischen Funktionssystems dagegen sind in gleicher Intensität (40,7%) bei Hausschweinen gemindert (Kruska und Stephan, 1972) wie die optischen Zentren.

Tabelle 5. Geometrische Mittelwerte, geometrische Variabilitätskoeffizienten, Anteile der Strukturen (geometrische Mittel) am Gesamthirn und prozentuale Abnahme der Einzelstrukturen vom Wild- zum Hausschwein

	Wildschweine (n = 4)			Hausschweine (n = 6)			(7)	(8)
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)		
1. Tractus opticus	1110,0	12,2	0,6140	502,2	5,5	0,4730	48,85	47,85
2. Corpus geniculatum laterale	358,0	14,5	0,1980	194,3	15,3	0,1830	38,63	37,43
3. Area striata	6920,0	2,5	3,8276	3592,0	13,7	3,3834	41,31	40,16
4. Colliculi superiores	1131,0	10,2	0,6256	682,1	18,0	0,6425	31,81	30,47
5. Optische Strukturen	9531,0	3,1	5,2718	4976,0	12,4	4,6871	40,96	39,81
6. Neocortex (graue Substanz)	57940,0	7,1	32,0481	33690,0	13,0	31,7337	34,25	32,96
7. Neocortex (weiße Substanz)	41260,0	10,5	22,8219	20320,0	15,6	19,1401	44,31	43,22
8. Neocortex (total)	99230,0	8,3	54,8866	54010,0	13,8	50,8737	38,45	37,25
9. Hirngewicht	187,3	7,8		110,0	11,3			
10. Hirnvolumen	180791,0	7,8		106164,8	11,3			

Spalten (1) und (4): Geometrische Mittelwerte.

Spalten (2) und (5): Geometrische Variabilitätskoeffizienten.

Spalten (3) und (6): Prozentuale Anteile der geometrischen Mittelwerte am Geometrischen Mittel der Gesamthirne (= Relativwerte).

Spalte (7): Prozentuale Abnahme der Strukturen bei einem Allometriexponenten $a = 0,30$.

Spalte (8): Prozentuale Abnahme der Strukturen bei einem Allometriexponenten $a = 0,25$.

Tabelle 6. Geometrische Mittelwerte, geometrische Variabilitätskoeffizienten, Anteile der fünf großen Hirnteile (geometrische Mittel) am Gesamthirn und prozentuale Abnahme der Teile vom Wild- zum Hausschwein

	Wildschweine ($n = 4$)			Hausschweine ($n = 6$)			(7)	(8)
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)		
1. Medulla oblongata	10165	11,6	5,6225	6490	12,1	6,1131	27,81	26,39
2. Cerebellum	20635	8,2	11,4137	13265	9,8	12,4947	27,31	25,89
3. Mesencephalon	7067	10,3	3,9089	4393	12,9	4,1379	29,71	28,33
4. Diencephalon	12025	8,9	6,6513	7008	7,2	6,6011	34,10	32,81
5. Telencephalon	127350	8,5	70,4405	70470	12,7	66,3779	37,43	36,20

Spalten (1) und (4): Geometrische Mittelwerte.

Spalten (2) und (5): Geometrische Variabilitätskoeffizienten.

Spalten (3) und (6): Prozentuale Anteile der geometrischen Mittelwerte am Geometrischen Mittel der Gesamthirne (= Relativwerte).

Spalte (7): Prozentuale Abnahme der Strukturen bei einem Allometrieexponenten $a = 0,30$.

Spalte (8): Prozentuale Abnahme der Strukturen bei einem Allometrieexponenten $a = 0,25$.

Die vorangegangenen Untersuchungen (Kruska und Stephan, 1972) haben ergeben, daß die einzelnen Strukturen innerhalb der beiden oben genannten Funktionssysteme in ganz unterschiedlich starkem Ausmaß reduziert sind. Auch innerhalb der Gesamtheit der optischen Zentren bestehen solche verschieden starken Abnahmen der Einzelbestandteile (Tabelle 5, Spalte 7). Sie erstrecken sich von der stärksten Größenabnahme des Tractus opticus um 48,9% bis zur geringsten der Colliculi superiores, die mit 31,8% jedoch immer noch erheblich ist. Die Area striata und das Corpus geniculatum laterale sind mit 41,3% und 38,6% fast in gleicher Intensität gemindert (vgl. Abb. 5).

Eine Gegenüberstellung der Reduktionswerte der klassischen Hirnabschnitte (Tabelle 6) mit denen der jeweils darin gelegenen optischen Strukturen ergibt folgendes Bild:

Mesencephalon	29,7%	Colliculi superiores	31,8%
Diencephalon	34,1%	Tractus opticus	48,9%
		Corpus geniculatum laterale	38,6%
Telencephalon	37,4%	Area striata	41,3%

Sie führt zu der Aussage, daß alle optischen Regionen beim Hausschwein stärker reduziert sind als die Hirnteile, denen sie anatomisch zugeordnet werden.

Die annähernd gleichen Abnahmen von Area striata und Corpus geniculatum laterale stimmen mit den guten Größenkorrelationen, die bei Primaten bestehen, überein (Stephan, 1969). Der laterale Kniehöcker stellt bekanntlich eine Schaltstation optischer Erregungsleitung zur Area striata dar (Hassler, 1965), beide Zentren sind einander in Größe und Funktion direkt zugeordnet (Diamond und Hall, 1968a, b, 1969).

In diesem Zusammenhang ist der sehr hohe Reduktionswert des Tractus opticus besonders überraschend, da er zumindest dem Corpus geniculatum laterale, aber auch den Colliculi superiores als Hauptterminalorte retinaler Fasern funktional direkt zugeordnet ist. Eine etwa gleichstarke Abnahmeintensität oder

zumindest ein Wert, welcher zwischen den Reduktionen der beiden Zentren liegt konnte erwartet werden.

