

Aus dem Department für Interdisziplinäre Lebenswissenschaften der
Veterinärmedizinischen Universität Wien

Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie

(Interim-Leiterin: PDⁱⁿ Dr.ⁱⁿ Claudia Bieber)

**Vergleich der Hirnschädelvolumina von
Feldhasen (*Lepus europaeus*) aus wildlebenden
Populationen und aus einer Zuchtpopulation**

Diplomarbeit

vorgelegt von

Lydia Pichler

Wien, im November 2022

Betreuer:

Dr. phil. Franz Suchentrunk

Gutachterin:

Dr.ⁱⁿ Anna Kübber-Heiß

Danksagung

Ein großes Dankeschön gilt meinem Betreuer Dr. phil. Franz Suchentrunk für die umfassende und fürsorgliche Betreuung meiner Diplomarbeit, insbesondere bei den statistischen Modellierungen, dem ich alles Gute für die Zukunft als pensionierter, aber weiterhin sicherlich fleißiger Biologe wünsche.

Weiters danke ich Dr. Felix Knauer (FIWI), der bei den statistischen Modellierungen half, sowie Peter Steiger und Michaela Salaba, die als professionelle Tierpfleger:innen die Hasenzucht am FIWI betreuten.

Andreas danke ich für den fachlichen Rat bei der statistischen Auswertung, ohne den ich an meinen bescheidenen mathematischen und statistischen Kenntnissen sagenhaft gescheitert wäre, sowie für die seelische Unterstützung, wenn meine Zweifel wieder einmal überhandgenommen haben.

Besonderen Dank möchte an ich meinen Studienkollegen und geschätzten Freund Mag. med. vet. Fabian Bagó aussprechen, durch den ich erst zu diesem besonderen Diplomarbeitsthema gekommen bin und der in seiner Zeit als Mitarbeiter am FIWI zu meinem persönlichen Hasenschädeltaxi wurde. Nicht zuletzt danke ich ihm aber auch für die gemeinsame Studienzeit, die durch ihn leichter zu bewältigen, vor allem aber auch lustiger wurde.

Auch meiner Familie, meinen Eltern Dorlan und Johannes, meinem Bruder Samuel und meiner lieben Oma Inge, der leider nicht genug Zeit auf Erden gewährt wurde, um meinen Abschluss mitzuerleben, möchte ich auf diesem Wege von ganzem Herzen danken, dass sie mir das Studium der Veterinärmedizin ermöglicht und immer an mich geglaubt haben.

1. Inhalt

Danksagung	3
1. Inhalt	4
2. Abkürzungsverzeichnis	5
3. Einleitung	6
4. Literaturübersicht	9
4.1. Systematische Position des Feldhasen	9
4.2. Physiologie und Lebensraum des Feldhasen	9
4.3. Definition Domestikation	12
4.4. Allometrie	15
4.5. Bisherige Ergebnisse von Vergleichen zwischen domestizierten Tieren und ihrer Wildform	18
4.6. Hirnveränderungen bei verwilderten Haustieren	22
4.7. Erklärungsansätze zu den Ursachen der Domestikationsprozesse	23
5. Fragestellung	26
6. Material und Methoden	28
7. Ergebnisse	31
7.1. Deskriptive Statistik	31
7.2. Lineare Modelle	42
8. Diskussion	46
9. Zusammenfassung	53
10. Summary	54
11. Literaturverzeichnis	55
12. Abbildungsverzeichnis	59
13. Anhang	60

2. Abkürzungsverzeichnis

CBL	Condylbasallänge
EBHS	European Brown Hare Syndrome
FIWI	Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie
HSH	Hirnschädelhöhe
HSBAR	Hirnschädelbreite auf Höhe der Arcus zygomatici
HSBBU	Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae
MGEW	mittlere individuelle Schrotkugelgewichte als Indikatoren der Hirnschädelvolumina
AICc	Akaiki-Informationskriterium korrigiert für kleine Stichproben
RVI	relative variable importance

3. Einleitung

Ein großer und wesentlicher Bereich innerhalb der Geschichte der Menschheit ist seine Beziehung zu Tieren. Waren Tiere ursprünglich Beute, Konkurrenz bei der Jagd oder Bedrohung für den Menschen, kam es im Laufe der Zeit zu einem Prozess, bei dem in Gefangenschaft gehaltene Tiere sich an den Menschen und die Umweltverhältnisse, die er vorgibt, anpassen (Grandin 1998) und der als Domestikation bezeichnet wird. Resultierend aus diesem besonderen Vorgang entstanden gezähmte bzw. zahme Tiere, die den Bedürfnissen der Menschen entsprechen und verschiedenste Aufgaben erfüllen. Zum einen dienen domestizierte Tiere als hochwertige und beständige Nahrungsquelle, zum anderen aber auch als Fortbewegungs- und Transportmittel, Ressource für Textilien (Zeder 2012), oder mit zunehmender Bedeutung auch als Freund und Begleiter des Menschen. Darüber hinaus fanden und finden domestizierte und speziell ausgebildete bzw. trainierte Säugetiere für diverse Hilfsleistungen am Menschen (beispielsweise im Rahmen der Jagd oder der sozialen und psychischen Problemlinderung, wie etwa der Pferdetherapie) und im Rahmen diverser pädagogischer Erziehungsmaßnahmen Verwendung. Mit dem allgemeinen Ziel zahme Tiere mit verminderter Aggressivität oder Furcht gegenüber dem Menschen zu erhalten, führte das Halten von Tieren in einer abgegrenzten Umgebung, die Auswahl des Futters durch den Menschen und die Manipulation der Fortpflanzung im Sinne einer künstlichen Selektion (Runzheimer 1969) dazu, dass sich die Tiere in ihrem Verhalten, aber auch in ihrer Morphologie veränderten, wobei letzteres oftmals nur als Nebeneffekt entstand. Obwohl sämtliche morphologische Veränderungen als Resultat der Domestizierung nicht mehr rückgängig gemacht werden können, wie man es bei der Verwilderung domestizierter Tiere erwarten würde (Röhrs und Ebinger 1999), oder ein Wiedererreichen der Ursprungsform dem Anschein nach zumindest wesentlich länger dauern würde (Herre und Röhrs 1990), und die phänotypischen Eigenschaften sowie Verhaltensweisen zwischen domestizierter Form und Wildform sich teilweise sehr deutlich voneinander unterscheiden, ist es weiterhin möglich, domestizierte Tiere mit ihrer Wildform zu verpaaren, womit sie nach wie vor einer gemeinsamen Spezies zuzuordnen sind. Die Ausformulierung einer allgemeinen, zusammenfassenden Definition unter Berücksichtigung sämtlicher Faktoren, die bei der Domestikation mitspielen, ist nur schwer möglich, da neben dem Einfluss des Menschen, der zwar die Rahmenbedingungen für die Lebensumstände der betroffenen Tiere vorgibt, vor allem auch genetische Aspekte sowie Umwelteinflüsse, die nicht bewusst durch den Menschen vorgegeben wurden, miteinbezogen werden müssen (Grandin 1998). Die

Beantwortung der Frage nach dem Ausmaß epigenetischer Effekte bei der Domestikation von Wildtieren ist Aufgabe zukünftiger Forschungen.

In zahlreichen Forschungen wurde deutlich, dass sich gewisse Veränderungen, die im Zuge der Domestikation stattfinden, mit den verschiedensten Tierarten reproduzieren lassen: Neben einer größeren Variabilität in phänotypischen Merkmalen (auch je nach Zuchtzielausrichtung) kommt es auch bei einigen inneren Organen im Zuge der Domestikation zu einer Veränderung in der Größe (Clutton-Brock 1999). Besonders gut erforscht sind diese Größenänderungen beim Hirn, nicht zuletzt, weil dadurch Rückschlüsse auf veränderte Verhaltensweisen bei domestizierten Tieren gezogen werden können.

Durch das Fortbestehen diverser Wildformen von Tierarten neben ihrer domestizierten Form, wie etwa bei Wild- und Hausschwein, Wolf und Hund, oder Guanako und Lama, bieten sich vergleichende Untersuchungen an, genauso ist es aber auch möglich, eine Domestikation zu Forschungszwecken in Echtzeit mit zu verfolgen, wie es etwa bei Versuchen mit Bankivahühnern (Agnvall et al. 2017), oder bei den bekannten Untersuchungen von Belyaev und Trut (Trut 1999) mit Silberfüchsen schon erfolgreich durchgeführt wurde.

In der vorliegenden Arbeit wurden beide Aspekte miteinander kombiniert: Zum einen wurden Feldhasen, welche am Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie (FIWI) der Veterinärmedizinischen Universität Wien über 30 Jahre in Verhältnissen gehalten werden, welche in den wesentlichen Aspekten den Rahmenbedingungen eines frühen Domestikationsstadiums entsprachen, untersucht, zum anderen fand ein Vergleich dieser Hasen mit wildlebenden Feldhasen statt. Eine vorangegangene Diplomarbeit (Landfermann 2017) hatte dabei bereits statistisch signifikant kleinere Schädelgrößen bei Feldhasen aus der Zucht, sowie auch signifikante Änderungen in der Schädelgestalt im Vergleich zu freilebenden Feldhasen aus Ostösterreich nachweisen können. In der gegenwärtigen Diplomarbeit soll nun untersucht werden, ob sich bei den Feldhasen aus der FIWI-Zucht bereits im Laufe der ca. 25 - 30 Zuchtgenerationen eine Reduktion der Hirnschädelvolumina im Vergleich zu freilebenden Individuen aus verschiedenen Gebieten Ostösterreichs statistisch nachweisen lässt, wie sie bei diversen domestizierten Säugetieren (z.B. Haushund) nachgewiesen wurden.

Die konkrete Arbeitshypothese war, dass die Hirnschädelvolumina der adulten Feldhasen aus der FIWI-Zucht durchschnittlich geringere Werte erreichen als jene von im Freiland lebenden Feldhasen, wobei allenfalls erst eine solche Reduktion in den jüngeren Generationen manifestiert ist. Aufgrund der relativ kurzen Phase der domestikationsähnlichen

Rahmenbedingungen in der FIWI-Zucht war aber keine so starke Reduktion der Hirnschädelvolumina zu erwarten, wie sie bei den Hauskaninchen beschrieben worden ist.

4. Literaturübersicht

4.1. Systematische Position des Feldhasen

Klasse	Säugetiere (<i>Mammalia</i>)
Ordnung	Hasentiere (Lagomorpha)
Familie	Hasenartige (Leporidae)
Gattung	Echte Hasen (<i>Lepus</i>)
Art	Europäischer Feldhase (<i>Lepus europaeus</i> Pallas, 1778)

(Zörner 2014)

4.2. Physiologie und Lebensraum des Feldhasen

Als am weitesten verbreiteter Vertreter der Ordnung Lagomorpha (Hasenartige) gehört der Feldhase (*Lepus europaeus*) entgegen der allgemeinen Annahme nicht zu den Nagetieren (Rodentia), wenngleich die ausgeprägten Scheidezähne dies vermuten lassen (Schneider 1978). Seine Ausbreitung erstreckt sich über den Großteil des europäischen Kontinents und Großbritannien, aber auch bis in den Irak, Iran, Syrien und Palästina, jedoch hat sich der Feldhase auch in anderen Ländern aufgrund von Translokation durch den Menschen als nicht autochthone Art etabliert; zu diesen gehören unter anderem Irland, Nordamerika, Chile, Argentinien, Australien und Neuseeland (Schneider 1978).

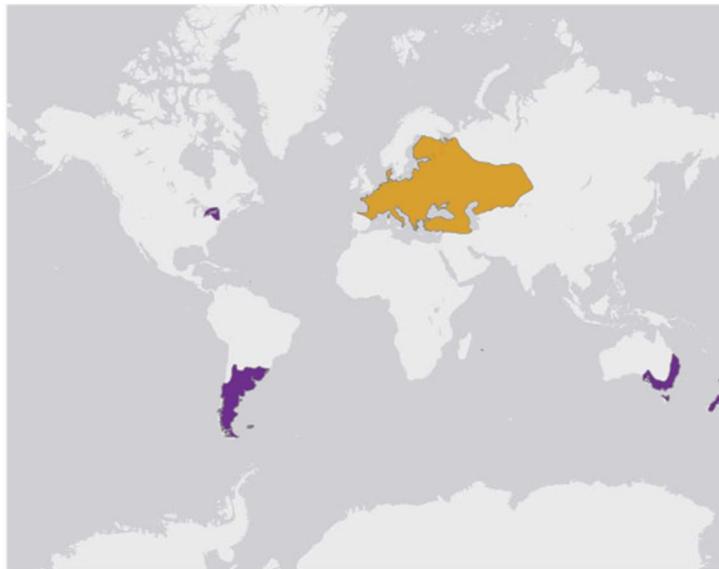


Abb. 1: Verbreitungsgebiet des Feldhasen; autochton (orange), nicht autochton (violett) (Quelle: IUCN Red List For Threatened Species)

Adulte Feldhasen wiegen ca. 2,5 bis 5 kg, wobei je nach Jahreszeit das Gewicht stark variieren kann, des Weiteren beträgt die Kopf-Rumpf-Länge im Schnitt 50-75 cm (Klansek und Herberstein 2014). Typische Kennzeichen seiner äußerlichen Gestalt sind seine langgestreckte Körperform, die stark überhöhten, kraftvollen Hinterläufe (Schneider 1978), welche ihm ermöglichen Geschwindigkeiten von bis zu 60 km/h zu erreichen (Klansek und Herberstein 2014), das Fell, das von roten über grauen, braunen, schwarzen und gelblichen Tönen verschiedene Schattierungen aufweisen kann, und seine ca. 12-14 cm langen Ohren, Löffel genannt, als wichtigstes Erkennungsmerkmal (Schneider 1978). Als Bewohner des Tief- oder Hügellandes (Schneider 1978) bevorzugt er Lebensräume mit eher geringen Niederschlägen und einer durchschnittlichen Jahrestemperatur von 8 °C (Zörner 2014). Dabei haben sich als annähernd ideale Biotope Feldfluren erwiesen. Durch seine Anpassungsfähigkeit an sich ständig ändernde Landschaftsbedingungen kann er als Kulturfolger eingestuft werden, obgleich er vom Menschen – im Gegensatz zum Kaninchen – nie zum Haustier gemacht wurde (Zörner 2014).



Abb. 2: Phänotyp des Feldhasen (eigene Darstellung)

In der freien Natur konnte ein Lebensalter von bis zu acht Jahren festgestellt werden. In der Gefangenschaft, so etwa in der Zucht am FIWI, erreichten einzelne Tiere ein Alter von bis zu 13 Jahren (F. Suchentrunk 2022, mündl.). Der Geschlechtsdimorphismus ist bei Feldhasen kaum ausgeprägt, eine sichere Geschlechterfeststellung ist nur mittels Beurteilung der äußeren bzw.. inneren Geschlechtsorgane durchführbar (Klansek und Herberstein 2014). Er ist ein Pflanzenfresser und in Mitteleuropa mit einer Ausnahme von Oktober und November, wo sowohl beim männlichen als auch beim weiblichen Tier die Keimdrüsen in eine inaktive Phase übergehen, das gesamte Jahr fortpflanzungsfähig, wobei die Häsin mit einer Tragezeit von 42 bis 43 Tagen im Schnitt dreimal im Jahr Nachkommen zur Welt bringt (Schneider 1978). Die Satzgröße beträgt laut Beobachtungen in freier Natur meistens nicht mehr als drei

Junghasen (Zörner 2014). Über das Jahr gerechnet gebärt eine Feldhäsin bis über zehn Nachkommen, wovon aber nur etwa 10 bis 30 Prozent überleben (Klansek und Herberstein 2014). Die Nachkommen unterscheiden sich hierbei deutlich von sogenannten Nesthockern wie etwa Kaninchen, da sie mit vollständigem Haarkleid, geöffneten Augen, zahntragenden Kiefern und eigenständiger Bewegungsfähigkeit schon weiter entwickelt geboren werden, sodass sie eindeutig als sogenannte Nestflüchter einzustufen sind (Schneider 1978). Die Säugezeit beträgt etwa vier Wochen, danach sind die Junghasen weitestgehend sich selbst überlassen, die Geschlechtsreife wird mit einem Alter von ca. acht Monaten erreicht (Klansek und Herberstein 2014). Eine Besonderheit in der Fortpflanzungsphysiologie der Feldhasenweibchen stellt die sogenannte Superfoetation dar: Hierbei kommt es zu einer doppelten, zeitlich getrennten Befruchtung, bei der trotz einer bereits bestehenden Trächtigkeit eine erneute Befruchtung reifer Eizellen und daraus resultierender Entwicklung von Embryonen stattfindet. Das bedeutet, dass die Häsin Embryonen verschiedener Entwicklungsstadien tragen kann. Diese Besonderheit ist aufgrund der Uterusform der Feldhäsinnen möglich, die einen sogenannten Uterus duplex, also eine zweiteilige Gebärmutter, besitzen, deren Teile nur im unteren Abschnitt miteinander verbunden sind und gemeinsam in die Scheide münden (Schneider 1978). Dabei sind die Tiere beider Sätze Vollgeschwister, da es nur dann zur Superfoetation kommt, wenn noch Spermien des männlichen Tieres der ersten Befruchtung im Uterus vorhanden sind, eine Befruchtung durch einen zweiten Deckakt wäre nicht möglich, da die bereits vorhandenen Embryonen den Weg für eindringende Spermien versperren. Zu einer zweiten Befruchtung kommt es also im letzten Abschnitt der Trächtigkeit, in der das weibliche Tier wieder paarungsbereit wird und es zu einer Kopulation mit einem Männchen kommt. Bleibt eine Paarung in dieser Phase aus, kommt es auch zu keiner erneuten Befruchtung (Schneider 1978). Als beliebtes Wild in der Jägerpraxis kommt dem Hasen eine große Bedeutung für den Menschen zu. Feldhasen wurden und werden im Rahmen der jagdlichen Nutzung sowohl lebend gefangen und teils in größeren Mengen an anderen Orten (Frankreich, Italien) freigelassen, als auch für diverse Populationsaufstockungsprogramme in Gefangenschaft gehalten bzw. gezüchtet. Vereinzelt wurde das Überleben von gezüchteten und freigelassenen genetisch dokumentiert (Stamatis et al. 2007). Von einem stattgefundenen Domestikationsprozess im eigentlichen Sinne kann man jedoch auch bei diesen Haltungs- und Zuchtformen nicht sprechen. Wieweit Domestikationserscheinungen bei Zuchthasen auftreten, ist unbekannt.