Mit dem Volumen des Tractus opticus wurde aber die Größe eines reinen Fasergebietes vermessen, während die drei übrigen optischen Regionen Kerngebiete darstellen. Daher wäre denkbar, daß Faserzüge ungeachtet ihrer Funktionszugehörigkeit zu irgendwelchen Systemen in der Domestikation stärker abnehmen als die zugeordneten Kerngebiete. Andererseits aber könnte die stärkere Größenminderung des Tractus opticus auch durch die Änderungen der Morphologie anderer Strukturen bedingt sein. Er verläuft auf der ventralen, lateralen und zum Teil dorsalen Oberfläche des Diencephalon zum Corpus geniculatum laterale und über das Brachium zu den Colliculi superiores (Abb. 1—3). Er zeichnet sich demnach durch eine periphere Lage im Diencephalon aus. Die zweifellos vorhandenen Größenreduktionen zentraler gelegener thalamischer Zentren könnten eine stärkere Längenabnahme des Tractus aufgrund dieser oberflächlichen Lage bedingen, die sich auch in einer stärkeren Volumenminderung niederschlagen müßte.

Eine Überprüfung der Frage, ob der Unterschied zwischen Faser- und Kerngebieten für die intensivere Reduktion des Tractus opticus entscheidend ist oder der Unterschied zwischen zentraler und peripherer Lage dieser Teile ist möglich, da im anatomischen Aufbau des Neocortex ein gegensätzliches Beispiel vorliegt. Hier verlaufen die Nervenfasern, welche die Rinde direkt mit nervösen Impulsen vielfältiger Art versorgen zentraler, der Cortex dagegen ist ausgesprochen peripher angeordnet. Deshalb wurden die Totalvolumina für Neocortex aus Kruska (1970a) in Volumina für Rinde (*Ng*) und Volumina für Fasern (*Nw*) zerlegt (Abb. 1—3).

Aus den ermittelten absoluten Volumina dieser Teile geht zunächst hervor, daß die Rinde bei Wild- und Hausschweinen den größeren Anteil am Neocortex stellt (Tabelle 1 und 2), wie bereits Stephan (1951) hervorhebt. Durchschnittlich entfallen bei Wildschweinen 32,0% und bei Hausschweinen 31,7% am Gesamthirn auf die graue Substanz und 22,8% bzw. 19,1% auf die weiße. Die Berechnungen ergeben für die Neocortexrinde eine Größenabnahme von 34,3% vom Wild- zum Hausschwein und für die weiße Substanz einen weit höheren Wert von 44,3% (Tabelle 5). Die Anteile des Claustrum, die bei der Ausmessung in der weißen Substanz des Neocortex verbleiben mußten, beeinträchtigen das Ausmaß der Reduktion nicht wesentlich, da sie absolut sehr klein sind.

Auch in diesem Fall werden also Fasermassen stärker abgebaut als die funktional zugeordneten Kerngebiete. Sie sind darüber hinaus auch noch in gleichem Ausmaß stärker reduziert (10,0%) als die Fasern des Tractus opticus gegenüber dem Corpus geniculatum als Hauptterminalort (10,3%). Dieser gleiche Befund an verschiedenen Regionen im Gehirn von Schweinen deutet möglicherweise auf eine allgemein gültige Erscheinung in der Domestikation hin.

Mit diesen Ergebnissen an den Volumina optischer Strukturen können wir von einer Minderung etwa gleicher Intensität der Regionen Corpus geniculatum laterale und Area striata ausgehen. Dagegen fallen die Colliculi superiores durch ein zwar erhebliches aber doch etwas geringeres Reduktionsmaß auf.

Die mögliche Bedeutung dieser unterschiedlichen Reduktionsstärke optischer Regionen vom Wild- zum Hausschwein soll im folgenden diskutiert werden.

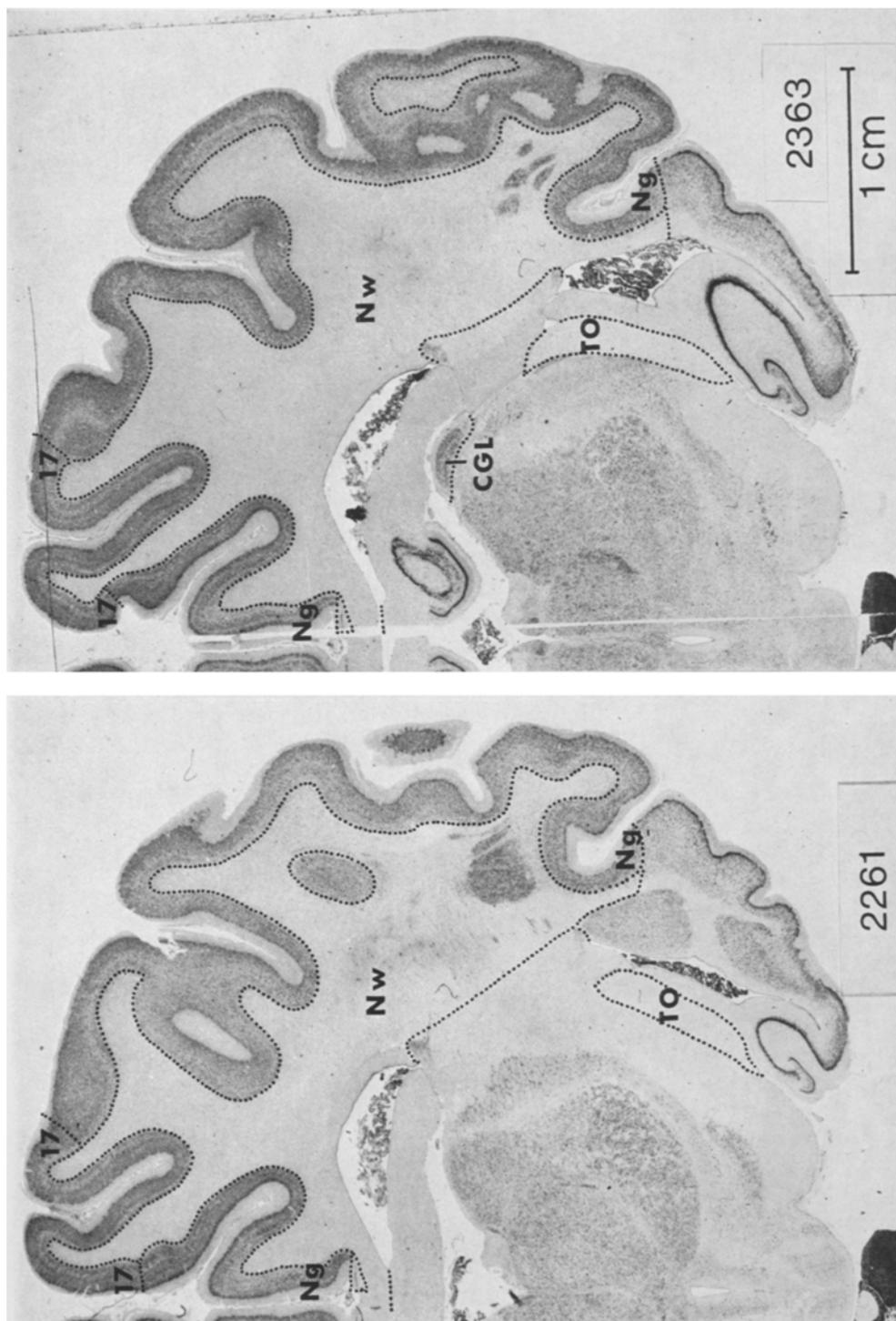


Abb. 1—3. Cytoarchitektonische Abgrenzungen der Strukturen auf den Schnittserienfotografien eines Wildschweinehirnes. *CGL* Corpus geniculatum laterale; *CIS* Colliculi superiores; *Ng* Neocortex, graue Substanz; *Nw* Neocortex, weiße Substanz; *TO* Tractus opticus; *17* Area striata

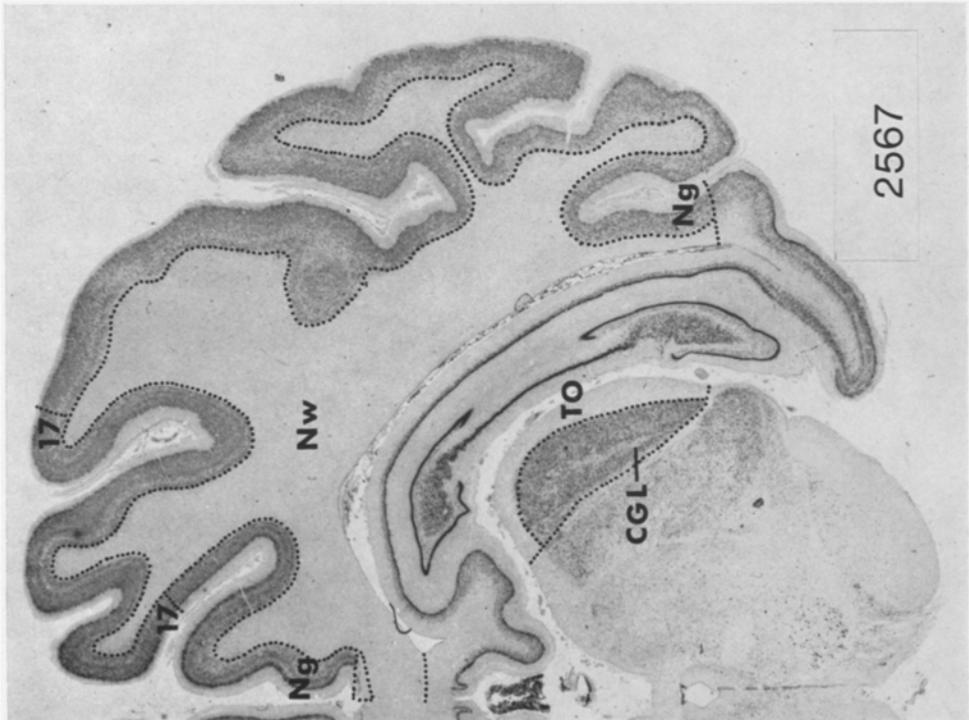
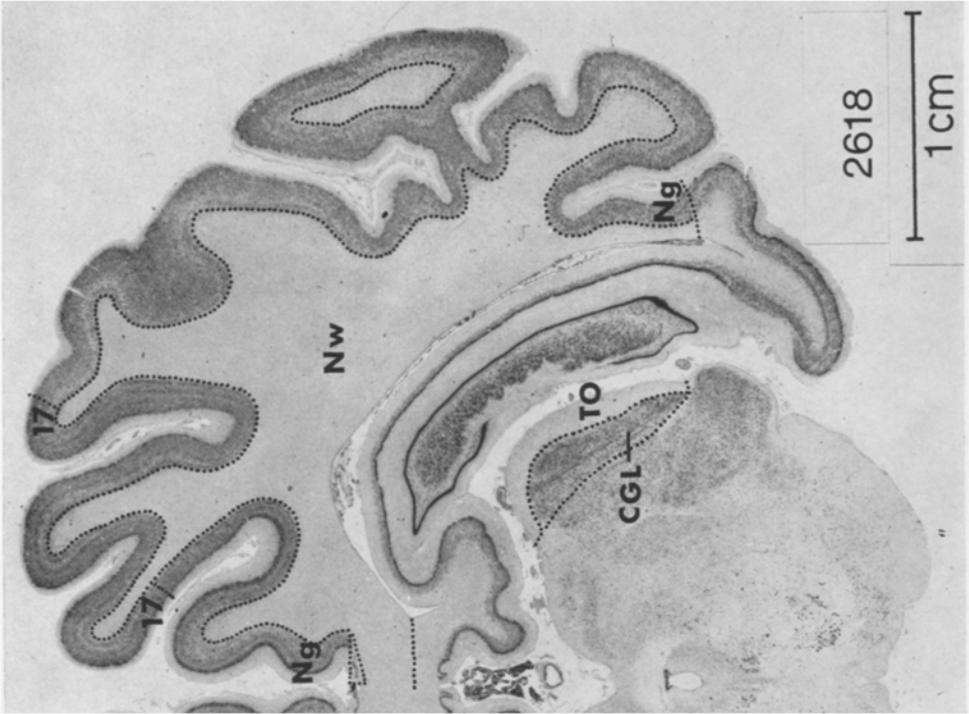