4.3. Definition Domestikation

Obwohl die Domestikation tief in der Kulturgeschichte der Menschheit verankert ist, zahlreiche Forschungen innerhalb der diversen Teilgebiete durchgeführt wurden und ein allgemeines Grundverständnis über die Bedeutung des Begriffs vorliegt, fällt es schwer, eine einheitliche, simple, aber zugleich alle Aspekte umfassende Definition für den Begriff „Domestikation“ zu finden. Allen Erklärungsversuchen ist aber ein Grundsatz gleich: Die Domestikation ist ein durch den Menschen entstandener und von ihm initiiertes evolutionärer Prozess, das heißt, es sind markante genetische Änderungen unbewusst oder bewusst bzw. gezielt durch den Menschen vorgenommen worden. Im Folgenden sollen einige der Erklärungsansätze vorgestellt werden.

Zur initialen Entstehung des Domestikationsverhältnisses zwischen Mensch und Tier können drei Wege eingeteilt werden. Der erste Weg umfasst die Domestizierung jener Tiere, die aufgrund erleichterter Nahrungsbeschaffungsmöglichkeiten die Nähe des Menschen suchten, etwa weil sie Speiseabfälle fraßen oder andere Tiere jagten, welche sich in der Umgebung der Menschen aufhielten (Zeder 2012). Als zweiter Weg wird angenommen, dass die betroffenen Tiere die ursprüngliche Beute des Menschen waren. Es wird bei diesem Verhältnis davon ausgegangen, dass im Zuge der Jagd auf diese Tiere aus der Weiterentwicklung von Jagdstrategien allmählich Herdenmanagementstrategien entstanden, die sich schließlich zu kontrollierten Zuchtmethoden etablierten. Diese Gruppe von Tieren diente im Wesentlichen der Sicherstellung einer beständigen Proteinquelle in Form von Fleisch (Zeder 2012). Der dritte Weg beschreibt die Domestikation von Tieren, die aufgrund anderer, sekundärer Ressourcen abseits von Fleisch gezähmt wurden, wie zum Beispiel für ihre Milch, oder um sie für die Jagd anderer Tiere oder als Transportmittel zu nutzen (Zeder 2012). Als Hauptgrund für die Einleitung der Domestikation von Tieren wird aber zumeist eine Entlastung in der Nahrungsbeschaffung angesehen, wodurch sich der Mensch vom Jäger und Sammler zum Schaffer einer Produktionswirtschaft entwickeln konnte, hierfür wurden vorrangig Herbivoren (Pflanzenfresser) domestiziert (Herre und Röhrs 1990). Mit dem fortschreitenden Zusammenleben mit diesen Tieren wurden diese auch für andere Zwecke genutzt, etwa als Ressource für qualitativ hochwertigere Kleidung, wie beispielweise die Wolle zum Weben und Spinnen verwendet wurde, oder als Transport- und Fortbewegungsmittel, sowie zum Bearbeiten von Äckern. Insgesamt ermöglichte die Domestikation dem Menschen die Umwelt gezielter zu seinem Nutzen zu verändern, sie spielt also eine erhebliche Rolle in der kulturellen Entwicklungsgeschichte der Menschheit (Herre und Röhrs 1990).

Allgemein können als domestizierte Tiere solche bezeichnet werden, die der Mensch in ihrer Fortpflanzung und Ernährung über mehrere Generationen (letzten Endes genetisch) beeinflusste (Fischer 1915). Eine solide Vorstellung des Begriffs „Domestikation“ bietet die Aufzählung der besonderen Lebensbedingungen eines domestizierten Tieres nach Runzheimer (1969):

1. sexuell abgeschiedenes Leben
2. Festlegen eines Zuchtzieles und damit verbundenes künstliches Selektieren
3. veränderter Generationsrhythmus durch Beeinflussen der Lebenserwartung
4. selektive Ernährung
5. eingeschränkte Bewegung

Dabei wirken nicht alle Faktoren in gleichem Umfang.

Helmut Hemmer (1983) bezeichnet als entscheidenden Faktor bei der Domestikation das Beenden der natürlichen Zuchtwahl für die in Frage kommenden Tiere und die Einschränkung der Wirkung natürlicher Selektionsmechanismen. Stattdessen greift der Mensch durch seine Vorstellungen und Bedürfnisse und daraus resultierenden Zuchtbestimmungen mittels Auslese ein, wobei Domestikation letztendlich auch als Spezialform der natürlichen Evolution angesehen werden kann, wenn man davon ausgeht, dass der Mensch selbst Teil der Natur ist (Hemmer 1983). Als aktiver Partner unterwirft der Mensch das Tier seiner Zuchtzahl, es kommt zu einer Verarmung der Sinnesfunktionen sowie einer gesteigerten psychischen Toleranz, welche sich durch die Übernahme von Schutz und Verteidigung durch den Menschen erklären lässt, so kommt es durch die züchterische Tätigkeit des Menschen zu einer Anpassung des Tieres an die menschliche Umwelt. Im Gegensatz zu Wildtieren zeigen Haustiere eine große Vielfalt in ihrem Erscheinungsbild, insbesondere hinsichtlich Beschaffenheit und Färbung des Felles, der Körpergröße und Proportionen, wodurch es letztendlich zur Entstehung verschiedenster Rassen kommen konnte (Hemmer 1983).

Clutton-Brock wiederum beschreibt in ihrem Buch „A Natural History of Domestication“ den biologischen Prozess der Domestikation folgendermaßen: Den Beginn bildet eine kleine Gruppe von Tieren, die von ihrer wilden Art getrennt und an Menschen gewöhnt werden. Pflanzen sich diese Tiere dann fort, wird eine Ursprungsgruppe gegründet, die sich als Antwort sowohl auf natürliche Selektion durch den Menschen und ihre Umgebung als auch auf die künstliche Selektion aus wirtschaftlichen, kulturellen oder ästhetischen Gründen über fortlaufende Generationen hin verändert (Clutton-Brock 1999). Ein domestiziertes Tier wird als

ein Tier definiert, das in Gefangenschaft für wirtschaftlichen Profit für die menschliche Gesellschaft, welche die totale Kontrolle über dessen Zucht, Lebensraum und Futterangebot hat, gezüchtet wurde. Es ergeben sich durch den Domestikationsvorgang folgende Merkmale:

- Verringerung der Körpergröße
- größere Variabilität in der äußeren Erscheinung wie eingeringelte Schwänze und hängende Ohren
- Veränderung innerer morphologischer Eigenschaften wie Fettverteilung und Gehirngröße
- Effekte der Kastration auf den Wachstumsvorgang und das Verhalten
- Verhaltensänderungen (Clutton-Brock 1999)

Andere Ansätze sehen die Domestikation weniger als einseitiges, allein basierend auf den Willen des Menschen entstandenes Phänomen, sondern gestehen der Domestikation ein beidseitiges, ausgeglichenes Abhängigkeitsverhältnis zwischen Mensch und Tier, aus dem beide Spezies einen Nutzen ziehen, zu (O'Connor 1997). Grundsätzlich ist jedoch davon auszugehen, dass das Abhängigkeitsverhältnis eher zugunsten des Menschen besteht und die Beziehung als asymmetrisch einzustufen ist, in welcher der Mensch die dominantere Position einnimmt, da er durch seine sozialen Kompetenzen die wesentlichen Rahmenbedingungen dieser Beziehung vorgibt und es sich somit nicht um eine klassische Symbiose, wie sonst oft in der Natur beobachtet wird, handelt (Zeder 2012).

Am Ende der Domestikation steht das Haustier, das sich durch sexuelle Isolation und Anpassung an die speziellen Umweltbedingungen, die durch den Menschen vorgegeben werden, adaptierte und zu eigenen Herden in ihrer Anzahl vergrößerte. Resultierend daraus entstehen Veränderungen auf molekulargenetischer Ebene und damit differenzierte Ausprägungen anatomischer, physiologischer und Verhaltenseigenschaften im Vergleich zur Ursprungsform dieser Tiere. Das Ziel für den Menschen liegt hierbei in wirtschaftlichem oder anderem Nutzen, mittlerweile aber auch in Liebhabereien und Freude (Herre und Röhrs 1990).

Die Evolution von Säugetieren verläuft, vor allem in den Bereichen Komplexität des Gehirns und Sinnesleistungen, progressiv (Hemmer 1983). Im Bereich des Gehirns lässt sich im Zuge der Evolution beobachten, dass die Hirngröße ansteigt, des Weiteren kommt es auch zu einer Zunahme in der Größe der übergeordneten zentralnervösen Zentren des somatosensorischen und somatomotorischen Systems, außerdem differenzieren sich jene Areale über die phylogenetischen Reihen hinweg immer mehr (Röhrs und Ebinger 1993). Es wurde eine

Höherentwicklung des Gehirns in allen Säugetierverwandtschaftsgruppen parallel und unabhängig voneinander beobachtet, gleichzeitig kann die Haustierwerdung im Sinne der Domestikation aber auch als Spezialform einer regressiven Evolution, also eine Reduktion einer einmal erreichten Sinnesbefähigung ohne Kompensation eines anderen Sinnesorgans, bezeichnet werden. Diese Reduktion beschreibt Hemmer als „Verarmung der Merkwelt“, welche letztendlich aus der Reduktion der Sinnesfähigkeiten resultiert (Hemmer 1983). In der Anatomie des Gehirns äußert sich das in einer Abnahme der als progressiv bezeichneten Hirnstrukturen, wie beispielweise der Neocortex oder die Area striata (Röhrs und Ebinger 1993). Wie stark die Änderungen des Gehirns im Zuge der Domestikation ausfallen, ist abhängig vom Grad der Evolution der Hirne der jeweiligen Wildtierart. Es gilt: Ist der Cephalisationsgrad, der sich zum Vergleichen der Gehirngröße anbietet, höher, so sind die Veränderungen in der Domestikation der jeweiligen Tierart auch ausgeprägter (Kruska 1973). Die endgültige Ausprägung der Gehirnveränderungen hängt dabei von diversen Faktoren ab. Ausmaß der artifiziiellen Selektion, Intensität der Haltungsbedingungen und Dauer der Domestizierung, sowie Wirkung natürlicher Selektion und womöglich auch Besonderheiten der einzelnen Tierarten beeinflussen, in wie weit die maximal mögliche Hirnänderung erreicht wird (Herre und Röhrs 1990).

4.4. Allometrie

Viele Forscher:innen bedienen sich zur vergleichenden Untersuchung von morphologischen Veränderungen der sogenannten Allometrie. Die Allometrie dient der Studie von Beziehungen verschiedener anatomischer und physiologischer Eigenschaften zueinander, um Strukturen mehrerer Lebewesen unterschiedlicher Größe aussagekräftig miteinander vergleichen zu können (Pond 2002). Ziel ist es, mittels allometrischer Analysen fehlerhafte Vergleiche einzelner Körperteile aufgrund verschiedener Körpergrößen der untersuchten Individuen auszuschließen. Da exakt gleich große Tiere, vor allem in statistisch signifikanter Anzahl, in der Regel nur schwer zu finden sind, ermöglicht eine allometrische Analyse den Vergleich von Tieren verschiedener Körpergrößen (Kruska 1973). Nachdem man Regelmäßigkeiten in den Unterschieden und Änderungen der Körperproportionen beobachten kann, welche Allometrien genannt werden, lassen sich diese Regelmäßigkeiten mit der sogenannten Allometrieformel beschreiben (Herre und Röhrs 1990):

$$y = b * x^a$$

Dabei steht y für eine Teilgröße wie beispielweise das Gewicht eines Organs, x ist die Bezugsgröße (z.B. Körpergewicht), mit a wird der Einfluss von y durch x beschrieben (Herre und Röhrs 1990), kennzeichnet also einen von x abhängigen Proportionsunterschied (Röhrs 1986), und b ermöglicht eine Beschreibung anderer Faktoren, welche y bestimmen (Herre und Röhrs 1990). Wird diese Gleichung logarithmiert, ergibt sich dadurch eine Gerade, welche als Allometrie Gerade bezeichnet wird:

$$\log y = \log b + a * \log x$$

Hierbei wird der Anstieg der Gerade nun durch a definiert, was als sogenannter Allometrieexponent bezeichnet wird, dadurch kann beispielweise der Einfluss der Körpergröße auf die Größe des Gehirns dargestellt werden (Kruska 1973). Man spricht von einer sogenannten negativen Allometrie, wenn a kleiner als 1 ist und somit die Teilgröße in kleinerem Ausmaß zunimmt als die Bezugsgröße, umgekehrt wird der Fall $a > 1$ als positive Allometrie bezeichnet. Sind a und 1 gleich groß, nehmen Bezugsgröße und Teilgröße zu gleichen Anteilen zu, was folglich bedeutet, dass der Anteil von y an x gleichbleibt. Besonderer Bedeutung kommt dabei der Berücksichtigung der Körpergröße zu, da ein Vernachlässigen dieser Variable bisweilen zu falschen Aussagen führte und die Körpergröße sämtliche weitere Eigenschaften des Körpers beeinflusst (Herre und Röhrs 1990). Gleichzeitig darf aber basierend auf der Allometrieformel nicht angenommen werden, dass sämtliche Änderungen im Zuge der Evolution aus einer Zunahme der Körpergröße resultieren, wie etwa v. Bertalanffy (1957) fälschlicherweise Änderungen in der Evolution des Pferdes ausschließlich auf eine zunehmende Körpergröße zurückführte. Weiters gilt zu berücksichtigen, dass sich junge, heranwachsende Tiere in ihren biologischen Eigenschaften zum Teil sehr von erwachsenen Tieren unterscheiden und somit ein Vergleich in der Körpergröße juveniler Tiere sehr vorsichtig zu interpretieren ist (Herre und Röhrs 1990).

Bisherige Untersuchungen und Berechnungen sogenannter intraspezifischer Allometrien ergaben einen a -Wert von 0,25 bis 0,30, mit 0,25 als typischen Wert für die Gegenüberstellung von Körper- und Hirngewichten einer Anzahl von unterschiedlich großen Individuen innerhalb einer Art, wobei hier wichtig ist, dass es sich bei den untersuchten Tieren um adulte Individuen handelt (Kruska 1973). Besonders anschaulich stellen sich die Ergebnisse solcher innerartlichen Allometrien bei Haustierarten dar, bei welchen aus der Wildform Extreme herausgezüchtet wurden, die in heutiger Form als Zwerg- bzw. Riesenrassen bekannt sind, obgleich diese Art von Allometrien auch bei Wildtieren vorkommt (Kruska 1973). Dem

entgegengesetzt kann die sogenannte interspezifische Allometrie gestellt werden, die ein Vergleich von Tieren unterschiedlicher Arten aber ähnlicher Lebensweise und Entwicklungsausmaßen ermöglicht. Hierbei ergeben sich für den a -Wert Zahlen von 0,50 bis 0,60 (Kruska 1973). In den meisten Fällen ähneln die Werte intra- und interspezifischer Allometrien einander, so wie es vor allem beim Vergleich nahe verwandter Arten mit den Individuen einer Art erwartet wird. In einigen Fällen lassen sich jedoch erhebliche Unterschiede in den inter- und intraspezifischen Allometrien feststellen. Besonders die Hirngröße scheint intraspezifisch so stark genetisch gebunden zu sein, dass Unterschiede in der Hirngröße nur unwesentlich möglich sind. Der Zusammenhang Hirngewicht-Körpergewicht beträgt intraspezifisch sowohl für Vögel als auch für Säugetiere $a = 0,25$, interspezifisch beträgt $a = 0,56$. Der interspezifische Wert dürfte somit eher eine körpergrößenbedingte funktionelle Anpassung ausdrücken (Herre und Röhrs 1990).

Abschließend lassen sich allometrische Untersuchungen in Bezug auf die Veränderung der Hirngröße als Resultat der Domestikation mit den folgenden Punkten zusammenfassen:

- Die Steigung der intraspezifischen allometrischen Geraden ist geringer als für interspezifische allometrische Geraden.
- Daten für Wildformen lassen sich mit einer allometrischen Geraden darstellen, während Daten der domestizierten Form sich eindeutig einer eigenen Geraden zuordnen lassen. Diese Linien haben eine identische Steigung und sind somit parallel zueinander.
- Domestizierte Säugetiere zeigen größere Unterschiede in der Gehirngröße als ihre Wildformen. Dieser Umstand drückt sich auch darin aus, dass Gewicht und Größe sich auf einer breiteren Ellipse verteilen.
- Domestizierte Säugetiere haben im Durchschnitt kleinere Hirne als ihre Wildformen. (Kruska 1988)

4.5. Bisherige Ergebnisse von Vergleichen zwischen domestizierten Tieren und ihrer Wildform

Eine der bekanntesten Experimente aus der jüngeren Vergangenheit stellt die Arbeit mit Silberfüchsen (*Vulpes vulpes*) von Dimitri Belyaev dar, welche 1959 am Institut für Zytologie und Genetik in Novosibirsk, Sibirien begann. Das Besondere dieser Studie liegt in der detaillierten Mitverfolgung eines Domestikationsvorgangs in Echtzeit (Dugatkin 2018). Über 60 Jahre hinweg selektierte Belyaev gemeinsam mit Lyudmila Trut die Füchse auf ihre Zahmheit, die jeweils zahmsten 10 % einer Population wurden für die Zucht der nächsten Generation ausgewählt. Mit dem Fortschreiten der Generationen konnten allmählich morphologische und physiologische Veränderungen sowie Verhaltensänderungen an den Tieren festgestellt werden: Zum einen zeigten die Silberfüchse mit der Zeit gegenüber der Forscher:innen ein zahmeres Verhalten, sie fingen an bei Sicht der Forscher:innen mit den Schwänzen zu wedeln, deren Hände abzulecken oder ließen sich gar streicheln und aufheben. Morphologisch zeigten sich mit der fortschreitenden Selektion auf Zahmheit eingeringelte Schwänze und herabhängende Ohren, auch die Gesichtszüge änderten sich und erhielten ein insgesamt juvenileres Aussehen, wie auch die Körperform insgesamt kompakter und runder wurde, des Weiteren kam es zu einer höheren Variabilität in der Fellfarbe und -musterung (Dugatkin 2018). Auch der Glukokortikoidspiegel sank mit der Zeit, während der Serotoningehalt stieg, was darauf hindeutete, dass die Tiere allmählich ein niedrigeres Stresslevel entwickelten, passend dazu konnte eine Verkleinerung der Nebennieren im Laufe der Zeit festgestellt werden. Die Selektion bewirkte bei den Silberfüchsen auch eine Verlängerung der Fortpflanzungsperiode, ein Effekt, der mittlerweile auch bei anderen domestizierten Tieren festgestellt werden konnte. All diese teils eindrucklichen Veränderungen werden neben zahlreichen weiteren unterschiedlich gut erforschten Merkmalen mit dem Begriff „Domestikationssyndrom“ zusammengefasst (Dugatkin 2018).

Eines der auffälligsten Phänomene der Domestizierung von Tieren ist die Änderung der Körpergröße. Im Zuge der Domestikation von Säugetieren, aber auch bei jüngst domestizierten Heimfischen, lässt sich eine Verringerung der Körpergröße im Vergleich zur Wildform über sämtliche Spezies hinweg beobachten. Als Grund der abnehmenden Körpergröße gelten die neuen Bedingungen, unter denen Haustiere leben, sowie auf sie Einfluss nehmende Kräfte. Es wird angenommen, dass in den Anfängen der Domestikation kleinere Individuen von Menschen bevorzugt wurden, da diese leichter zu handhaben waren. Des Weiteren dürfte auch die damals dürftigen Konservierungsmethoden ausschlaggebend

dafür gewesen sein, dass man sich für kleinere Tiere entschied, da diese nach der Schlachtung schneller verbraucht würden (Herre und Röhrs 1990). Ein Aspekt, der neben den genannten Überlegungen nicht vernachlässigt werden darf, ist die Tatsache, dass kleinere Individuen einer Spezies unter mangelhaften Ernährungsbedingungen einer besseren Auslese unterliegen, da diese in Notzeiten eine höhere Überlebensrate aufweisen. Es darf also die genetische Komponente im Zuge dieser Entwicklungen nicht vernachlässigt werden. Die Körpergröße wurde durch Haustiere gegenüber ihren Wildformen erst dann wieder übertroffen, als sich die Konservierungsmethoden weiterentwickelten, ein Fortschritt in den Zuchtmethoden stattfand und eine ausreichende Futtermittelvorsorge gewährleistet werden konnte (Herre und Röhrs 1990).

Der Effekt der eingeschränkten Ernährung von in Gefangenschaft gehaltenen Tieren als Einflussfaktor in der Domestikation ist besonders gut untersucht. So zeigte etwa eine Studie von wild lebenden Chinchillas (*Chinchilla*) im Vergleich zu in Zoos gehaltenen Artgenossen einen deutlichen Unterschied in der Zahngesundheit der zwei Tiergruppen: Während bei den wilden Chinchillas die Zähne weitestgehend gesund und gleichmäßig abgenutzt waren, wurden bei den Chinchillas aus der Zoonutzung eine höhere Rate an diversen Zahnläsionen festgestellt, außerdem waren die Zähne im Schnitt länger, da sie aufgrund des suboptimalen Futters weniger abgenutzt wurden (Crossley und Del Mar Miguélez 2001). Dieselbe Studie von Crossley und Del Mar Miguélez zeigte zudem, dass die Schädelknochen der in Gefangenschaft lebenden Chinchillas sowohl signifikant länger als auch breiter waren. Ein weiterer interessanter Aspekt kam der Variabilität der Schädelformen zu: Obwohl die wildlebenden Chinchillas aus unterschiedlichsten Regionen Chiles und Boliviens stammten, konnten nur geringe morphologische Unterschiede in der Schädelform beschrieben werden, bei den Chinchillas aus der Zoonutzung wurde dafür eine deutlich höhere Variabilität nachgewiesen (Crossley und Del Mar Miguélez 2001).

Während im Zuge der Evolution ein Größenwachstum in seiner Gesamtheit sowie seiner einzelner Anteile und deren Proportionen zueinander beobachtet werden kann, wird bei der Domestikation das Gegenteil festgestellt: Verglichen mit der jeweiligen Wildform konnte Kruska etwa bei domestizierten Tylopoden, also Lamas und Alpakas, eine Reduktion der Gehirngröße bei gleichem Körpergewicht nachweisen (Kruska 1982). Es wurde außerdem festgestellt, dass sich die Größe des Gehirns von südamerikanischen Tylopoden im Zuge der Domestikation um 17 % über 3000 bis 4000 Jahren reduziert hat, das entspricht einem Durchschnitt von 5,7 % bzw. 4,2 % pro 1000 Jahren. Verglichen mit der Hirngrößenzunahme

während der phylogenetischen Entwicklung stellte sich außerdem heraus, dass die Größe des Hirns im Zuge der Domestikation schneller abnimmt, als sie während der Phylogenese zunimmt (Kruska 1982).

Vor allem betroffen von der Reduzierung der Sinnesorgane sind das Auge, das Gehör und das Geruchsorgan, die Hirngrößenabnahme nimmt während der Domestikation zum Teil erhebliche Ausmaße an. Gleichzeitig wird beobachtet, dass sich Individuen einer zu domestizierenden Art umso besser für die Domestikation eignen, je geringer deren Hirngröße ist (Hemmer 1983). Die Reduktion der Hirnschädelgröße im Zuge der Domestikation ließ sich in zahlreichen Forschungen bei vielen verschiedenen Tierarten reproduzieren. So wurde etwa bei Meerschweinchen (*Cavia aperea f. porcellus*) und Wildmeerschweinchen (*Cavia aperea*) eine Reduktion des Gehirnvolumens bei der domestizierten Form bei gleichem Körpergewicht um 16,2 % beobachtet (Kruska und Steffen 2013). Aber auch schon wesentlich ältere Untersuchungen an Wanderratten (*Rattus norvegicus*) und deren domestizierter Form der Laborratte zeigen eine beachtliche Reduktion des Hirnschädelvolumens von 5,9 % in Bezug auf die Condylbasallänge (CBL) bzw. 16,6 % bei gleichem Körpergewicht (Sorbe und Kruska 1975). Ähnliche Ergebnisse konnten bei Katzen festgestellt werden: In einer aktuellen Studie von Lesch et al. (2022) wurden die Schädel von Hauskatzen (*Felis catus*) mit den Schädeln von Europäischen Wildkatzen (*Felis silvestris*) und von Afrikanischen Wildkatzen (*Felis lybica*), welche mittlerweile aufgrund von genetischen Untersuchungen als eigentliche Vorfahren der modernen Hauskatze gelten, sowie von Hybriden aus *F. silvestris* × *F. catus*, verglichen. Dabei war das Schädelvolumen der Europäischen Wildkatzen am größten und das der Hauskatzen am kleinsten, das durchschnittliche Schädelvolumen der Afrikanischen Wildkatzen lag in der Mitte. Das Schädelvolumen der Hybride lag zwischen dem der Ursprungsarten. Auch in dieser Studie bestätigte sich, dass es zwischen Volumina einzelner Individuen einer Art zwar Schwankungen gab, sie in ihrer Gesamtheit jedoch eindeutig speziesspezifisch einem Cluster angehörten und sich von den Clustern der anderen Spezies deutlich abgrenzten (Lesch et al. 2022). Besonders gut untersucht ist das Phänomen der Verkleinerung des Gehirns bei Amerikanischen Nerzen (*Mustela vison*). Bei Nerzen aus Nerzfarmen wurden im Vergleich mit ihrer Wildform eine im Verhältnis verminderte Hirnschädelgröße in Bezug auf die Körpergröße festgestellt (Kruska und Sidorovich 2003). Während man bei den Farmnerzen eine größere Variation in der Körpergröße beobachtete, zeigte sich eine einheitliche, signifikante Verkleinerung bei Herz (8,1 %), Milz (28,2 %) und Gehirn (10,6 %) derselben Tiere im Vergleich mit den wilden Nerzen (Kruska und Schreiber 1999). Bei Bankivahühnern (*Gallus*

gallus) stellte sich in einer Studie von Agnvall et al. (2017) bei einem Domestizierungsversuch über fünf Generationen eine Reduktion des Gehirns als Resultat der Selektion auf Zahmheit (niedriges Angstlevel vor Menschen) ein. Dabei scheint die Zahmheit als Selektionsmerkmal eine wesentliche Rolle zu spielen, die unweigerlich zu sekundären Veränderungen im Phänotyp, allen voran der reduzierten Hirngröße, führt. Es zeigte sich außerdem, dass nur bestimmte Hirnareale von dieser Veränderung in der Hirngröße betroffen waren, wodurch ein Zusammenhang zu der jeweiligen Funktion der Areale, die durch die Domestikation verändert werden, vermutet wird. Außerdem nahm auch die Größe von Herz und Milz der Bankivahühner ab. Als Grund wird hier ein geringerer Bedarf an Blutzirkulationskapazität bei domestizierten Tieren angesehen (Kruska und Schreiber 1999), des Weiteren wird vermutet, dass die verminderte Größe der Milz für einen verminderten Infektionsdruck und damit für einen geringeren Anspruch an das Immunsystem spricht (Agnvall et al. 2017).

Zootiere nehmen eine Sonderstellung ein: Als in Gefangenschaft gehaltene Wildtiere werden Lebensraum und Nahrung durch den Menschen vorgegeben und die Tiere verlieren ihre Scheu vor dem Menschen. Auch die Fortpflanzung wird vom Menschen gesteuert, in der Regel jedoch nicht mit dem Ziel, zahmere Tiere zu züchten, sondern, vor allem bei gefährdeten Tierarten, um sie vom Aussterben zu bewahren. Es stellt sich nun die Frage, ob durch das Leben in Zoos und die Selektion durch den Menschen, bei diesen Tieren auch eine Art Domestikation zu beobachten ist. Untersucht wurde dies unter anderem bei Przewalskipferden (*Equus przewalskii*), die heutzutage nur mehr in Zoos oder Wildgehegen, bzw. sekundär durch Wiederansiedlungsprojekte, wie etwa in der Mongolei in Freilandbeständen, vorkommen. Beim Vergleich des Hirnschädelvolumens von Wildprzewalskipferden, Zooprzewalskipferden und Hauspferden zeigte sich eine Reduktion der Kapazität um 14 %, und zwar sowohl bei den Hauspferden als auch bei den Zooprzewalskipferden. Somit fand auch bei Zooprzewalskipferden eine Form von Domestikation statt (Röhrs und Ebinger 1998).

Zum einen nimmt während der Domestikation die Gehirngröße in seiner Gesamtheit ab, zum anderen sind die einzelnen Hirnareale unterschiedlich stark von dieser Reduktion betroffen. In allen diesbezüglichen Untersuchungen konnte beobachtet werden, dass das Telencephalon im höchsten Ausmaß an Größe verliert. Es scheint, als ob besonders jene Areale betroffen seien, die phylogenetisch jünger sind (Kruska 1988). Gleichzeitig muss berücksichtigt werden, dass eine Vergrößerung oder Verkleinerung von Gehirnarealen oder Sinnesorganen auch eng mit einer Anpassung an neue Umweltbedingungen in Verbindung stehen. So führte eine Anpassung an das Leben im Wasser zu einer Rückentwicklung bis hin zum vollständigen

Verschwinden des Bulbus olfactorius bei Walen, während bei Tieren, die ihr Leben unter der Erde führen, sich eine Rückbildung der optischen Organe einstellte. Bei domestizierten Tieren konnte beispielweise nachgewiesen werden, dass diese im Vergleich zu ihrer Wildform verkleinerte Geruchsorgane besitzen (Kruska 1988). Auch im limbischen System zeigt sich eine deutliche Reduktion als Folge der Domestikation. Als Hirnareal, das zwar Input von den Sinnesorganen erhält, aber im Wesentlichen endogen arbeitet, ist es zuständig für Emotionen sowie der Kontrolle von motivierenden und aktivierenden Verhaltensmustern. Sowohl bei Schafen als auch bei Schweinen, Pudeln und Ratten ließ sich eine signifikante Reduktion der Strukturen des limbischen Systems als Resultat der Domestikation nachweisen, obwohl es nicht in direktem Zusammenhang mit einem bestimmten Sinnesorgan steht, welches aufgrund einer veränderten Umwelt andere Reize erhält. Als Grund für die Reduktion wird der Umstand angesehen, dass das Unterbinden aggressiven und spontan reaktiven Verhaltens ein wichtiges Kriterium im Domestikationsvorgang ist. Eine Selektion auf verminderte Aggressivität führt also zu einer Verkleinerung des limbischen Systems und dürfte ein typisches Phänomen in der Domestikation von Tieren sein (Kruska 1988). Bei Tylopoden verringerte sich die Größe des Hippocampus, ein Teilbereich des limbischen Systems, deutlich weniger als in den anderen genannten Tierarten. Dies ist höchstwahrscheinlich dem Umstand geschuldet, dass Lamas und Alpakas unter vergleichsweise natürlichen Bedingungen gehalten werden, eine natürliche Selektion weiterbesteht, während eine künstliche Zuchtselektion durch den Menschen nur eine untergeordnete Rolle spielt, und bisweilen auch eine Verpaarung zwischen Lama und seiner Wildform, dem Guanaka stattfindet. Insgesamt ist die Reduktion einzelner Gehirnareale jedoch immer kleiner als die Reduktion des Gehirns in seiner Gesamtheit (Kruska 1988).

4.6. Hirnveränderungen bei verwilderten Haustieren

Betrachtet man im Gegensatz die Hirngewichte verwilderter Haussäugetiere, lässt sich feststellen, dass es nicht zu einer erneuten Vergrößerung des Gehirns zurück bis zur Ursprungsgröße kommt. Definiert man als verwilderte Haustiere jene Tiere, die über viele Generationen in der Wildnis überlebt haben, ohne vom Menschen abhängig gewesen zu sein, so zeigte sich beispielweise beim Dingo (*Canis lupus dingo*), der ältesten bekannten verwilderten Form des Hundes, keine Unterschiede in den Gehirngewichten im Vergleich mit Hunden (Röhrs und Ebinger 1999). Auch bei Ziegenpopulationen in Galapagos, welche seit etwa dem Jahre 1700 dort verwildert leben, konnte keine signifikante Hirngrößenzunahme festgestellt werden. Jedoch konnte bei verwilderten Hausschweinen eine signifikante

Vergrößerung bestimmter Hirnareale festgestellt werden, welche aber nicht wieder das ursprüngliche Ausmaß der Wildform erreichten. Das limbische System war bei den untersuchten Tieren etwa um 25,4 % größer als bei Hausschweinen, der Bulbus olfactorius um 18 %, der Allocortex um 11 % und die Medulla oblongata um immerhin 10,5 %. Dass mit einer Verwilderung die ursprüngliche Größe des Gehirns, aber auch einzelner Hirnanteile nie wieder erreicht werden, macht die Untersuchung des Hippocampus bei Schweinen deutlich: Dieser müsste bei verwilderten Hausschweinen in seiner Größe um 75 % zunehmen, um die Größe des Hippocampus von Wildschweinen zu erreichen (Röhrs und Ebinger 1999). Diese unvollständige Rückkehr von verwilderten Haustieren zur Wildform äußert sich auch in den Verhaltensweisen von verwilderten Haustieren. Sowohl bei verwilderten Schweinen als auch bei verwilderten Hunden konnte beobachtet werden, dass sie immer noch Verhaltensweisen der domestizierten Form ihrer Spezies zeigten, des Weiteren konnten junge verwilderte Tiere innerhalb weniger Tage gezähmt und wie Haustiere gehalten werden. Es scheint also, dass Domestikationsprozesse irreversibel sind und eine Vergrößerung des Gehirns mehr Zeit in Anspruch nimmt, als eine Reduktion (Herre und Röhrs 1990).