Abb. 2

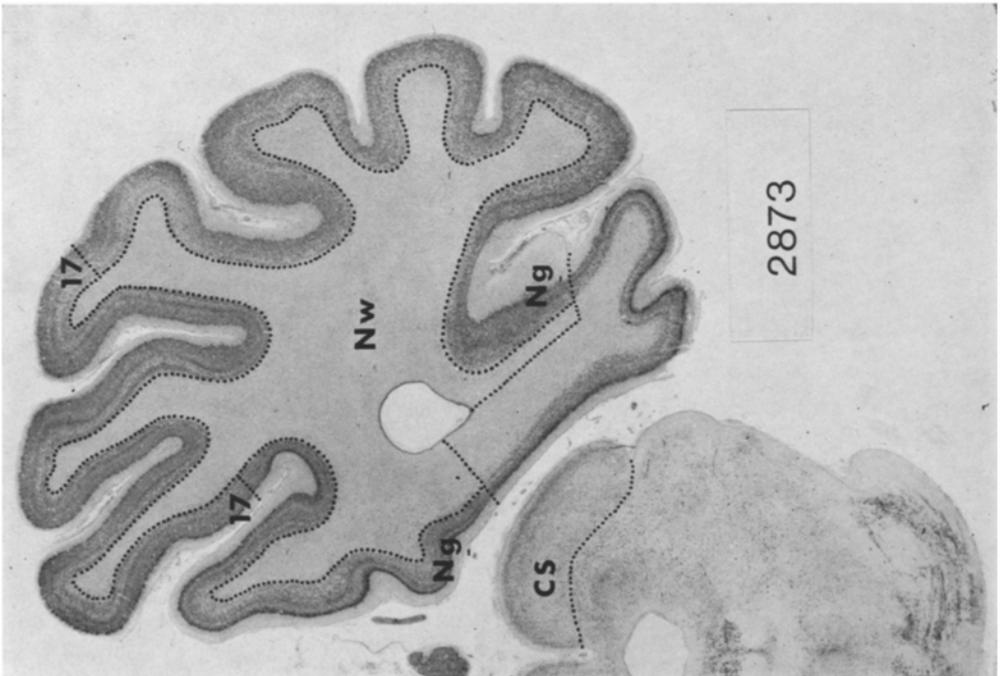
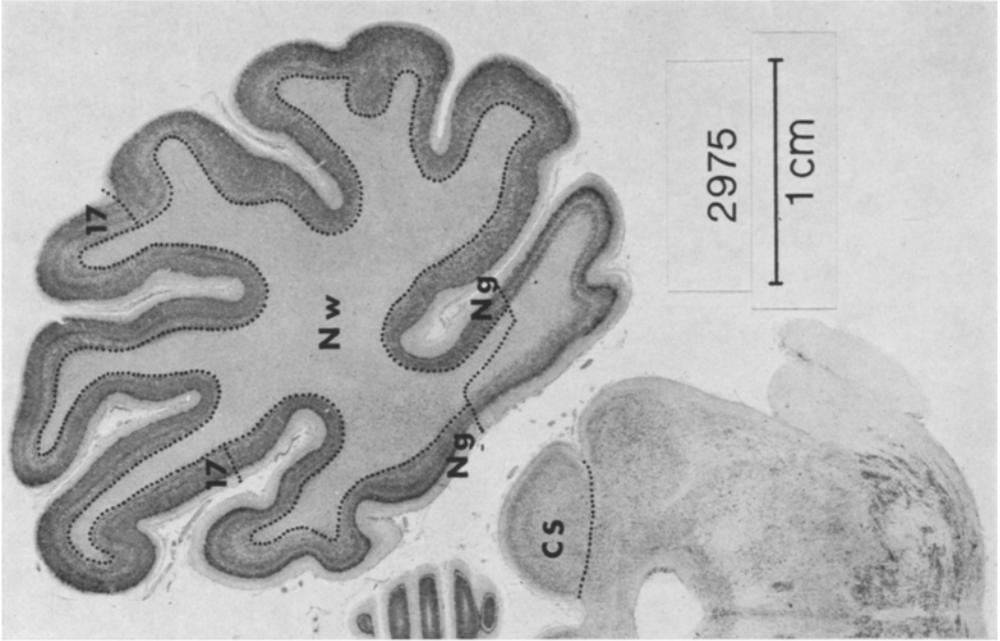


Abb. 3

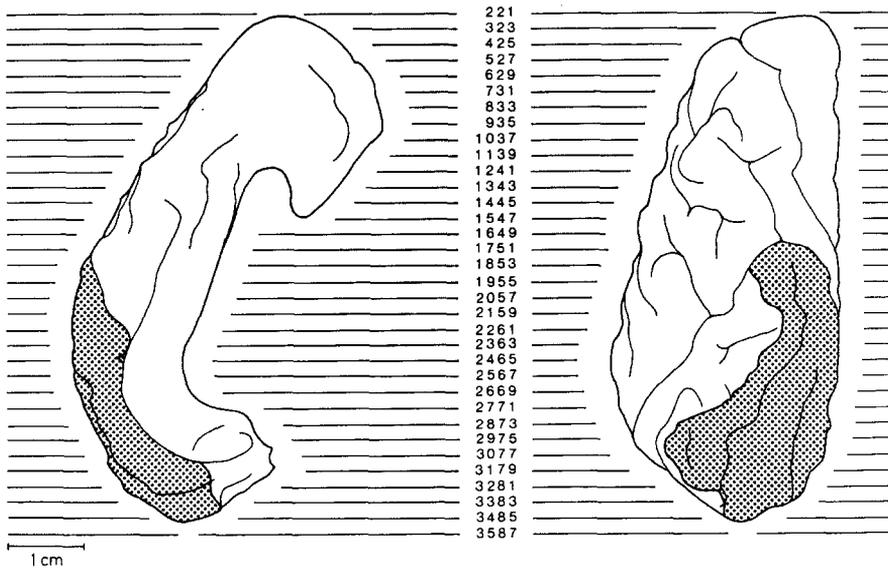


Abb. 4. Ausdehnung der Area striata (punktiert) auf der medialen und dorsalen Hemisphärenoberfläche eines Wildschweingehirnes

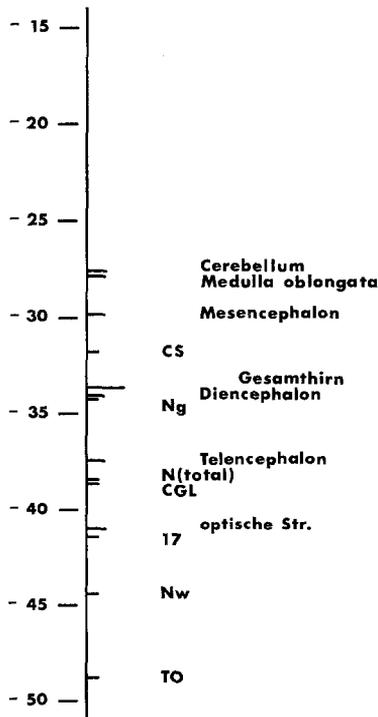


Abb. 5. Skala der ermittelten Abnahmewerte optischer Hirnstrukturen und der 5 klassischen Hirnteile vom Wild- zum Hausschwein. Abkürzungen wie in Abb. 1—3

Diskussion

Haustiere leben ganz allgemein unter anderen ökologischen Bedingungen als die wilden Vertreter ihrer Stammformen. Während die Wildtiere den natürlichen Umweltbedingungen unterworfen sind leben ihre domestizierten „Vettern“ im Hausstand in einer reizärmeren Umwelt, im sog. entspannten Feld (Herre und Röhrs, 1971; Röhrs und Kruska, 1969). Ihnen garantiert der Mensch unter anderem Schutz vor Feinden und regelmäßigen Nahrungserwerb. Wildtiere halten besonders durch eine dauernd gespannte Aufmerksamkeit den Kontakt mit der Umwelt aufrecht, um mögliche Gefahren rechtzeitig wahrzunehmen. Schon die stark verringerte Fluchtdistanz bei Haustieren deutet an, daß eine Auseinandersetzung mit der Umwelt in der Domestikation nicht mehr in dem Maße erforderlich ist.

Tiere haben durch die Domestikation bedingt ihr Verhalten geändert. Das gilt auch für Wild- und Hausschweine. Obwohl detaillierte Verhaltensuntersuchungen noch ausstehen, deuten Beobachtungen von Reiher (1969) bei Lernversuchen darauf hin. Demzufolge war ein Bastard zwischen Wild- und Hausschwein bei den Versuchen unaufgelegt, aggressiv und dauernd in Auseinandersetzung mit der Umwelt, Hausschweine dagegen sehr lernwillig und nicht so leicht durch die Umwelt ablenkbar. Auch Bilz (1971) stellt für Wildschweine eine konzentrierte Aufmerksamkeit der Umwelt gegenüber fest, die bei Hausschweinen in eine umweltbezogene Sorglosigkeit umgeändert ist.

In den Änderungen des Verhaltens vom Wild- zum Haustier spiegeln sich die domestikationsbedingten Leistungsänderungen des Zentralnervensystems wider (Herre und Röhrs, 1971; Kruska und Stephan, 1972). Haustiere haben sich den Bedingungen des Hausstandes angepaßt. Als hochgradig „endogene“ Leistung hat die gespannte Aufmerksamkeit der Wildtiere — wie alle übrigen Leistungen auch — ihr morphologisches Substrat in gewissen Strukturen des Gehirns. Wir haben die besonders starken Größenreduktionen einiger limbischer Zentren bei Hausschweinen damit in Zusammenhang gebracht (Kruska und Stephan, 1972).

Solche „endogenen“ Leistungen der Tiere, wie Aufmerksamkeit der Umwelt gegenüber bedeuten immer zugleich auch eine Aktivierung oder zumindest Bereithaltung der Sinnesorgane, die dem Wildtier den Kontakt mit der Umwelt ermöglichen. Dazu werden in besonderem Maße Nase, Auge und Ohr eingesetzt. Es wäre demnach denkbar, daß die Funktionen dieser Sinnesorgane bei Haustieren in ähnlichem Ausmaß verringert sind, und damit gleichbedeutend auch die dafür verantwortlichen Zentren im Gehirn in ähnlichem Ausmaß an Größe eingebüßt haben. Das trifft jedoch nach unseren Ermittlungen für die olfaktorischen Regionen bei Schweinen nicht zu (Kruska und Stephan, 1972).

Auch mit Hilfe der Augen halten Tiere den Kontakt mit der Umwelt ständig aufrecht. Jedoch haben die Funktionen des optischen Systems bei makromatischen, mikroptischen Tieren nicht die Wertigkeit für die Auseinandersetzung mit der Umwelt wie die olfaktorischen. Bei Makroptikern ist es umgekehrt; diese orientieren sich in erster Linie optisch. Daran mag bereits deutlich werden, daß die evolutionäre Stellung und die funktionale Spezialisierung der Tierart, welche in den Hausstand gelangte, sicherlich für den Reduktionsgrad der Zentren einzelner Funktionssysteme von Bedeutung ist.

Hirngrößenvergleiche von Artiodactylen kennzeichnen nach ersten orientierenden Daten *Sus scrofa* als die Art mit dem höchsten Cephalisationsgrad unter allen Suiden. Der morphologische Größenvergleich der Area striata innerhalb der Suiden läßt jedoch keine besonders hohe Spezialisierung des optischen Systems bei dieser Art vermuten, wie sie etwa bei *Phacochoerus aethiopicus* wahrscheinlich ist (Kruska, 1970b).

Europäische Wildschweine sind ausgesprochene Makrosmatiker (Mohr, 1960; Frädrieh, 1965, 1967) und auch Hausschweine halten den Kontakt mit der Umwelt hauptsächlich durch die Nase aufrecht. Optische Orientierung spielt hier offenbar eine untergeordnete Rolle und ist auf die nähere Umgebung beschränkt (Reiher, 1969). Die starken Größenreduktionen der Strukturen mit optischer Grundfunktion um 41,0% belegen, daß die optischen Leistungen bei Schweinen im Hausstand besonders intensiv verringert sind, und zwar in höherem Ausmaß als die olfaktorischen (32,2%).

Aber auch für die einzelnen optischen Regionen von Schweinen gelten unterschiedlich hohe Reduktionswerte, ähnlich wie für die limbischen und olfaktorischen Zentren (Kruska, 1970a; Kruska und Stephan, 1972). Bei der Deutung dieser Befunde können wir wie vorher davon ausgehen, daß jeder Struktur in diesem System eine ganz bestimmte Funktion zugeordnet ist, und daß die unterschiedlich starken Reduktionsmaße der einzelnen Strukturen auf unterschiedlich starke Minderung der speziellen Funktionen dieser Regionen hinweisen. „Sehen“ muß demnach auch bei Schweinen als ein Gesamtkomplex mehrerer Einzelstrukturen angesehen werden, und es erhebt sich die Frage nach diesen möglichen Teilfunktionen.