4.7. Erklärungsansätze zu den Ursachen der Domestikationsprozesse

Die Ursache für die Gehirnreduktion im Zuge der Domestikation konnte bis dato noch nicht geklärt werden. Eine Hypothese von Wilkins et al. (2014) sieht den Ursprung der Hirnreduktion in einem Defizit im Bereich der Neuralleistenausbildung während der Embryonalentwicklung. Es sollen dadurch verschiedenste Veränderungen, zu denen es während der Domestizierung bei Tieren kommt, auf einen gemeinsamen Ursprung zurückgeführt werden können. Aus den Zellen der Neuralleiste entwickeln sich letztendlich verschiedenste Zelltypen für unterschiedliche Gewebe, wie etwa die Ganglien des Sympathikus oder das Nebennierenmark. Vor allem aber im Kopfbereich entwickeln sich aus den kranialen Zellen wichtige Vorstufen für Knochen-, Knorpel und neurologische Strukturen, so zum Beispiel der Kiefer, das Zungenbein, der Larynx sowie Außen- und Mittelohr. Obwohl die Neuralleistenzellen nicht direkte Vorläuferzellen des Zentralnervensystems oder der Nebennierenrinden sind, nehmen sie eine wesentliche Rolle in diesen Bereichen ein, indem es zu postmigratorischen embryologischen Interaktionen im weiteren Verlauf der Embryonalentwicklung kommt (Wilkins et al. 2014). Die Neuralleiste wird somit als gemeinsamer Ursprung diverser phänotypischer Veränderungen angesehen, da sie entweder direkter Vorläufer verschiedener Gewebe ist oder in der embryonalen Entwicklung indirekt Einfluss auf diese nimmt. Eine Selektion auf Zähmheit, also auf Fehlen von aggressivem oder

ängstlichem Verhalten gegenüber Menschen, soll während der Domestizierung zu einer verminderten Entwicklung von Anteilen der Neuralleiste führen, aus welchen später verhaltensassoziiertes Gewebe entsteht, letzten Endes resultiert das unter anderem in einer verminderten Größe und Aktivität der Nebennieren, die eine wichtige Funktion in Stress- und Angstsituationen übernehmen. Als unspezifisches Nebenprodukt entstehen dadurch andere phänotypische Veränderungen, wie beispielweise im Bereich der Pigmentation, der Ohren, des Kiefers und der Zähne (Wilkins et al. 2014). Eine andere Hypothese besagt, dass das Wachstum eines Gewebes mit hohem Energieverbrauch auf Kosten eines anderen Gewebes mit erhöhtem Energiebedarf stattfindet. So wurde laut einer Studie von Aiello und Wheeler (1995) die Größenzunahme des Gehirnes durch eine Abnahme der Größe des Magens, wie in ihrer Studie bei Primaten untersucht, ermöglicht. Auch Agnvall et al. (2017) gehen davon aus, dass die Reduktion der Hirngröße bei der Domestikation von Bankivahühnern ein Resultat der Umverteilung von Energieressourcen ist, wodurch etwa Organe des Reproduktionstraktes bei zahmen Tieren an Größe zunehmen.

Auch wenn morphologische Untersuchungen aufschlussreiche Ergebnisse in der Domestikationsforschung liefern, kommt genetischen Forschungen eine besonders wichtige Rolle zu. In wilden Tierbeständen ist die Variabilität auf genetischer Ebene aufgrund von zufälligen Mutationen groß, die Populationen sind „vielfältig heterozygot“ (Herre 1980). Diese Mutationen kommen jedoch meistens nicht zum Vorschein, da sie meist rezessiv sind und die Variabilität der Merkmale aufgrund der natürlichen Selektion als stabilisierender Faktor ausbleibt (Herre 1980). Als wesentliche genetische Faktoren im Domestikationsprozess gelten Selektion, genetische Drift und Inzucht, wobei durch Inzucht und genetische Drift Mutationen in den Gensequenzen entstehen, während die phänotypischen Veränderungen durch indirekt wirkende oder direkt anthropogene Selektion gezielt angereichert werden (Grandin 1998). Inzucht kann in Kombination mit Selektion jedoch auch gezielt genutzt werden, um bestimmte Merkmale zu etablieren, welche in der freien Wildbahn bei natürlicher Selektion ansonsten nicht erhalten bleiben würden. Der Verlust der Variabilität wird dabei in Kauf genommen, des Weiteren ermöglicht das Leben in einer durch den Menschen vorgegebenen und geschützten Umgebung das Fortbestehen von Varianten, die in der Natur nicht überleben würden. Auch genetische Drift ist typisch bei der Neuentstehung einer isolierten Population mit einer geringen Anzahl an Individuen und führt wie Inzucht zu einer reduzierten genetischen Variabilität. Bei der genetischen Drift kommt es zu einer zufälligen Veränderung oder zum Verlust von Allelen, vor allem in kleinen, abgeschiedenen Populationen (Grandin 1998). Im

Gegensatz dazu ist der Mechanismus der künstlichen Selektion in der Domestikation am besten untersucht. Dabei kann die Selektion beabsichtigt oder unbewusst vonstattengehen. Die phänotypischen Veränderungen treten dabei wesentlich schneller ein als bei vergleichsweise langsam voranschreitenden evolutionären Veränderungen (Grandin 1998), nicht zuletzt auch, weil aufgrund der Isolierung einer kleinen Teilgruppe einer Tierart die Wahrscheinlichkeit wächst, dass rezessiv vererbte Gene homozygot werden und damit das gekoppelte Merkmal sich phänotypisch manifestieren kann (Herre 1980). Ein wesentlicher Unterschied zur natürlichen Selektion ist die gezielte Auswahl der Tiere, die zur Zucht verwendet werden, gleichzeitig werden andere Tiere bewusst ausgeschlossen und nicht zur Zucht eingesetzt, wodurch diese ihre Merkmale gar nicht erst weitervererben können. Außerdem wird durch den Menschen auch die Anzahl der Verpaarungsmöglichkeiten für jedes einzelne Tier bestimmt (Grandin 1998).

Gut untersucht ist etwa die Domestizierung des Pferdes auf molekulargenetischer Ebene, nicht zuletzt, weil sich hier der Vergleich zwischen domestizierten Pferden und den Przewalskipferden als Wildform anbietet. So konnte festgestellt werden, dass Differenzen vor allem im Bereich der Genloci, die für Stoffwechselfvorgänge, Herzerkrankungen, Muskelkontraktion, Fortpflanzung und Verhalten kodieren, vorliegen (Der Sarkissian et al. 2015). Auch wenn während der Domestikation zwischen Hauspferden und Wildpferden weiterhin noch ein genetischer Austausch stattfand, konnte nachgewiesen werden, dass sich innerhalb von etwa 110 Jahren Pferdehaltung in Gefangenschaft eine verminderte Heterozygotie, erhöhte Inzucht und unterschiedliche Introgression von domestizierten Allelen etablierte (Der Sarkissian et al. 2015). Nicht zuletzt konnte auch im umfassenden Experiment von Belyaev ein verändertes Genexpressionsmuster zwischen den durch die Domestikation gezähmten und den aggressiven Silberfüchsen festgestellt werden: Betroffen waren unter anderem über hundert Gene im präfrontalen Cortex, wovon einige für die Serotoninrezeptoren kodierten, welche Verhaltensausrägungen steuern (Dugatkin 2018).

5. Fragestellung

Die vorliegende Arbeit dient der Untersuchung der Veränderung der Gehirnschädelvolumina von in Gefangenschaft gehaltenen Feldhasen (*Lepus europaeus*) aus verschiedenen Generationen, welche am Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie (FIWI) der Veterinärmedizinische Universität Wien im Zeitraum von über 30 Jahren gehalten wurden. Diese wurden mit jenen von wildlebenden Feldhasen verglichen. Untersucht wurde, ob sich eine statistisch signifikante Reduktion im Hirnschädelvolumen bei den FIWI-Feldhasen im Vergleich zu den Hasen von verschiedenen freilebenden Populationen in Ostösterreich nachweisen ließ. Es sollte also durch diese Untersuchungen festgestellt werden, ob sich bisherige Untersuchungen von Gehirnvolumenreduktionen bei domestizierten Tieren im Vergleich zu ihren Wildformen, wie schon durch Kruska und Sidorovich (2003) bei Nerzen oder durch Kruska und Steffen (2013) bei Meerschweinchen beschrieben, auch bei dieser Art der Haltung, die man als eine frühe Form der Domestikation ansehen kann, reproduzieren lassen.

Mit der Zucht von Feldhasen am FIWI wurde im Jahre 1984 mit 24 Individuen, welche aus einer Zuchtstation in Litovel (ehemalige Tschechoslowakei) importiert wurden, begonnen. Die Haltung erfolgte nach EU-Standardhaltungsbedingungen, anfangs wurden die Feldhasen in Einzelhaltung in Käfigen gehalten, im Jahre 2012 wurde schließlich auf eine Bodenhaltung in Kleingruppen umgestellt, eine vorübergehende Käfighaltung erfolgte von da an nur mehr im Zuge der Paarung bzw. Geburt. Gefüttert wurden die Tiere mit Heu, Hasenpellets und gegebenenfalls Grünfutter, wobei das Futter stets ad libitum zur Verfügung stand. Des Weiteren fand eine regelmäßige medizinische Betreuung statt, im Besonderen hierbei eine Entwurmung bei Indikation sowie in den letzten Jahren eine Impfung gegen *Clostridium perfringens*, Pasteurellen, Bordetellen sowie European Brown Hare Syndrome (EBHS) mittels bestandsspezifischer Vakzine. Um Inzucht zu vermeiden wurden regelmäßig Wildfänge oder auch Hasen aus anderen Zuchten (in der Slowakei und Italien) in den Bestand eingegliedert, ein entsprechend breiter Genpool innerhalb der FIWI-Zuchtpopulation wurde von Schappelwein (2007) molekulargenetisch untersucht und bestätigt. Wenngleich es sich bei dieser Art der Haltung am FIWI nicht um eine abgeschlossene Domestikation im klassischen Sinne handelt, kann aufgrund der Haltung in Gefangenschaft, der kontrollierten Ernährung und Fortpflanzung, angelehnt an den von Runzheimer (1969) beschriebenen besonderen Lebensbedingungen, von einem Frühstadium eines potenziellen Domestikationsvorgangs ausgegangen werden.

In der vorliegenden Diplomarbeit wurde also die Hypothese der verringerten Hirnschädelvolumina bei den FIWI-Zuchthasen im Vergleich zu jenen der Freilandhasen (aus Ostösterreich) getestet. Insbesondere ergab sich die Frage, ob der Zeitraum dieser Haltung und damit die Anzahl der bisherigen Generationen ausreichte, um eine statistisch signifikante Verringerung der Hirnschädelvolumina im Sinne der Domestikation hervorzurufen.

6. Material und Methoden

Für die vorliegende prospektive Studie wurden 96 Feldhasen aus der seit 1984 bestehenden Zucht am FIWI und 43 wildlebende Feldhasen, welche regulär im Jagdbetrieb oder bei Sonderabschüssen, im Rahmen anderer Forschungsprojekte, von Jägern in ostösterreichischen Jagdrevieren erlegt wurden, untersucht.

Zur Vermessung wurden die Schädel der erlegten Tiere gehäutet, zur Entfleischung ausgekocht und anschließend gesäubert. Alle untersuchten Feldhasen waren adult bzw. subadult, bei den Hasen des FIWI waren Geburt- und Sterbedatum aufgrund des durch das FIWI geführte Zuchtbuch bekannt. Für die meisten Schädel der wildlebenden Hasen lagen die Trockengewichte der Augenlinsen vor, die eine Zuordnung zu adulten bzw. subadulten Tieren ermöglichte (Suchentrunk et al. 1991).

Für morphometrische Untersuchungen sowie für die statistischen Modelle (entsprechend auch im Sinne der Allometrie, mittels derer Tiere unterschiedlicher Körpergrößen miteinander verglichen werden können) wurden an den Hasenschädeln mittels händischer Schublehre (mit elektronischem Display) vier Messstrecken erfasst:

1. **Condylbasallänge (CBL):** Strecke zwischen der Verbindungslinie der caudalen Condylus-Pole und dem Vorderrand des Os praemaxillare
2. **Hirnschädelhöhe (HSH):** Strecke von der Unterseite des Os sphenoidale bis zum höchsten Punkt des Os frontale in der Medianlinie
3. **Hirnschädelbreite auf Höhe der Arcus zygomatici (HSBAR):** Strecke zwischen den Punkten, wo beiderseits der Processus zygomaticus des Arcus zygomaticus aus dem Os temporale entspringt
4. **Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae (HSBBU):** Strecke zwischen den zwei am weitesten voneinander entfernten Punkten der Bullae tympanicae

Dabei wurden 2 (offenkundlich falsche) Messwerte der HSH mittels Regressionsanalyse korrigiert.

Für die Untersuchung des Hirnschädelvolumens wurden Bleikugeln mit einem Durchmesser von 3 mm verwendet. Mit diesen wurde die Hirnschädelhöhe bis zur Kante des Foramen magnum aufgefüllt und der Inhalt anschließend auf eine Waage gekippt, um dann das Gewicht zu erfassen.

Für die folgenden statistischen Berechnungen wurde das Statistiksystem SPSS (für Windows, Release 10.0.1., 27. Oktober 1999, Standard, Copyright SPSS Inc. 1989 – 1999) verwendet. Zur Bestimmung der statistischen Auswirkung auf die Einzelmessgrößen bzw. die mittleren individuellen Schrotkugelgewichte zur Füllung der Hirnschädelvolumina wurden lineare Modelle gerechnet. Anstatt eines konventionellen statistischen Verfahrens der Erhebung eines „signifikanten Ergebnisses“ mittels p-Werten wurde folgender informationstheoretischer Ansatz gewählt: Basierend auf der im Folgenden angeführten Ausgangsmodelle (sogenannte Globalmodelle) wurden alle möglichen jeweils ableitbaren Modelle gerechnet und ihr Informationsgehalt nach dem AICc, dem Akaike-Informationskriterium, korrigiert für kleine Stichproben, ermittelt. Danach erfolgte die Reihung aller ableitbaren Modelle für jeweils ein Ausgangsmodell anhand des jeweiligen AICc-Wertes. Laut Informationstheorie hat das beste (die Variation in der abhängigen Variable am besten erklärende) Modell den niedrigsten AICc-Wert und alle nachfolgenden Modelle mit steigendem AICc-Wert sind weniger wahrscheinlich. Im Zuge der „Modellmittelung“ (dem sogenannten „model averaging“) werden die über alle Modelle gemittelten Koeffizienten für die unabhängigen Einflussgrößen (Variablen/Faktoren), sowie ihre jeweilige sogenannte „relative variable importance“ (RVI) herangezogen. Der RVI-Wert gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit der der jeweilige Faktor im besten Modell vorkommt. Unabhängige Variablen mit RVI-Werten von über 0,7 werden als „statistisch relevant“ erachtet, ihr Einfluss kann somit als statistisch anerkannt geachtet werden (Barton 2013). Alle Modellierungen wurden mittels der R-Statistikplattform (R Core Team, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <https://www.R-project.org/>.) durchgeführt.

Die Syntax der einzelnen globalen Modelle (Eingangsmodelle, „global models“) waren wie folgt:

1. Modellierung der Hirnschädelhöhe (HSH) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL) und Populationsgruppe (POP: Freilandhasen vs. FIWI-Zuchthasen):

HSH ~ POP + CBL

2. Modellierung der Hirnschädelbreite auf Höhe der Arcus zygomatici (HSBAR) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL) und Populationsgruppe (POP: Freilandhasen vs. FIWI-Zuchthasen):

HSBAR ~ POP + CBL

3. Modellierung der Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae (HSBBU) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL) und Populationsgruppe (POP: Freilandhasen vs. FIWI-Zuchthasen):

HSBBU ~ CBL + POP

4. Modellierung der mittleren (arithmetisches Mittel aus drei Wägungen) individuellen Gewichte der Schrotkugeln, die für die Hirnschädelvolumenfüllungen verwendet wurden (MGEW) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL) und Populationsgruppe (POP: Freilandhasen vs. FIWI-Zuchthasen):

MGEW ~ CBL + POP

5. Modellierung der mittleren (arithmetisches Mittel aus drei Wägungen) individuellen Gewichte der Schrotkugeln, die für die Hirnschädelvolumenfüllungen verwendet wurden (MGEW) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL), Populationsgruppe (POP: Freilandhasen vs. FIWI-Zuchthasen), Hirnschädelhöhe (HSH), Hirnschädelbreite HSBAR und Hirnschädelbreite HSBBU:

MGEW ~ CBL + POP + HSH + HSBAR + HSBBU

7. Ergebnisse

7.1. Deskriptive Statistik

Die Gegenüberstellung der statistischen Ergebnisse für sämtliche Messwerte an den Schädelknochen ist in Tab. 1 angegeben:

Tab. 1: Mittelwert, Standardabweichung, Minimum, Maximum und Medianwert für CBL, HSH, HSBAR und HSBBU im Vergleich zwischen FIWI-Zuchthasen und Freilandhasen.

		Freilandpopulation	FIWI-Population
Condylbasallänge (CBL)	Mittelwert	86,6512	84,1276
	Standardabweichung	2,83976	2,59797
	Minimum	80,15	78,75
	Maximum	91,60	91,25
	Median	86,1276	83,9500
Hirnschädelhöhe (HSH)	Mittelwert	29,0826	28,8145
	Standardabweichung	1,54838	1,00627
	Minimum	25,75	26,85
	Maximum	34,05	33,25
	Median	29,1000	28,7000
Hirnschädelbreite auf Höhe der Arcus zygomatici (HSBAR)	Mittelwert	33,8477	33,1359
	Standardabweichung	1,81868	1,22480
	Minimum	28,85	28,85
	Maximum	37,45	36,50
	Median	34,0000	33,2500
Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae (HSBBU)	Mittelwert	30,6267	29,8901
	Standardabweichung	1,13202	1,17665
	Minimum	28,05	27,20
	Maximum	33,70	33,95
	Median	30,5000	29,7250

Zunächst wurden die Condylbasallängen (CBL), welche gewöhnlich bei Säugetieren als knöcherner Indikator für die Schädelgröße und auch die Gesamtkörpergröße von Individuen und somit als wichtige Bezugsgröße zum Vergleich anderer Parameter dient, der Freilandhasen und der FIWI-Hasen miteinander verglichen. In der nachfolgenden Abbildung (Abb. 3) ist das 95%-Konfidenzintervall der jeweiligen Gruppe als Fehlerbalkendiagramm dargestellt.