Das optische System der Wildschweine dient im weitesten Sinne wahrscheinlich, wie bei den meisten Säugetieren, der Orientierung im Raum, und zwar in Ruhestellung und während der Lokomotion. Weiterhin steht es aber wohl auch im Dienste der Feinderkennung, der Feindabschätzung und dem Erkennen und Verfolgen von Beutetieren, da Wildschweine häufig kleinere Wirbeltiere jagen (Gundlach, 1968; Reiher, 1969). Hausschweine dagegen jagen nicht mehr, und auch die Erkennung und Abschätzung von Feinden ist durch den Schutz in der Domestikation funktional nicht mehr in dem Maße erforderlich. Darüber hinaus ist bei ihnen durch die mehr oder weniger intensive Stallhaltung und wohl auch durch die Körpergewichtszunahme als Fleischnutztier der natürliche Lokomotionstrieb stark eingeengt. Wildschweine haben gegenüber Hausschweinen die bessere Beweglichkeit. Häufig geübte Angriffs- und Fluchtreaktionen mögen das belegen. Diese erfordern aber auch gleichzeitig bessere und schnellere optische Orientierung im Raum. Es dürfte demnach bei Hausschweinen auch diese Teilleistung gemindert sein.

Weiterhin muß erwähnt werden, daß Wildschweine Dämmerungstiere sind (Mohr, 1960; Briedermann, 1971), während Hausschweine in Angleichung an den menschlichen Tag-Nacht-Rhythmus zur Tagesaktivität übergegangen sind. Veränderungen von Sehschärfe und Lichtempfindlichkeit der optischen Sinnesorgane mögen damit in Zusammenhang stehen.

Die Untersuchungen von Reiher (1969) belegen für den Wild-Hausschweinbastard gegenüber Hausschweinen die beste Sehschärfe. Lichtempfindlichkeiten wurden nicht getestet.

Zu ähnlichen Ergebnissen kommt Wigger (1939) durch vergleichend anatomische Untersuchungen der Augen. Demnach haben Wildschweine größere Augen als Hausschweine. Es werden demnach auch größere Abbilder auf ihren Retinae erzeugt, die mit mehr Sehelementen versorgt bessere Schärfen wahrscheinlich machen. Bezüglich der Lichtempfindlichkeit ist zu bemerken, daß von den beiden Lichtreceptoren der Retina den Zapfen allgemein Farbempfindlichkeit und Formsehen, aber weniger Lichtempfindlichkeit zugesprochen wird. Sie benötigen zur Reizung Tageslicht. Dagegen sind die Stäbchenzellen für Grauübergänge lichtempfindlich und sprechen selbst bei schwachem Mondlicht noch an (Glees, 1968). Die starke Minderung der Stäbchenzellen bei gleichbleibender Zapfenzahl vom Wild- zum Hausschwein (Wigger, 1939) ist möglicherweise durch die unterschiedliche Lebensweise von Dämmerungs- und Tagtier bedingt. Die Stäbchenzellen sind darüber hinaus pro Flächeneinheit um 36,6% reduziert, um ein Maß also, welches der Reduktion der optischen Hirnregionen nahekommt.

In Zusammenhang damit sind die Untersuchungen von Hassler (1965, 1966) und Hassler und Wagner (1965) an den lateralen Kniehöckern von tag- und nachtaktiven Primaten von Interesse. Dabei zeigte sich, daß von den 4 bzw. 6 Schichten des Corpus geniculatum laterale die magnocellularen äußeren Schichten 1 und 2 offenbar den skototopischen Apparat, also das Schwarz-Weiß-Sehen hoher Lichtempfindlichkeit repräsentieren. Sie bilden den Terminalort dickerer Opticusfasern hauptsächlich aus peripheren Retinabereichen, in denen auch die Stäbchenzellen überwiegend vorhanden sind. Die parvocellularen inneren Schichten des Corpus geniculatum laterale erhalten ihre Zuflüsse aus zentralen Retinabereichen über dünnere Opticusfasern und stehen im Dienste des photopischen Apparates, also des Farbsehens. Beide gemeinsam machen die doppelte Projektion zur Area striata aus, obwohl es bislang noch nicht gelang, auch hier diese doppelte Projektion zu lokalisieren.

Der laterale Kniehöcker ist bei den mikroptischen Schweinen nur gering entwickelt und auch eine Laminierung ist im Nisslpräparat nur schwach zu erkennen (vgl. Abb. 2). Campos-Ortega (1970) konnte 3 Schichten unterscheiden, von denen 1 und 3 kontralateral, 2 dagegen ipsilateral mit Retinafasern versorgt werden. Eine genaue Analyse der Volumina der einzelnen Genuculatumschichten war hier leider nicht möglich, aber die geringe Stratifikation des lateralen Kniehöckers und die geringe Anzahl der Zapfenkerne in der Retina (Wigger, 1939) deuten an, daß der photopische Apparat bei Schweinen nur gering ausgebildet ist. Somit kann wahrscheinlich die starke Volumenreduktion von Corpus geniculatum laterale und Area striata zu einem großen Anteil auf die Reduktion des skotopischen Apparates zurückgeführt werden. Diese kann als Folge der Änderung vom dämmerungsaktiven Wildschwein zum tagaktiven Hausschwein gedeutet werden.

Trotz solcher Gegenüberstellung einzelner optischer Leistungsunterschiede von Wild- und Hausschwein können wir echte Hinweise über die Zuordnung von Funktion und zentralnervöser Struktur nur aus experimentell-anatomischen Untersuchungen erwarten. Solche sind an Schweinen bislang nicht durchgeführt worden. Die ungeeignete Größe dieser Tiere für solche postoperativen Experimente mag ein Grund dafür sein. An anderen Säugetieren haben aber jüngste Versuche zu einer modernen Konzeption von zwei optischen Hauptsystemen im Gehirn geführt, die im Zusammenhang mit den vorliegenden Ergebnissen erwähnt

werden soll (Diamond und Hall, 1969; Giolli und Tigges, 1970; Killackey und Diamond, 1971; Killackey *et al.*, 1971; Noback und Laemle, 1970; Snyder und Diamond, 1968; u. a.).