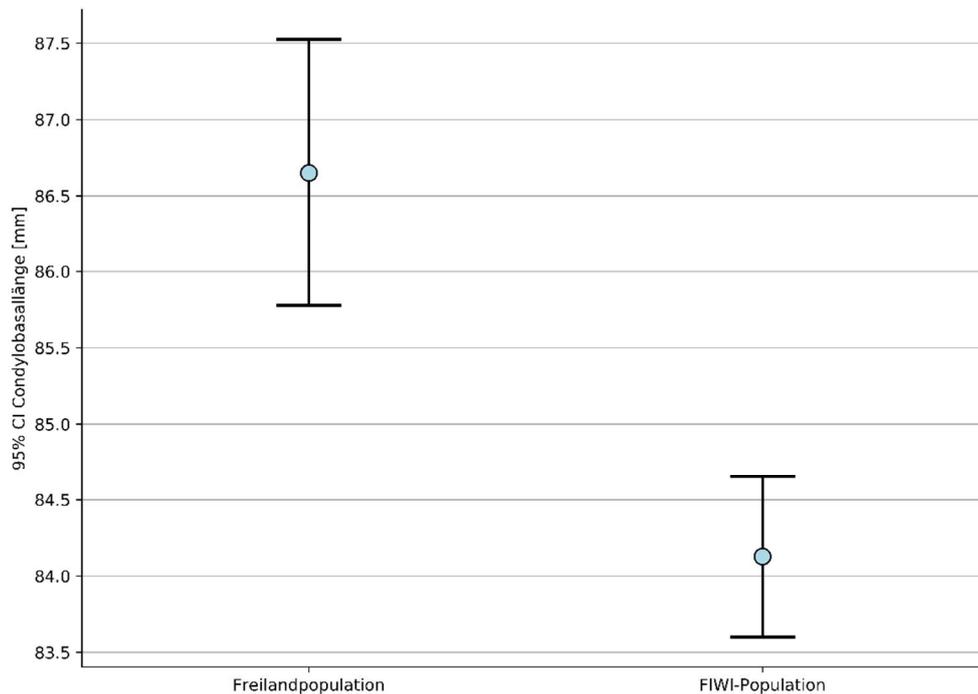


Abb. 3: Die Condylbasallänge der Freilandhasen ist größer als die der FIWI-Hasen (siehe auch Landfermann 2017).

Wie aus der Grafik ersichtlich wird, zeigte sich, dass die CBL bei den Freilandhasen größer sind als bei den FIWI-Hasen. Unterstrichen wird dies durch die Tatsache, dass der Mittelwert der einen Population sich nicht mit dem Intervall der anderen Population überschneidet und somit rein optisch schon deutlich wird. Die CBL der FIWI-Hasen ist also im Durchschnitt um 3 % kleiner als die der Freiland-Hasen.

Mittels Levene-Tests wurde anschließend überprüft, ob die in Abb. 3 scheinbar größere Varianz in der CBL bei den Freiland-Hasen Signifikanz hat, mit dem Ergebnis, dass die Varianzhomogenität nicht signifikant ($p = 0,681$) ist. Die CBL der Freiland-Population ist somit signifikant größer als die der FIWI-Hasen, die Streuung der Werte jedoch nicht. Diese Ergebnisse bestätigen Untersuchungsergebnisse einer vorangegangenen Diplomarbeit zu Änderungen der Schädelgröße und Schädelgestalt von Feldhasen unter Zuchtbedingungen (Landfermann 2017).

Die Mittelwerte und die 95%-Konfidenzintervalle der Messwerte von Hirnschädelhöhe (HSH), von der Hirnschädelbreite auf Höhe der Arcus zygomatici (HSBAR) sowie von der

Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae sind in den folgenden Abbildungen 4-6 dargestellt.

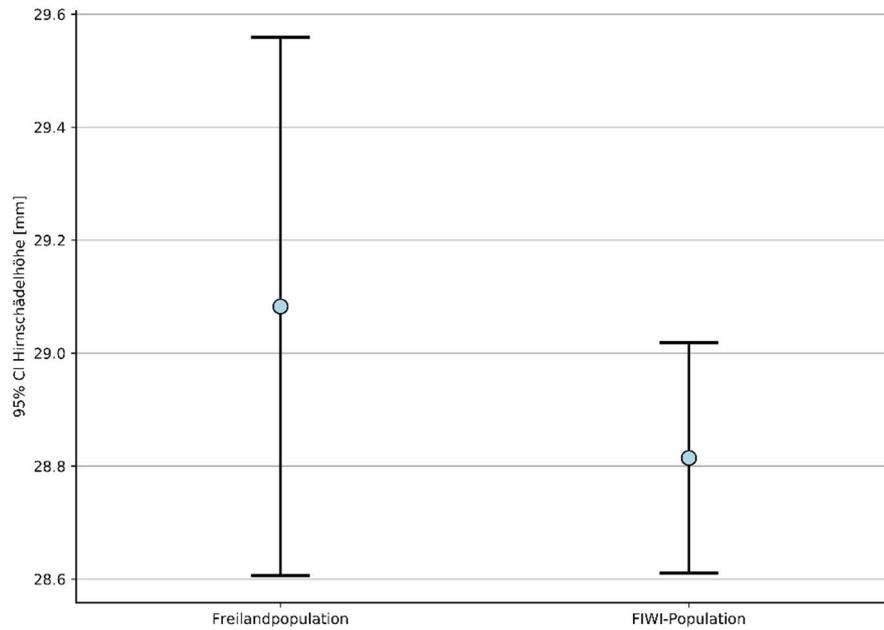


Abb. 4: Vergleich der HSH zwischen Freilandpopulation und FIWI-Population (Mittelwerte und 95%-Konfidenzintervalle der Messwerte)

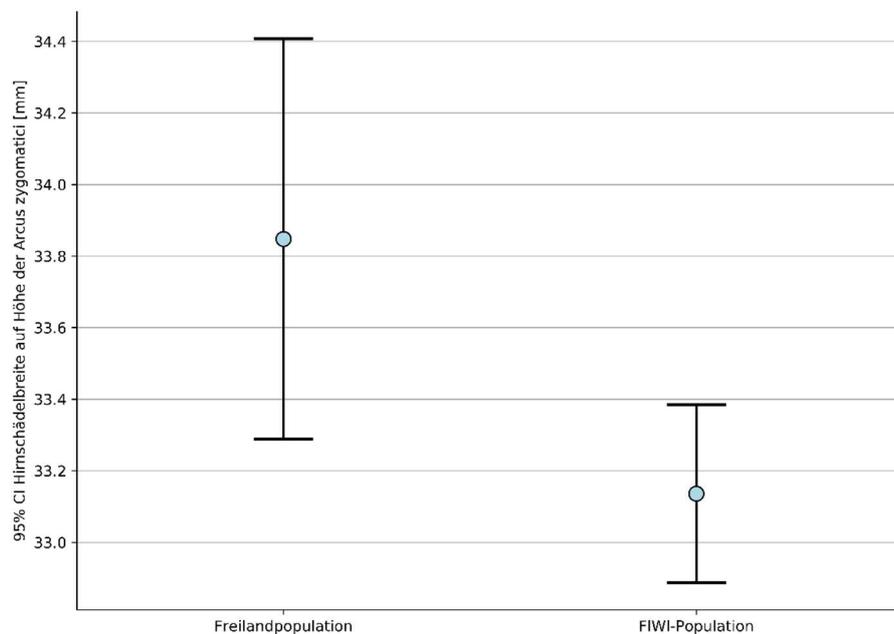


Abb. 5: Vergleich der HSBAR zwischen Freilandpopulation und FIWI-Population (Mittelwerte und 95%-Konfidenzintervalle der Messwerte)

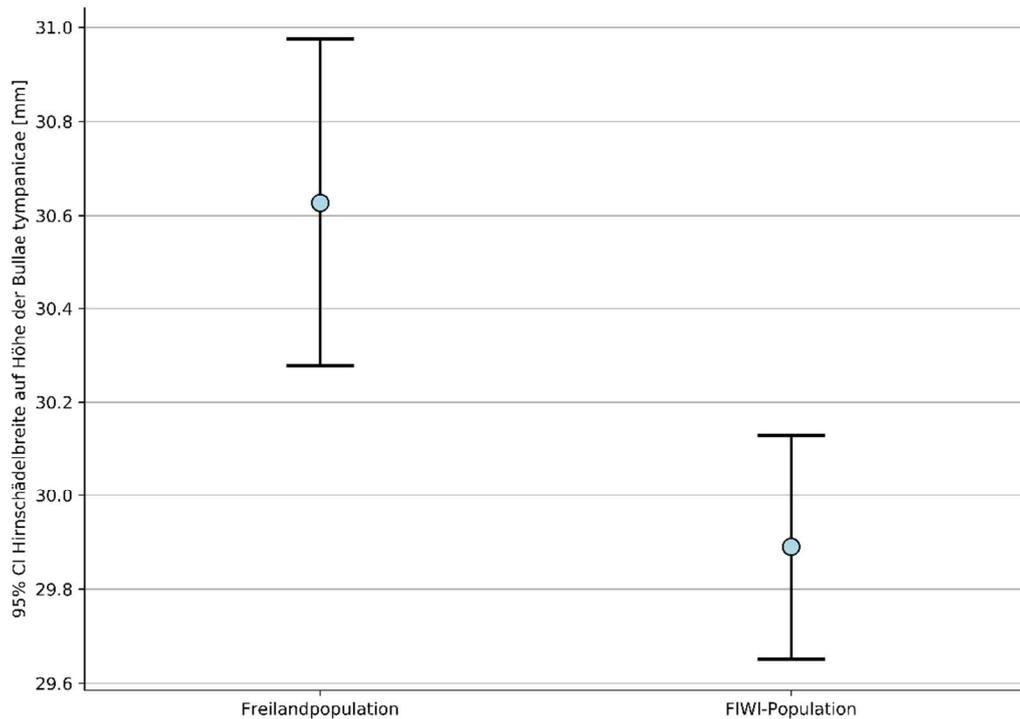


Abb. 6: Vergleich der HSBBU zwischen Freilandpopulation und FIWI-Population (Mittelwerte und 95%-Konfidenzintervalle der Messwerte)

Da ein Vergleich der absoluten Messwerte am Schädel von Tieren jedoch nur eine bedingte Aussagekraft hat, weil die Körpergröße berücksichtigt werden muss, wurde die CBL als in der Wissenschaft anerkannte Bezugsgröße miteinberechnet und neue Fehlerbalkendiagramme erstellt. In den folgenden Abbildungen (Abb. 7-9) sind diese relativen Werte von HSH, HSBAR und HSBBU dargestellt.

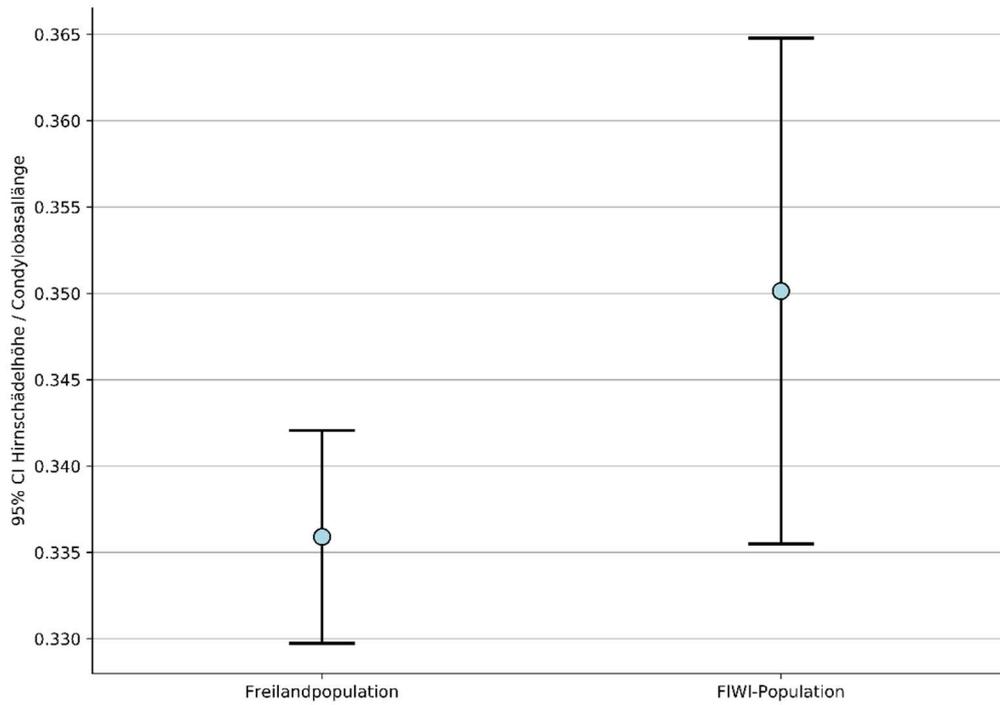


Abb. 7: relative Hirnschädelhöhe (HSH/CBL) im Vergleich (Mittelwerte und 95%-Konfidenzintervalle der Messwerte)

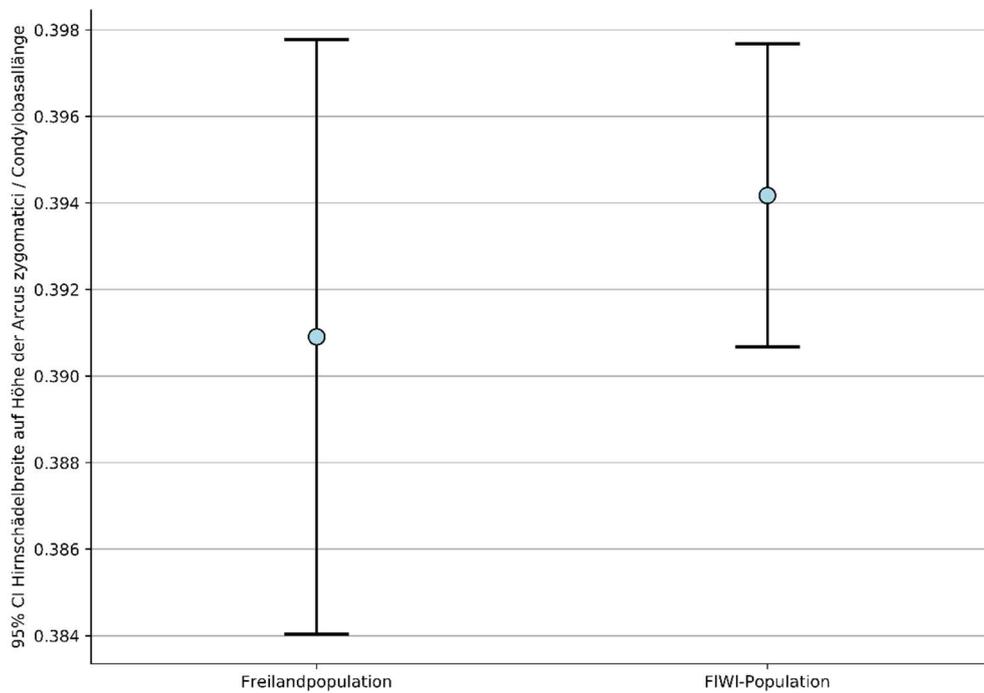


Abb. 8: relative Hirnschädelbreite auf Höhe der Arcus zygomatici (HSBAR/CBL) im Vergleich (Mittelwerte und 95%-Konfidenzintervalle der Messwerte)

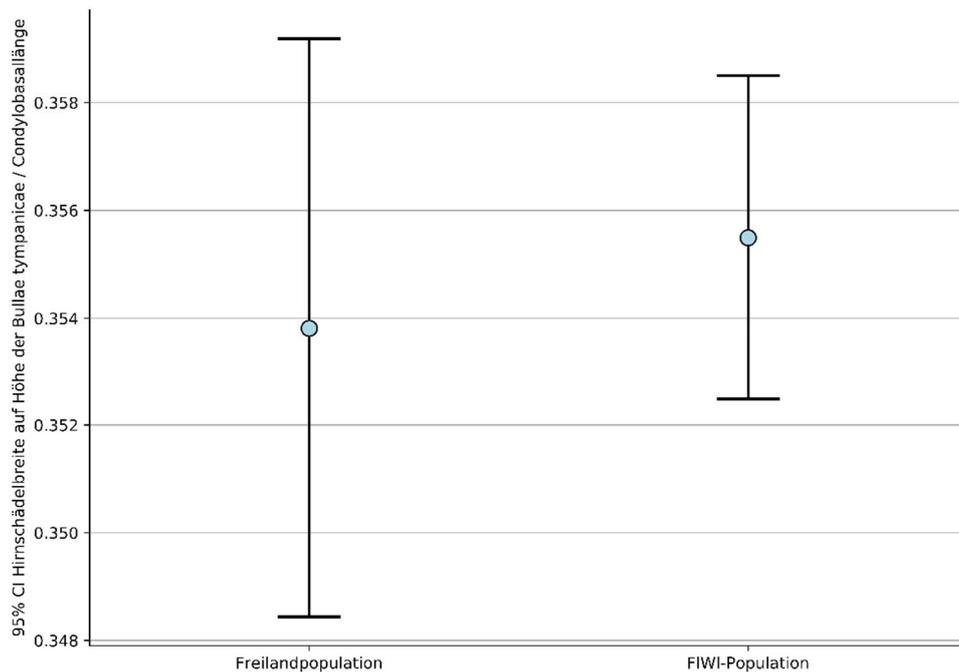


Abb. 9: relative Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae (HSBBU/CBL) im Vergleich (Mittelwerte und 95%-Konfidenzintervalle der Messwerte)

Es zeigte sich hierbei eine deutliche Diskrepanz zwischen den Gegenüberstellungen der absoluten Werte und jener Werte, bei denen der Größeneinfluss über die CBL berücksichtigt wurde, wie etwa das folgende Streudiagramm (Abb. 10) die Verteilung der HSH-Werte in Bezug auf die zugehörige jeweilige CBL zeigt.

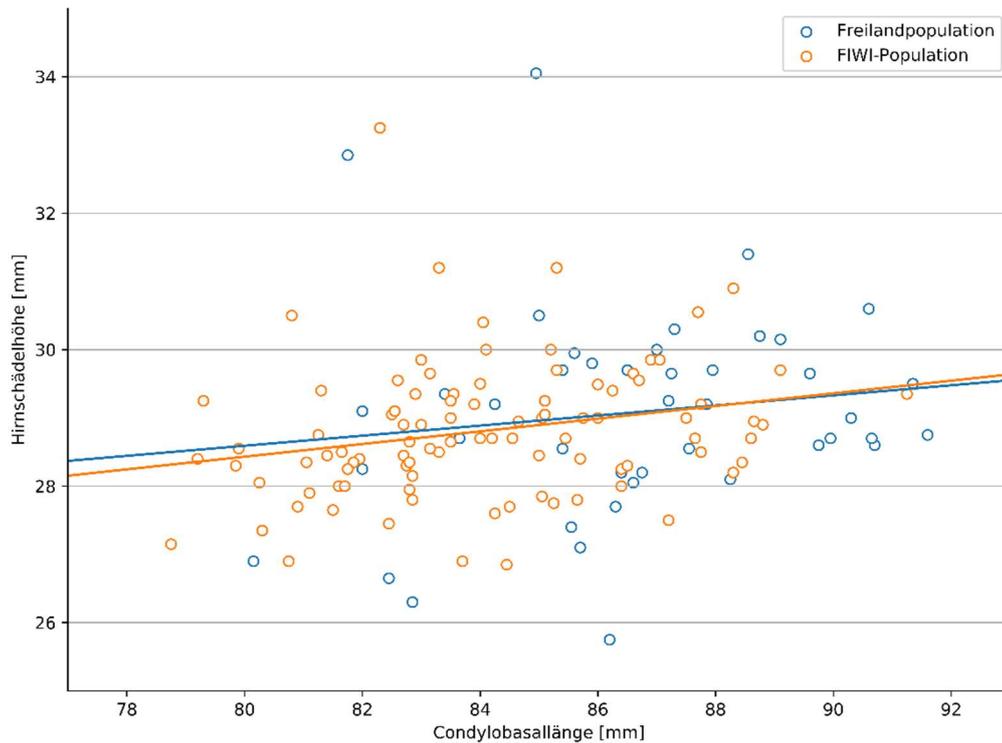


Abb. 10: Die HSH-Werte sind insbesondere bei der Freiland-Gruppe sehr verstreut.

In Abb. 10 wird deutlich, dass die HSH-Messwerte der Population der Freilandhasen sehr breit gestreut sind. Die Steigung beider Geraden ist dabei fast ident und zeigt, dass ein linearer Zusammenhang zwischen den beiden Werten besteht und somit im Durchschnitt bei beiden Populationen mit einer größeren CBL auch die HSH größer wird.

Bei der relativen HSH liegt der Mittelwert jedoch bei den FIWI-Hasen höher als bei der Freilandhasen-Gruppe. Die scheinbar große Varianz in der relativen HSH bei den FIWI-Hasen (siehe Abb. 7) wurde durch Zuhilfenahme des Levene-Tests überprüft, dieser ergab, dass die Varianzheterogenität nicht signifikant ($p = 0,672$) ist.

Auch die aus Abb. 8 bzw. Abb. 9 zu entnehmenden scheinbaren Varianzheterogenitäten betreffend der relativen HSBAR (Abb. 8) und der relativen HSBBU (Abb. 9) wurden mittels Levene-Tests auf Signifikanz geprüft. Sowohl für die relative HSBAR als auch für die relative HSBBU erwiesen sich die Unterschiede in der Varianz zwischen den beiden Populationen als nicht signifikant ($p = 0,262$ für die relative HSBAR und $p = 0,222$ für die relative HSBBU).

Entsprechend vorangegangenen Studien konnte auch bei der vorliegenden Diplomarbeit eine Vergrößerung der Schädelknochen bei den gezüchteten FIWI-Hasen im Vergleich zu ihren

wildlebenden Artgenossen beobachtet werden, wie etwa schon im Zuge von Untersuchungen bei Chinchillas (Crossley und Del Mar Miguélez 2001) festgestellt. Rein rechnerisch konnte bei der FIWI-Population eine Vergrößerung der relativen HSH um 4,2 %, der relativen HSBAR um 0,8 % und der relativen HSBBU um 0,34 % im Vergleich zu ihren wildlebenden Artgenossen festgestellt werden. Statistisch ließ sich dieser Vergrößerung jedoch nur für die relativen HSBBU-Messwerte belegen (siehe Ergebnisse der linearen Modellierungen in Kapitel 6.2. bzw. Kapitel 11 - Anhang).

Entsprechend der aus vorangegangenen Forschungen bestätigten Hypothese, dass einzelne Körperteile größer werden, wenn Individuen in ihrer Gesamtheit größer sind, lässt sich dieser Effekt für die gegenwärtigen Messungen auch in den folgenden Streudiagrammen (Abb. 11 und 12) darstellen.

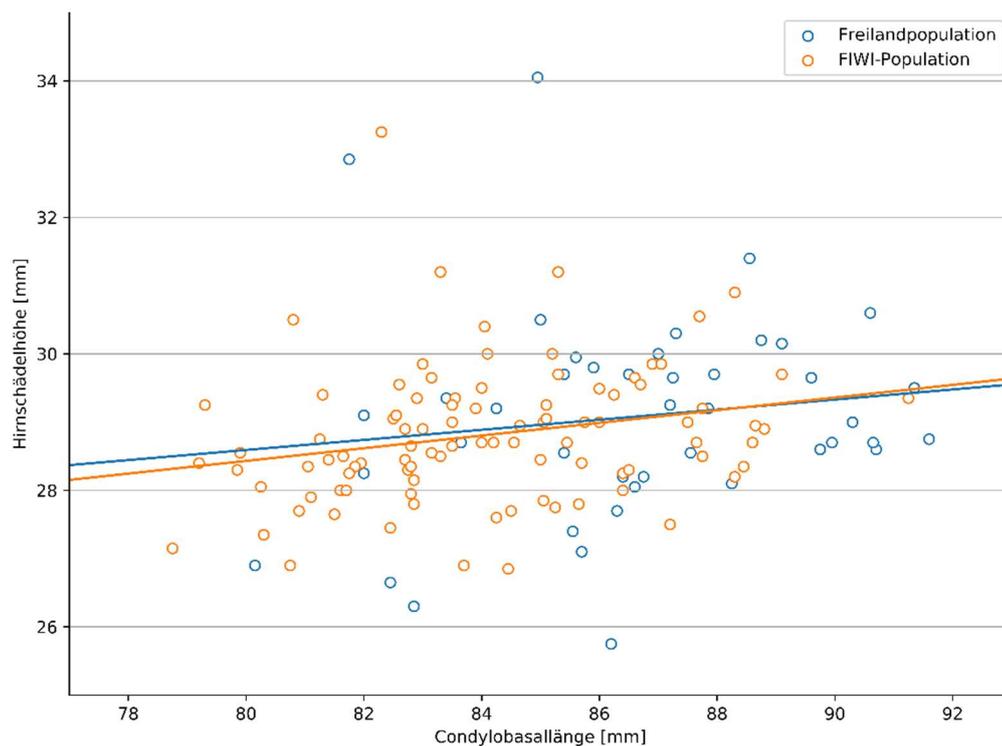


Abb. 11: Die Hirnschädelhöhe nimmt mit steigender CBL zu.

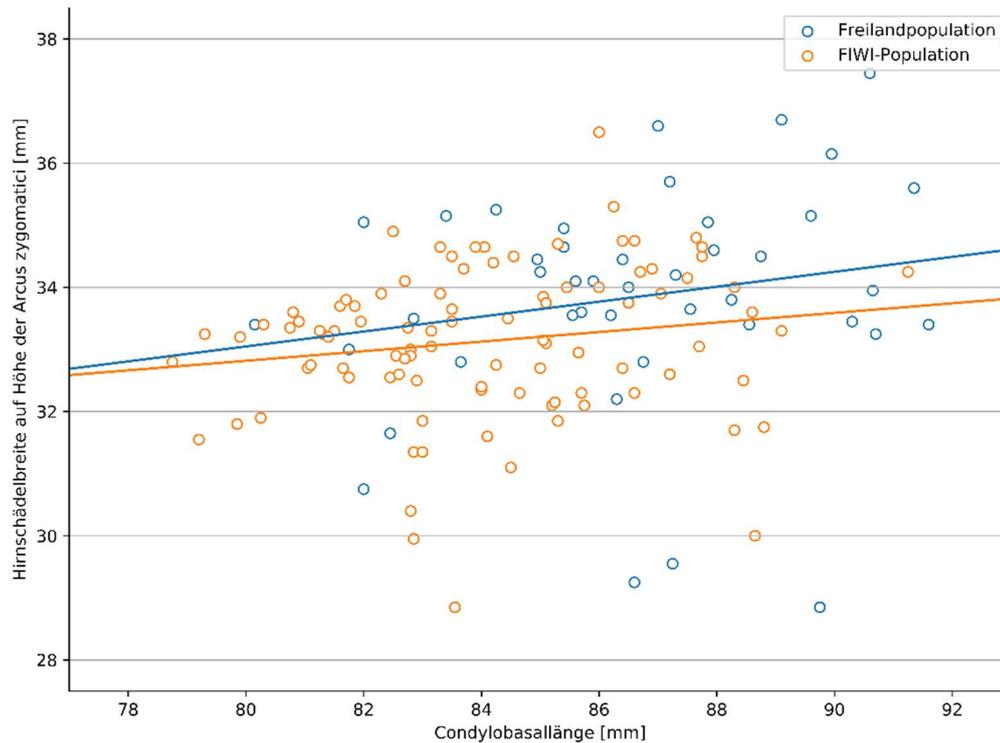


Abb. 12: Die HSBAR nimmt mit steigender CBL zu.

Eine scheinbare Besonderheit stellt hierbei das Ergebnis der HSBBU dar, weil in diesem Fall die Steigung der Regressionsgeraden für die jeweilige Population sehr unterschiedlich ausfallen. In Abb. 13 suggeriert die Regressionsgerade für die Freiland-Gruppe, dass bezogen auf die HSBBU kein linearer Zusammenhang besteht, die HSBBU also nicht mit steigender CBL größer wird, für die HSBBU-Werte der FIWI-Population jedoch schon. Die Varianzen (Levene-Test, $p = 0,222$) und auch die Interaktion zwischen CBL und dem Faktor „Populatin“ (FIWI- vs. der Freilandpopulation) waren jedoch nicht signifikant verschieden ($p = 0,08$). Möglicherweise ergeben höhere Stichprobenzahlen (insbesondere bei den Freilandhasen) einen signifikanten Unterschied.

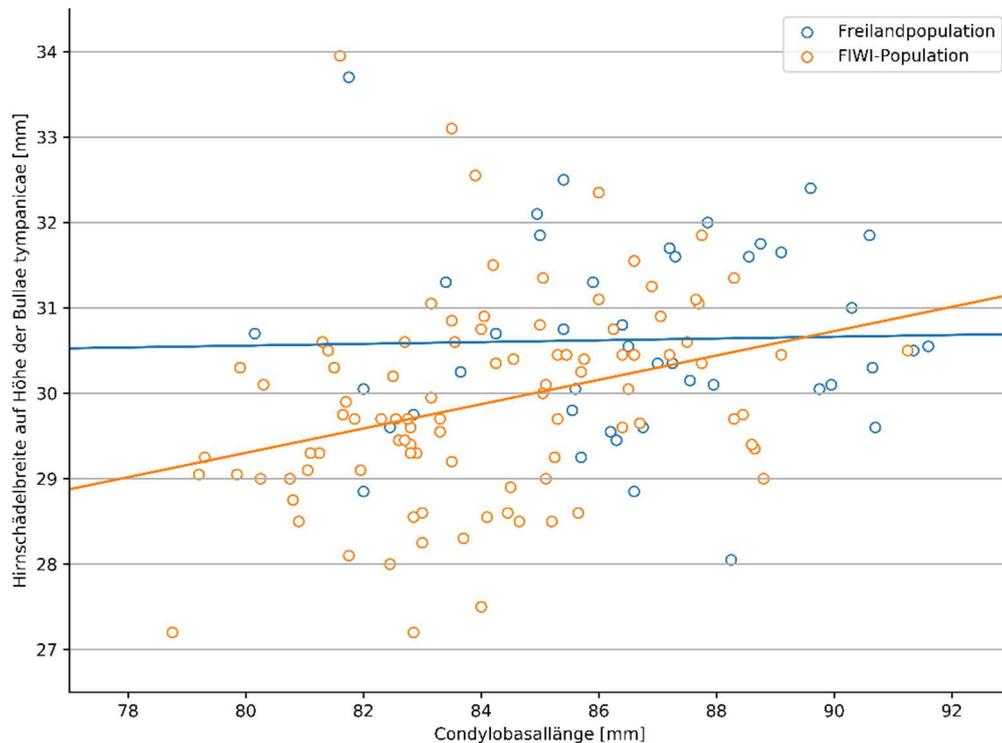


Abb. 13: Für die Freilandpopulation scheint die HSBAR mit steigender CBL kaum zuzunehmen.

Über den Vergleich der Gewichte der Bleikugeln, mit denen die Schädelhöhlen aufgefüllt wurden, können folgende deskriptive Aussagen über das Hirnschädelvolumen gemacht werden: Das (beobachtete, absolute) Hirnschädelvolumen der FIWI-Hasen ist im Durchschnitt um 12,67 % kleiner als jenes der Freiland-Population. Statistisch abgesicherte geringere Schrotkugelgewichte bei der Füllung der Hirnschädelvolumina lassen sich auch anhand der Ergebnisse der linearen Modelle weiter unten im Kapitel belegen. In Abb. 14 wird die signifikante Verkleinerung durch ein Fehlerbalkendiagramm verdeutlicht, da hier die Mittelwerte der einen Population außerhalb des 95%-Konfidenzintervalls der jeweils anderen Population liegen und sich die Intervalle nicht überschneiden. Die statistische Bestätigung der kleineren Hirnschädelvolumina erfolgt weiter unten anhand der Modelle der durchschnittlichen Kugelgewichte für die individuellen Hirnschädelvolumina.

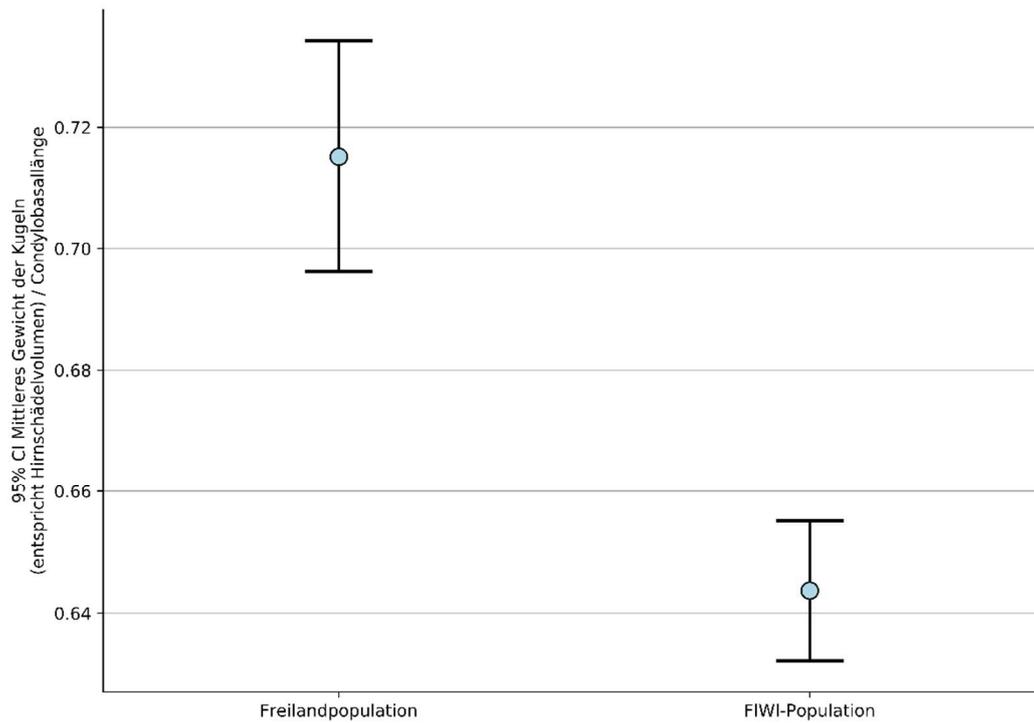


Abb. 14: Die Hirnschädelvolumina der FIWI-Population und der Freilandpopulation anhand der durchschnittlichen individuellen Gewichte der Schrotkugeln, die zur Füllung der Hirnschädelvolumina verwendet wurden.

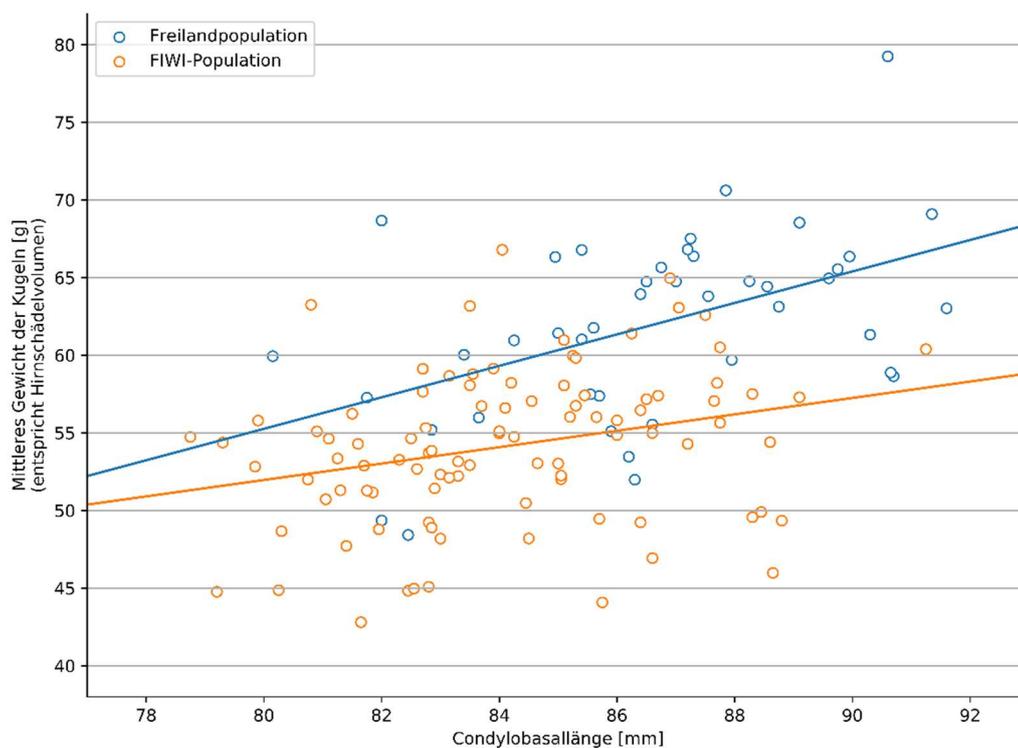


Abb. 15: Bei beiden Populationen besteht ein linearer Zusammenhang zwischen CBL und dem

mittleren Gewicht der Schrotkugeln, die zur individuellen Füllung der Hirnschädelvolumina verwendet wurden.