Das eine dieser Systeme ist phylogenetisch älter und projiziert von der Retina über den Tractus opticus zu den Colliculi superiores. Diese erhalten außerdem auch zahlreiche andersartige Afferenzen und zeichnen diese Region als ein sensorisches Korrelationszentrum aus. Weiterhin charakterisieren die Efferenzen zu den motorischen Zentren im Tegmentum, in der Formatio reticularis und im Rückenmark das Tectum opticum als ein visuomotorisches Integrationszentrum. Schließlich projizieren die Colliculi superiores auch zum Pulvinar im Thalamus und von dort weiter in die neocorticalen Nachbarregionen der Area striata und temporale Rindenregionen, so daß sie auch als eine Relaisstation optischer Erregung zum Neocortex angesehen werden können (Abplanalp, 1970, 1971; Killackey und Diamond, 1971; Killackey *et al.*, 1971; Snyder und Diamond, 1968).

Im anderen, dem phylogenetisch jüngeren optischen System werden optische Erregungen von der Retina kommend über die Relaisstation des Corpus geniculatum laterale zur Area striata projiziert, welche wiederum durch cortico-corticale Bahnen mit den Nachbarregionen der Area striata und temporalen Neocortex-arealen verknüpft ist (Spatz *et al.*, 1970). Eine weitere Verbindung beider Systeme wird durch Efferenzen vom Neocortex zu den Colliculi superiores erreicht (Crosby *et al.*, 1962).

Diesen anatomischen Verhältnissen entsprechend zerfällt auch die Funktion des optischen Systems in zwei Hauptaufgaben (Ingle und Schneider, 1970; Schneider, 1968, 1969, 1971). Versuche an Hamstern zeigten, daß die Tiere nach Entfernung der Area striata unfähig waren visuelle Muster zu unterscheiden, sie behielten aber die Fähigkeit einfacher optischer Lokalisation von Objekten. Demgegenüber hatten Entfernungen der Colliculi superiores zur Folge, daß die Tiere zur Musterunterscheidung befähigt bleiben, aber sie können sich nicht mehr nach der Position eines optischen Reizes orientieren.

Die Colliculi superiores spielen offenbar mit der Funktion einer Orientierung im Raum verbunden eine besonders wichtige Rolle bei der Kontrolle von Wendungen des Kopfes und der Korrektur der körperlichen Haltung während der Lokomotion durch den Raum (Schneider, 1969, 1971). Akert (nach Hassler, 1965) spricht den Colliculi superiores die Funktion des optischen Greifreflexes zu.

Die Area striata ist demgegenüber zusammen mit den neocorticalen Nachbarregionen für Musterunterscheidung zuständig (Schneider, 1969; Hall und Diamond, 1968 a, b). Wenn solche Befunde an anderen Säugetieren auch auf Schweine reproduzierbar sind, kann angenommen werden, daß die starke Größenminderung der Colliculi superiores eine erhebliche Reduktion einfacher Orientierung im Raum anzeigt, welche mit der geminderten Lokomotionsleistung der Hausschweine gegenüber Wildschweinen sicherlich im Zusammenhang steht. Demgegenüber sind aber die Zentren des phylogenetisch jüngeren optischen Systems in ihrer Größe noch stärker reduziert, und es manifestiert sich darin, neben der Minderung des skotopischen Apparates, wahrscheinlich eine noch intensivere Abnahme der höheren Funktionen einer Erkennung, Beurteilung und Identifikation von Objekten.

Es bleibt abzuwarten, welche Ergebnisse gleichartige Untersuchungen an anderen Wild- und Haustiergehirnen erbringen.

Literatur

- Abplanalp, P.: Some subcortical connections of the visual system in tree shrews and squirrels. *Brain Behav. Evol.* **3**, 155—168 (1970).
- Abplanalp, P.: The neuroanatomical organization of the visual system in the tree shrew. *Folia primatol.* **16**, 1—34 (1971).
- Alouf, J.: Die vergleichende Cytoarchitektonik der Area striata. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **38**, 5—41 (1929).
- Bilz, R.: Paläoanthropologie. Der Mensch in der Sicht einer Verhaltensforschung, Bd. 1. Frankfurt/Main: Suhrkamp 1971.
- Briedermann, L.: Ermittlungen zur Aktivitätsperiodik des Mitteleuropäischen Wildschweines (*Sus scrofa* L.). *Zool. Garten, N. F.* **40**, 302—327 (1971).
- Brodmann, K.: Beiträge zur histologischen Lokalisation der Großhirnrinde. V. Mitt. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **6**, 275—400 (1905).
- Campbell, A. W.: Histological studies on the localisation of cerebral function. Cambridge: Univ. Press 1905.
- Campos-Ortega, J. A.: The distribution of retinal fibers in the brain of the pig. *Brain Res.* **19**, 306—312 (1970).
- Crosby, E. C., Humphrey, T., Lauer, E. W.: Correlative anatomy of the nervous system. New York: Macmillan Comp. 1962.
- Diamond, I. T., Hall, W. C.: Evolution of neocortex. *Science* **164**, 251—262 (1969).
- Frädrieh, H.: Zur Biologie und Ethologie des Warzenschweines unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. *Z. Tierpsychol.* **22**, 328—393 (1965).
- Frädrieh, H.: Das Verhalten der Schweine (Suidae, Tayassuidae) und Flußpferde (Hippopotamidae). *Handbuch der Zoologie*, Bd. 8/10, S. 1—44. Berlin: De Gruyter 1967.
- Giolli, R. A., Tigges, J.: The primary optic pathways and nuclei of primates. In: *The primate brain. Advances in primatology*, vol. 1, p. 29—54 (Noback, C. R.: Montagna, W., eds.). New York: Appleton-Century-Crofts 1970.
- Glees, P.: Das menschliche Gehirn. Stuttgart: Hippokrates 1968.
- Gundlach, H.: Brutfürsorge, Verhaltensontogenese und Tagesperiodik beim Europäischen Wildschwein (*Sus scrofa* L.). *Z. Tierpsychol.* **25**, 955—995 (1968).
- Hall, W. C., Diamond, I. T.: Organization and function of the visual cortex in hedgehog. I. Cortical cytoarchitecture and thalamic retrograde degeneration. *Brain Behav. Evol.* **1**, 181—214 (1968a).
- Hall, W. C., Diamond, I. T.: Organization and function of the visual cortex in hedgehog. II. An ablation study of pattern discrimination. *Brain Behav. Evol.* **1**, 215—243 (1968b).
- Hassler, R.: Die zentralen Systeme des Sehens. *Ber. Zus.-kunft Dtsch. ophthalm. Ges.* **66**, 229—251 (1965).
- Hassler, R.: Comparative anatomy of the central visual systems in day- and night-active primates. In: *Evolution of the forebrain* (Hassler, R.: Stephan, H., eds.), p. 419—434. Stuttgart: Thieme 1966.
- Hassler, R., Wagner, A.: Experimentelle und morphologische Befunde über die vierfache corticale Projektion des visuellen Systems. *Proc. 8. Internat. Congr. Neurol.* **3**, 77—96 (1965).
- Herre, W., Röhrs, M.: Domestikation und Stammesgeschichte. In: *Die Evolution der Organismen* (Heberer, G., Hrsg.), Bd. II/2, S. 29—174. Stuttgart: Fischer 1971.
- Ingle, D. J., Schneider, G. E.: Brain mechanisms and vision: Subcortical systems. *Science* **168**, 1493—1494 (1970).
- Killackey, H., Diamond, I. T.: Visual attention in the tree shrew: An ablation study of the striate and extrastriate visual cortex. *Science* **171**, 696—699 (1971).
- Killackey, H., Snyder, M., Diamond, I. T.: Function of striate and temporal cortex in the tree shrew. *J. comp. physiol. Psychol.* **74**, 1—29 (1971).
- Koepfen, M., Loewenstein, S.: Studien über den Zellenbau der Großhirnrinde bei den Ungulaten und Carnivoren und über die Bedeutung einiger Furchen. *Mscr. Psychiat. Neurol.* **18**, 6 (1905).
- Kruska, D.: Vergleichend cytoarchitektonische Untersuchungen an Gehirnen von Wild- und Hausschweinen. *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.* **131**, 291—324 (1970a).