Wie im Streudiagramm aus Abb. 15 dargestellt, liegt für beide Populationen ein linearer Zusammenhang zwischen CBL und Hirnschädelvolumen vor. Es steigt also bei beiden Gruppen mit einer größer werdenden CBL auch das Hirnschädelvolumen. Eine Gegenüberstellung der statistischen Werte beider Populationen ist Tab. 2 zu entnehmen:

Tab. 2: Statistischer Vergleich des mittleren Gewichts der Schrotkugeln, die zur Füllung der Hirnschädelvolumina verwendet wurden

	Freilandpopulation	FIWI-Population
Mittelwert	61,9992	54,1431
Standardabweichung	5,98779	4,94559
Minimum	48,42	42,80
Maximum	79,25	66,79
Median	63,0233	54,5133

An dieser Stelle sei jedoch erneut erwähnt, dass der Levene-Test für das mittlere Gewicht keine signifikant unterschiedliche Variabilität ergeben haben und somit eine tatsächlich vorliegende größere Variabilität bei der Freilandpopulation nicht bestätigt werden kann.

7.2. Lineare Modelle

Folgende Variablen wurden auf die statistischen Voraussetzungen für die Modellierung überprüft:

1. **HSH** - Hirnschädelhöhe
2. **HSBAR** - Hirnschädelbreite auf Höhe Arcus zygomaticus
3. **HSBBU** - Hirnschädelbreite auf Höhe Bullae tympanicae
4. **MGEW** - mittleres Gewicht der Schrotkugeln, die zur Füllung des Hirnschädelvolumens verwendet wurden

Die Prüfung ergab keinerlei Probleme, sodass jeweils die Einzelmesswerte direkt und ohne weitere Transformationen in den Modellen verwendet werden konnten. Beispielhaft sind die vier wesentlichen Prüfungen für die abhängige Variable MGEW (mittlere individuelle Schrotkugelgewichte als Indikatoren der Hirnschädelvolumina in Abb. 16 dargestellt. Multikollinearitätsprobleme lagen ebenfalls nicht vor (Toleranzwerte > 0,1 bzw. 0,2 und Varianzinflationsfaktor (VIF) < 10). Somit konnten die Modelle entsprechend ihrer jeweiligen Syntax (siehe Kapitel 5 Material und Methoden) erstellt werden.

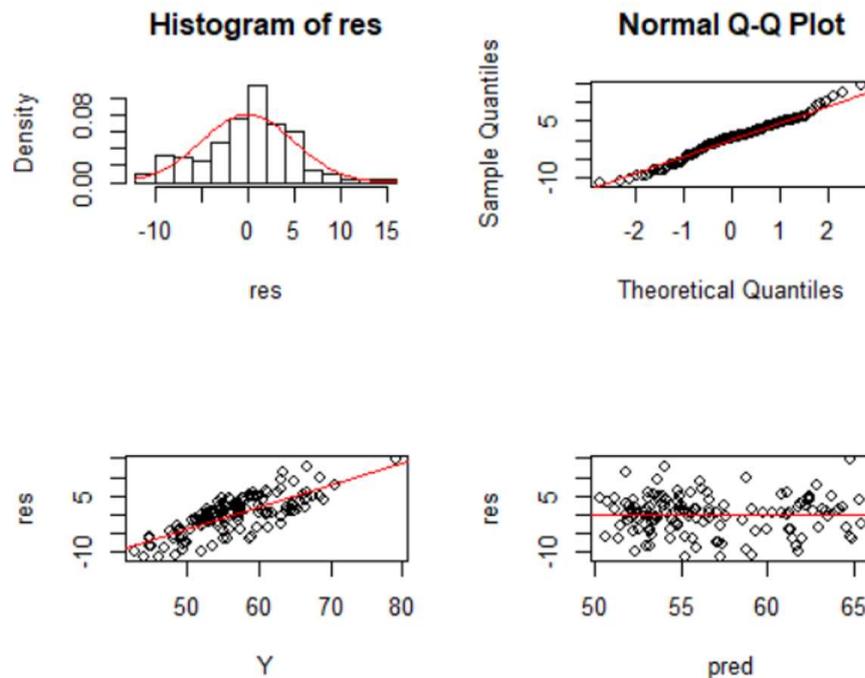


Abb. 16: Prüfung der statistischen Voraussetzungen der abhängigen Variablen MGEW (mittlere individuelle Schrotkugelgewichte) als Indikator der individuellen Hirnschädelvolumina.
 links oben: Histogramm der unstandardisierten Residuen im Modell
 rechts oben: Quantil-Quantil-Diagramm der Residuen (Stichprobenquantilen gegen die theoretisch erwarteten Quantilen)
 links unten: Streudiagramm der unstandardisierten Residuen gegen die abhängige Variable MGEW
 rechts unten: Streudiagramm der unstandardisierten Residuen gegen die vorhergesagten Werte im Modell

Modellierungsergebnisse für die Hirnschädelhöhe (HSH)

Für die Hirnschädelhöhe (HSH) war – entsprechend der Reihung („model ranking“) aller möglichen Modelle nach den AICc-Werten – das beste Modell jenes ohne Parameter (ohne CBL und Population, nur Intercept). Alle anderen Modelle waren geringfügig schlechter, wobei streng genommen die AICc-Werte bzw. die jeweiligen Deltawerte (d.h. die Differenzen des AICc-Wertes zu jenem des jeweils nächstbesseren Modells) für das zweit- und drittgereimte Modell (das einerseits CBL und andererseits POP miteinschloss) kleiner als 2,0 betrug. Diese Modelle waren also nicht eindeutig weniger wahrscheinlich als das bestgereimte Modell (siehe Burnham und Anderson 2004). Die Werte der RVI (relative variable importance) beliefen sich auf 0,287 für die CBL und auf 0,280 für POP. Somit hatten diese beiden Variablen statistisch keinen bedeutsamen Effekt auf die Hirnschädelhöhe.

Die Details zu den HSH-Modellierungsergebnissen sind in Kapitel 11 - Anhang (Tabelle 3) zu finden.

Modellierungsergebnisse für die Hirnschädelbreite auf Höhe der Arcus zygomatici (HSBAR)

Für HSBAR war das volle Modell, also jenes, bei dem alle Variablen berücksichtigt wurden, das nach den AICc-Werten am besten gereichte. Die RVI-Werte beliefen sich für CBL auf 0,81 und für POP auf 0,66. Somit ergab sich ausschließlich für die CBL ein statistisch bedeutender Effekt auf die HSBAR-Werte. Alle Details der Modellierungsergebnisse sind in Kapitel 11 - Anhang (Tabelle 4) zusammengefasst.

Modellierungsergebnisse für die Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae (HSBBU)

Für HSBBU ergab sich anhand der Reihung der AICc-Werte ebenfalls das volle Modell als das Beste. Die RVI-Werte lagen für CBL bei 0,94 und für POP bei 0,80. Für beide unabhängigen Parameter ergaben sich somit statistisch relevante Effekte auf die HSBBU-Messwerte. Für die Details der Modellierungsergebnisse siehe Kapitel 11 - Anhang (Tabelle 5).

Modellierungsergebnisse für die individuellen mittleren Gewichte der Schrotkugeln, die zur Füllung der Hirnschädelvolumina verwendet wurden (MGEW)

Das beste Modell anhand der Modellreihung nach den AICc-Werten ergab sich beim einfachen Eingangsmodell mit CBL und POP als unabhängige Variablen für das volle Ausgangsmodell. Die RVI-Werte lagen für die CBL bei 0,94 und für POP bei 0,80. Es ergaben sich also sowohl für CBL als auch für POP statistisch bedeutende Effekte auf die MGEW-Werte. Es lag ein statistisch abgesicherter Effekt der CBL-Werte vor, davon unabhängig war auch ein statistisch abgesicherter Effekt durch den POP-Faktor gegeben. Die statistischen Details der Modellierung sind in Kapitel 11 - Anhang (Tabelle 6) zu finden.

Für den zweiten Modellansatz (erweitert um die drei Hirnschädelmesswerte HSH, HSBAR und HSBBU) der MGEW-Werte (siehe Kapitel 5: Material und Methoden) ergab die Modellreihung nach den AICc-Werten CBL, HSBAR, POP und die RVI-Werte zeigten statistisch bedeutsame Effekte von POP (1,0), CBL (1,0) und HSBAR (1,0) an. Die statistischen Details dazu finden sich in Kapitel 11 - Anhang (Tabelle 7).

Das mittlere individuelle Schrotkugelgewicht, als Indikator des Hirnschädelvolumens war also – unabhängig von allen anderen Messgrößen in den Modellen – statistisch abgesichert unterschiedlich zwischen den beiden Populationen Freilandhasen und FIWI-Zuchthasen.

8. Diskussion

Zu den vorliegenden Ergebnissen bezüglich der Schädelmessstrecken lässt sich feststellen, dass in absoluten Zahlen alle Messstrecken bei den FIWI-Hasen im Vergleich zu ihren wildlebenden Artgenossen verkleinert haben, was sich vor allem durch die verringerte Condylbasallänge (CBL) bei der FIWI-Gruppe als knöcherner Indikator für die Gesamtschädellänge bzw. auch Gesamtgröße bei Säugetieren ausdrückt. Somit konnten Ergebnisse aus einer vorangegangenen Diplomarbeit (Landfermann 2017) in der vorliegenden Arbeit bestätigt werden. Berücksichtigt man aber die Abhängigkeit der einzelnen, gegenwärtig gemessenen Schädelbereiche von der Gesamtgröße (bzw. Gesamtschädellänge) eines Individuums, zeigte sich, dass lediglich die Hirnschädelbreite gemessen auf Höhe der Bullae tympanicae (HSBBU) in relativen Werten ausgedrückt bei der FIWI-Population verhältnismäßig größer ist als bei den wildlebenden. Da sich die relativen Werte auf die CBL beziehen, könnte dies bedeuten, dass die Hirnschädel im Bereich der Bullae tympanicae der FIWI-Population im Vergleich zur Wildpopulation breiter werden, während die Länge verhältnismäßig zurückbleibt und in der Hirnschädelhöhe (HSH) keine signifikante Längenveränderung eingetreten ist. Überdies hinaus ist festzuhalten, dass nicht alle gemessenen Schädellängen in einer signifikanten Abhängigkeit zueinanderstehen. Während entsprechend den Modellierungsergebnissen die CBL einen signifikanten Einfluss auf die HSBAR, die HSBBU und das MGEW hat, steht die HSH bei den gegenwärtig vermessenen Individuen in keiner signifikanten Abhängigkeit von der CBL (siehe RVI-Werte in Tab. 3 im Anhang). Insbesondere die HSBAR-Werte und die HSH-Werte lassen also, beim Vergleich der jeweiligen zugehörigen CBL-Werte, keine Vermutung über die Populationszugehörigkeit (Freiland- oder FIWI-Population) eines individuellen Hasen zu. Eine solche Aussage sollte aber grundsätzlich auf der Basis eines anderen statistischen Verfahrens (nämlich auf einer auf zahlreichen Messstrecken beruhenden Diskriminanzanalyse) untersucht werden.

Verschiedene Studien zeigten bisher, dass sich Gesichts- und Gehirnschädel bei domestizierten Tieren im Vergleich zu ihrer Wildform verkleinern, wie etwa Kruska und Sidorovich (2003) bei Nerzen oder auch die vorangegangene Diplomarbeit von Landfermann (2017) zeigten. Dementgegen steht die Studie von Crossley und Del Mar Miguélez (2001) zu Chinchillas, bei der die in Gefangenschaft gehaltenen Tiere längere und breitere Schädelknochen sowie eine höhere Variabilität in der Gestalt besaßen als ihre wildlebenden Artgenossen. In der vorliegenden Arbeit wurden nun zwei interessante Aspekte festgestellt: Zum einen dürfte, wie bereits oben beschrieben, der Schädel bei in Gefangenschaft

gehaltenen Hasen in seiner Gesamtheit (entsprechend der kleineren Körpergröße und Körpergewichte, F. Suchentrunk 2022, mündl.) kleiner werden, wobei sich die Schädelgestalt jedoch verändert und Breitenmesswerte (HSBBU) größer werden, die Schädelform vermutlich also kleiner und kompakter, gleichzeitig aber mindestens der Gehirnschädel auch breiter wird. Vergleichbare Ergebnisse wurden bei einer Untersuchung von Gehirnen von Hausschweinen (*Sus scrofa domesticus*) im Vergleich mit Wildschweinen (*Sus scrofa*) festgestellt, bei welcher sich eine Formveränderung des Kleinhirns bei Hausschweinen zeigte: Während die Wildschweine eine längliche Cerebellum-Form aufwiesen, hatten jene der Hausschweine eine eher kugelförmige Gestalt. Dies lässt vermuten, dass es im Zuge der Domestikation der Schweine zu einer Verkürzung des Hirnschädels im kaudalen Bereich kam (Böndel 2017). Es kann also vermutet werden, dass auch bei den vorliegenden FIWI-Hasen zuchtbedingt eine Verkürzung des Schädels eingetreten ist. Dazu sind aber umfangreichere Messstreckendaten zu erheben, die den Gesichtsschädel einerseits und den Gehirnschädel andererseits umfangreich abdecken. Wie sehr dabei insbesondere auch das Rostrum, die Nasenpartie, bei den Zuchthasen relativ kürzer wird, etwa in Annäherung an den Schneehasenschädel (*L. timidus*) müssen weitere Detailmessungen zeigen (bei letzterer Hasenart reicht die Wurzel der oberen ersten Inzisiven bis caudal der Naht zwischen Os intermaxillare und Os maxillare, während dies üblicherweise bei den Feldhasen nicht der Fall ist). Leider wurde auf dieses anatomische Merkmal bei den gegenwärtigen Messungen kein Augenmerk gelegt.

Obwohl durch die Domestikation sich bei sämtlichen Haustieren eine größere Variabilität für verschiedene äußerliche Merkmale (wie etwa die Fellfarbe) eingestellt hat, konnte dieses Phänomen in der vorliegenden Arbeit für die FIWI-Hasen bezüglich Variabilität der Schädelgestalt nicht reproduziert werden. Die Varianzunterschiede der relativen Messwerte von HSBAR, HSBBU und HSH zwischen den beiden Populationen (Feldhasen aus der Zucht vs. wildlebenden Feldhasen) waren nicht signifikant. Es dürfte sich bei den vorliegenden Ergebnissen um eine Kombination verschiedener Faktoren handeln, die sich gegenseitig relativieren: Eine breitere Varianz der Merkmalsausprägung bei den wildlebenden Hasen könnte durch die geographische Streuung und damit unterschiedliche Umwelteinflüsse, insbesondere dem Klima, bedingt sein. Eine geringe Streuung bei den FIWI-Hasen könnte möglicherweise durch eine unbewusste Selektion entstehen, das heißt, dass gesündere, vitalere Tiere etwa öfters für die Zucht herangenommen wurden, und bei diesen Tieren eventuell auch eine bestimmte phänotypische Ausprägung bezüglich der Schädelform als

Nebeneffekt mitgezüchtet wurde. Darüber hinaus sind allenfalls größere Stichprobenumfänge für eine bessere Aussagekraft nötig.

Die 12,67-prozentige Reduktion der mittleren Gewichte der Schrotkugeln, die zur Füllung der Hirnschädelvolumina verwendet wurden, bei den FIWI-Hasen im Vergleich zu den entsprechenden Gewichten bei den Freilandhasen lässt darauf schließen, dass sich bei ersteren eine Reduktion des Gehirnvolumens eingestellt hat. Dies geschah bereits nach relativ wenigen Generationen (Verpaarungen über weniger als 30 Jahre) unter Zuchtbedingungen, die etlichen Kriterien früher Phasen der Domestikation entsprechen, wie beschränkter Populationsgröße und weitgehender Unterbindung des natürlichen Genaustauschs mit frei lebenden Feldhasen, sowie Kontrolle der Zuchtpopulation hinsichtlich Fortpflanzung, Ernährung, medizinischer Versorgung bzw. Prophylaxe, aber auch Fernhaltung von natürlichen Raubfeinden und starker Bewegungseinschränkung. Die Ergebnisse der linearen Modelle bestätigten, dass die Gewichte zum einen von der Schädelgestalt (also der Länge und Breite, wie sie in der vorliegenden Arbeit als HSH, HSBAR, HSBBU und CBL untersucht wurden) abhängig sind, zum anderen aber auch von der Population (FIWI-Zucht vs. Freiland) der sie entstammten, unter gleichzeitiger Korrektur für die Effekte der Schädelgröße und Hirnschädelgestalt auf das Hirnschädelvolumen. Somit konnte also bewiesen werden, dass die Zugehörigkeit entweder zur FIWI-Population, welche unter domestikationsähnlichen Bedingungen gehalten wurde, oder zur freilebenden Gruppe einen Einfluss auf das Hirngewicht hat, das gegenwärtig als Schrotkugelgewicht indiziert wurde.