- Kruska, D.: Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868. *Z. Säugetierk.* **35**, 214—238 (1970 b).
- Kruska, D.: Domestikationsbedingte Größenänderungen verschiedener Hirnstrukturen bei Schweinen. In: Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere. Budapest 1972 (im Druck).
- Kruska, D., Stephan, H.: Volumenvergleich allokortikaler Hirnzentren bei Wild- und Hausschweinen. *Acta anat. (Basel)* (1972) (im Druck).
- Mohr, E.: Wilde Schweine. Neue-Brehm-Bücherei, vol. 247. Wittenberg-Lutherstadt: Ziemsen 1960.
- Noback, C. R., Laemle, L. K.: Structural and functional aspects of the visual pathways of primates. In: The primate brain. Advances in primatology (Noback, C. R.; Montagna, W., eds.), vol. 1, p. 55—81. New York: Appleton-Century-Crofts 1970.
- Polyak, S.: The vertebrate visual system, 2nd ed. Chicago: Univ. Press 1968.
- Reiher, E.-G.: Sinnesphysiologische und lernpsychologische Untersuchungen an Schweinen. *Forma et Functio* **1**, 353—404 (1969).
- Röhrs, M., Kruska, D.: Der Einfluß der Domestikation auf das Zentralnervensystem und Verhalten von Schweinen. *Dtsch. tierärztl. Wschr.* **76**, 514—518 (1969).
- Rose, M.: Anatomie des Großhirns (End- und Zwischenhirn). In: Handbuch der Neurologie (Bumke, O.; Foerster, O., Hrsg.), Bd. 1, S. 541—778. Berlin: Springer 1935.
- Schneider, G. E.: Contrasting visuomotor functions of tectum and cortex in the golden hamster. *Psychol. Forsch.* **31**, 52—62 (1967).
- Schneider, G. E.: Two visual systems. *Science* **163**, 895—902 (1969).
- Schneider, G. E.: Persönliche Mitteilung vom 8. 10. (1971).
- Snyder, M., Diamond, I. T.: The organization and function of the visual cortex in the tree shrew. *Brain Behav. Evol.* **1**, 244—288 (1968).
- Spatz, W. B., Tigges, J., Tigges, M.: Subcortical projections, cortical associations and some intrinsic interlaminar connections of the striate cortex in the squirrel monkey (*Saimiri*). *J. comp. Neurol.* **140**, 155—174 (1970).
- Starck, D.: Die Evolution des Säugetiergehirns. Wiesbaden: Steiner 1962.
- Starck, D.: Die Neencephalisation (Die Evolution zum Menschenhirn). In: Menschliche Abstammungslehre; Fortschritte der Anthropogenie; Heberer, G. (Hrsg.), S. 103—144. Göttingen: Fischer 1965.
- Stephan, H.: Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau des Hirnes von Wild- und Haustieren. (Nach Studien an Schwein und Schaf.) *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **71**, 487—586 (1951).
- Stephan, H.: Methodische Studien über den quantitativen Vergleich architektonischer Struktureinheiten des Gehirns. *Z. wiss. Zool.* **164**, 143—172 (1960).
- Stephan, H.: Größenveränderungen im olfaktorischen und limbischen System während der phylogenetischen Entwicklung der Primaten. In: Evolution of the forebrain (Hassler, R., Stephan, H., eds.), S. 377—388. Stuttgart: Thieme 1966.
- Stephan, H.: Quantitative investigations on visual structures in primate brains. *Proc. 2nd Internat. Congr. Primat. Atlanta* **3**, 34—42 (1969).
- Stephan, H., Bauchot, R., Andy, O. J.: Data on size of the brain and of various brain parts in insectivores and primates. In: The primate brain. Advances in primatology (Noback, C. R., Montagna, W., eds.), vol. 1, p. 289—297. New York: Appleton-Century-Crofts 1970.
- Wigger, H.: Vergleichende Untersuchungen am Auge von Wild- und Hausschwein unter besonderer Berücksichtigung der Retina. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **36**, 1—20 (1939).

Dr. Dieter Kruska
 Institut für Zoologie
 der Tierärztlichen Hochschule
 D-3000 Hannover
 Bischofsholer Damm 15
 Bundesrepublik Deutschland