Auch wenn alle Ergebnisse eindeutig zeigen, dass ein signifikanter Unterschied in der Hirnschädelgröße und -form (also verringerte Hirnschädelvolumina sowie breitere Schädel bei den FIWI-Hasen) zwischen den wildlebenden Feldhasen und den Hasen des FIWI vorliegt, stellt sich die Frage, inwiefern durch das Haltungskonzept des FIWI eine Domestikation eingeleitet wurde, bzw. ob man hier überhaupt davon sprechen kann. Hierfür sei noch einmal auf Merkmale und Rahmenbedingungen der Domestizierung hingewiesen, welche auch für die Haltung der Feldhasen am FIWI vorliegen: Die Tiere waren aufgrund ihrer Haltung in Käfigen und später in Gehegen in ihrer Bewegung eingeschränkt, wurden selektiv ernährt, lebten von ihren wildlebenden Artgenossen in sexueller Isolation und ihre Fortpflanzung wurde selektiv durch das FIWI-Personal bestimmt, wofür sie zuletzt auch in eigene Käfige gesetzt wurden. Somit treffen die durch Runzheimer (1969) beschriebenen Kriterien, welche einen Domestizierungsprozess definieren, weitestgehend auch für die Haltungsform der Hasen am FIWI zu. Es soll an dieser Stelle betont werden, dass bei der Auswahl der verpaarten Hasen

(selbstverständlich) keine Vorselektion hinsichtlich ihrer Hirnschädelvolumina getroffen worden ist, wie es etwa bei für äußere Körper- bzw. Wesensmerkmale der Fall sein könnte. Vorrangig wurden für die Verpaarungen Hasen ausgewählt, die aus Erfahrung erfolgreiche Zuchtergebnisse gebracht hatten, um so den Zuchterfolg zu erhöhen. Wieweit dabei auch gewissermaßen „stressresistente Tiere“ verstärkt zum Einsatz gekommen sind und wieweit solche Hasen auch kleinere Hirnschädelvolumina hatten, ist nicht untersucht worden.

Nachdem die Rahmenbedingungen für eine Domestikation durch die Haltungsweise der FIWI-Hasen gegeben sein dürften, ist zu diskutieren, ob der Zeitraum dieser Haltungsform ausreichend lange war, um bereits signifikante Veränderungen in der Anatomie der Tiere zu bewirken. Dass diese Veränderungen nach über 30 Jahren tatsächlich eingetreten sind, zeigt sich in der signifikant reduzierten Hirnschädelgröße der FIWI-Feldhasen im Vergleich zu ihren wildlebenden Artgenossen. Vorangegangene Untersuchungen an den FIWI-Hasen durch Landfermann (2017) zeigten eine Reduktion der CBL bereits innerhalb der ersten 15 Zuchtgenerationen. Nachdem für die vorliegende Arbeit auch Tiere aus jüngeren Generationen untersucht wurden und die FIWI-Population weiterhin eine signifikant kleinere CBL vorweist als ihre wildlebenden Artgenossen, konnte dieser Effekt der domestikationsbedingten Verkleinerung der Schädel auch für die Folgegenerationen nach den ersten 15 Zuchtgenerationen beobachtet werden. Zum Ausdruck kommt diese signifikante Verringerung im Vergleich zur wildlebenden Feldhasen-Gruppe in Abb. 3 für die CBL sowie in Abb. 15 für das Hirnschädelvolumen. Wie oben angesprochen bestätigten auch die statistischen Modellierungsergebnisse für die individuellen mittleren Gewichte der Schrotkugeln, die zur Füllung der Hirnschädelvolumina verwendet wurden, die Hypothese einer Verringerung des Hirnschädelvolumens bei den FIWI-Hasen (siehe Tab. 8 im Anhang). Somit konnte die bereits in anderen Studien bei anderen Tierarten bewiesene Hypothese, dass mit der Domestikation das Hirnschädelvolumen kleiner wird, auch für den Feldhasen, zumindest unter den gegenwärtig untersuchten Zuchtbedingungen, bestätigt werden. Es liegt also bei der vorliegenden Arbeit ein vergleichbares Ergebnis wie von Untersuchungen bei Meerschweinchen (Kruska und Steffen 2013), Tylopoden (Kruska 1982), Ratten (Sorbe und Kruska 1975) oder Katzen (Sorbe und Kruska 1975; Lesch et al. 2022), oder auch beim Vergleich der Hirngewichte zwischen Wild- und Hausschweinen, bei der eine Verringerung des Gesamtgehirngewichts der Hausschweine um sogar 41,37% festgestellt wurde (Böndel 2017), vor (siehe Kapitel 4.5 Bisherige Ergebnisse von Vergleichen zwischen domestizierten Tieren und ihrer Wildform). Eine Verringerung des Gehirnvolumens beim Hauskaninchen im

Vergleich zu seiner Wildform um 13% (siehe Sánchez-Villagra 2022) – eine Reduktion in ähnlichem Ausmaß wie in der Untersuchung der FIWI-Feldhasen in der vorliegenden Arbeit (12,67%, siehe Tab. 2) – lässt vermuten, dass eine Gehirnvolumenreduktion bei Leporiden schon in einer frühen Phase der Domestikation einsetzt, da auch in der vorliegenden Arbeit eine Reduktion bereits nach wenigen Generationen beobachtet worden konnte. Zu beachten ist hier jedoch, dass sämtliche Vergleiche zwischen wilden Kaninchen und Hauskaninchen mit mitteleuropäischen Wildkaninchen erfolgten, welche streng genommen keine ursprüngliche Wildform wie etwa iberische oder südfranzösische Kaninchen darstellen, sondern im Grunde bereits frühe Domestikationsformen des Wildkaninchens darstellen (siehe Sánchez-Villagra 2022). Des Weiteren sei an dieser Stelle erwähnt, dass in der Domestikationsforschung die Reduktion der Gehirnmasse idealerweise anhand des allometrischen Vergleichs (siehe Kapitel 4.1 Allometrie) der Gehirnmasse zur Körpermasse durchgeführt werden, was in der gegenwärtigen Untersuchung nicht vorgenommen wurde, da hier lediglich das Hirnschädelvolumen im Vergleich zur Wildform ausgemessen wurde. Anstatt der Körpermasse wurde die jeweilige Schädellänge (Condylbasallänge - CBL) als korrigierende Variable zum Faktor „Population“ (Zucht vs. Freiland) in den statistischen Modellrechnungen, nach entsprechender Prüfung auf Bestehen der Modellierungsvoraussetzungen (siehe Ergebnisteil), ohne weitere Transformationen (z.B. keine Logarithmische Transformation) verwendet. Das typischerweise früher verwendete einfache lineare Regressionsmodell (mit logarithmischen Transformationen) konnte gegenwärtig durch ein einfaches generelles lineares Modell ersetzt werden. Die Verwendung von CBL als knöchernes Maß bzw. als Indikator der individuellen Körperlänge/-größe erschien zweckmäßiger als die Körpermasse, die bei ausgewachsenen Feldhasen saisonal, je nach Körperkondition und bei Weibchen auch je nach Reproduktionsstatus, beträchtlich schwanken kann.

Das wahrscheinlich komplexe Zusammenspiel verschiedener (ökologischer und genetischer) Faktoren auf das Körper- bzw. Schädelwachstum lässt nur schwer eine Bestimmung des genauen Zeitpunktes, ab dem sich eine domestikationsbedingte Reduktion der Hirnschädelgröße zeigt, zu. Festzuhalten ist jedoch, dass – wie bereits oben erwähnt - im Rahmen der FIWI-Zucht keine gezielte Selektion auf eine geringere Schädelgröße erfolgte und sich die Hirnschädelgröße bzw. das Hirnschädelvolumen somit als Nebeneffekt der Haltung unter domestikationsähnlichen Bedingungen einstellte. Die gegenwärtig gewonnenen Ergebnisse sollten allenfalls bei anderen Hasenzuchten, wie sie etwa in Nitra (Slowakei) oder auch in Bulgarien und Serbien nach wie vor bestehen, überprüft werden. Gerade bei den

genannten Zuchtstätten, aber auch bei diversen anderen sollte man jedoch berücksichtigen, dass diese oftmals für Wiederaussetzungs- bzw. Aufstockungs- und Wiederansiedlungsprojekte im Zuge des Artenschutzes herangezogen werden, wodurch eventuell weniger geeignete Individuen (bezugnehmend auf ihre Sinnesleistungen aufgrund ihrer geringeren Gehirnvolumina, siehe Hemmer 1983) in die freie Wildbahn entlassen werden und dies regional allenfalls zu geringen Erfolgen im nachhaltigen Populationswachstum führen könnte. Mittels genetischer Untersuchung konnte jedenfalls für eine Region in Griechenland nachgewiesen werden, dass Feldhasen aus Zuchten mindestens einen Reproduktionszyklus in der freien Natur überleben können. Dies bedeutet wiederum, dass der Vergleich mit vermeintlich wilden Feldhasenpopulationen mitunter vorsichtig zu interpretieren ist, da lokale Genpools von Hasen bei denen längerfristig immer wieder Aussetzungen aus Zuchten erfolgt sind, eventuell auch stärker mit zuchthasentypischen Genpooleigenschaften angereichert sein könnten (siehe Stamatis et al. 2007).

Offen bleibt aber, in welchem Ausmaß die gegenwärtig festgestellten (signifikanten) Merkmalsveränderungen (Verringerung der Hirnschädelvolumina, metrische Dimensionen im Bereich des Gehirnschädels) auch schon genetisch verankert sind und wie genau diese genetischen Veränderungen im Vergleich zu wildlebenden Feldhasen aussehen. Die bei Kaninchen festgestellten Heritabilitätswerte diverser Schädelmessenstrecken und die signifikanten Größen- und Gestaltunterschiede zwischen FIWI-Zuchthasen und Freilandhasen (Landfermann 2017) lassen auf entsprechende genetische Effekte schließen. Somit ist davon auszugehen, dass einige Grundvoraussetzungen zur genetischen Verankerung von verschiedenen Merkmalen im Zuge der Domestikation auch in der FIWI-Hasenzucht bereits vorliegen. Obwohl zwar keine signifikante Verringerung der allgemeinen genetischen Vielfalt bei den FIWI-Hasen im Vergleich festgestellt werden konnte (Schappelwein 2007), wird dennoch durch die (nicht vollständige) Isolierung einer kleinen Teilgruppe innerhalb einer Tierart grundsätzlich die genetische Variabilität begrenzt, da sich in dieser Population keinesfalls alle Allele befinden, wie sie zumindest regional bei freilebenden Feldhasen grundsätzlich bei dieser sich panmiktisch fortpflanzenden Tierart vorkommen könnten. Des Weiteren muss auch davon ausgegangen werden, dass nicht alle Individuen der isolierten Teilgruppe unter den neuen Lebensumständen in der Gefangenschaft sich fortpflanzen, wodurch der Genpool abermals verkleinert wird (reduzierte „effektive Populationsgröße“). Diese Umstände haben zur Folge, dass die Gene in einem anderen Verhältnis durchmischt werden als in der Gesamtheit der Population einer Art (Herre 1980), und „genetische

Zufallseffekte“ (genetische Drift) wahrscheinlicher werden. Werden diese Grundvoraussetzungen mit der Grundannahme, dass Tiere in der Gefangenschaft ihre Sinnesorgane weniger nutzen müssen (Verringerung dieses spezifischen Selektionsdrucks im Vergleich zu Freilandpopulationen) und damit eine Reduktion ihrer Gehirnkapazität eingeht, miteinander kombiniert, kann auch für die in der vorliegenden Arbeit untersuchte Feldhasenzucht, ausgegangen werden, dass zumindest die ersten Schritte in Richtung einer genetischen Manifestation des Domestizierungsprozesses vonstattengegangen sind.

Gerade der Untersuchung der genetischen Komponente sollte – wie grundsätzlich auch in anderen Teilgebieten der Evolutions- bzw. Domestikationsforschung – jedoch immer eine vorsichtige Interpretation folgen, da aufgrund der Komplexität des Domestikationsvorganges oftmals keine eindeutige lineare Entwicklung stattfand, oder in vielen Fällen die Zufälligkeit der Evolutionsvorgänge vernachlässigt wird, was dazu führt, dass gewisse (scheinbare) Muster in Datensätzen in der Evolutions- und Domestikationsforschung voreilig interpretiert werden. Aus diesem Grund eignen sich Modellierungen gut, um verschiedene Hypothesen zu testen und auf deren Validität und Plausibilität zu überprüfen, um besonders bei retrospektiven Studien eine voreilige Interpretation zu vermeiden bzw. diese entsprechend den Testergebnissen anzupassen (Gerbault et al. 2014). Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Modellierungen erlauben eine fundierte Interpretation der Datensätze und ermöglichen eine Aussage über die statistische Relevanz, mit der die einzelnen Merkmale voneinander abhängen bzw. untereinander im Zusammenhang stehen.

9. Zusammenfassung

Die für die vorliegende Diplomarbeit durchgeführten Untersuchungen von Schädeln von Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) von wildlebenden Populationen und einer auf dem Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie (FIWI) der Veterinärmedizinischen Universität Wien unter Bedingungen einer frühen Phase der Domestikation gehaltenen und gezüchteten Population bestätigen die Arbeitshypothese, dass die Hirnschädelvolumina der adulten Feldhasen aus der FIWI-Zucht durchschnittlich geringere Werte erreichen als jene von im Freiland lebenden Feldhasen. Hierfür wurden an 43 freilebenden Feldhasen aus ostösterreichischen Jagdrevieren und 96 Feldhasen aus der FIWI-Zucht vier Messstrecken an den Schädelknochen erfasst, sowie zur Untersuchung des Hirnschädelvolumens die Hirnhöhle mit Schrotkugeln aufgefüllt und der Inhalt anschließend gewogen (gemittelte Werte über drei Wägungen pro Individuum). Die Messungen ergaben im Durchschnitt ein kleineres Hirnschädelvolumen (12,67 %) bei den FIWI-Hasen, dieser Populationseffekt konnte mittels statistischer Modellierungen bestätigt werden. Außerdem ergaben weitere Modellierungen eine Abhängigkeit der Condylbasallänge (CBL, knöcherner Indikator für die Gesamtkörpergröße bzw. für die Schädellänge und damit wichtige Bezugsgröße) zu verschiedenen Breitenmessstrecken des Schädelknochens. Entgegen der Annahme, dass Tiere in Gefangenschaft für gewöhnlich eine erhöhte Variabilität in der Merkmalsausprägung aufweisen, konnte sich dies in der vorliegenden Arbeit bezogen auf die Messstrecken am Schädelknochen und somit bezogen auf einige Aspekte der Schädelgestalt nicht bestätigen. Die in der Domestikationsforschung allgemein bekannte und an verschiedenen anderen Tierarten untersuchte Beobachtung, dass sich das Hirnschädelvolumen im Zuge der Domestizierung verkleinert, konnte somit in der vorliegenden Diplomarbeit konkret an den unter domestikationsähnlichen Bedingungen gehaltenen Feldhasen des FIWI bestätigt werden.

10. Summary

In the present diploma thesis, the skulls of 43 wild adult European brown hares (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) from several hunting grounds in eastern Austria and 96 adult hares held and bred under captivity at the Research Institute for Wildlife Science and Ecology (FIWI) of the University of Veterinary Medicine Vienna were compared in order to test the hypothesis of the reduction of the cranial cavity as a result of (early) domestication. The working hypothesis that the mean brain cavity size of the captive hares from the FIWI breeding station is smaller than the mean brain cavity size of the wild hares could be validated by different morphometrical investigations, including the assessment of the volume of the cranial cavity, and statistic modelling. The linear models showed that the population (wild vs. captive) proved to be a significant factor for the brain cavity size, as well as the condylobasal length having a significant influence on several other skull measures. Contrary to the assumption that domesticated animals show a greater variability of phenotypic features in comparison to their wild form, this hypothesis could not be verified in the present study. In conclusion, whereas there was no significant increase of morphometric variability of the currently measured skull dimensions of the individuals of the breeding station as compared to the wild living hares, a significant reduction of the cranial cavity (12,67 %) has occurred already within the first 20 to 30 generations in the breeding station. That finding, together with the population conditions in the breeding station, correspond to what may be expected from an early form of a domestication process.

11. Literaturverzeichnis

- Agnvall, Beatrix; Bélteky, Johan; Jensen, Per (2017): Brain size is reduced by selection for tameness in Red Junglefowl- correlated effects in vital organs. In: *Scientific reports* 7 (1), S. 3306. DOI: 10.1038/s41598-017-03236-4.
- Aiello, Leslie C.; Wheeler, Peter (1995): The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution. In: *Current Anthropology* 36 (2), S. 199–221. DOI: 10.1086/204350.
- Böndel, Jana Carina (2017): Vergleichende morphometrische Untersuchungen am Gehirn von *Sus scrofa* und *Sus scrofa f. domestica*. Imu.
- Burnham, Kenneth P.; Anderson, David R. (2004): Model Selection and Multimodel Inference. New York, NY: Springer New York.
- Clutton-Brock, Juliet (1999): A natural history of domesticated mammals. 2nd ed. UK: Cambridge University Press.
- Crossley, David A.; Del Mar Miguélez, Maria (2001): Skull size and cheek-tooth length in wild-caught and captive-bred chinchillas. In: *Archives of Oral Biology* 46 (10), S. 919–928. DOI: 10.1016/s0003-9969(01)00055-3.
- Der Sarkissian, Clio; Ermini, Luca; Schubert, Mikkel; Yang, Melinda A.; Librado, Pablo; Fumagalli, Matteo et al. (2015): Evolutionary Genomics and Conservation of the Endangered Przewalski's Horse. In: *Current biology : CB* 25 (19), S. 2577–2583. DOI: 10.1016/j.cub.2015.08.032.
- Dugatkin, Lee Alan (2018): The silver fox domestication experiment. In: *Evo Edu Outreach* 11 (1). DOI: 10.1186/s12052-018-0090-x.
- Fischer, E. (1915): Die Rassenmerkmale des Menschen als Domestikationserscheinungen. In: *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 14 (1), S. 302–303. DOI: 10.1007/BF01813462.
- Gerbault, Pascale; Allaby, Robin G.; Boivin, Nicole; Rudzinski, Anna; Grimaldi, Ilaria M.; Pires, J. Chris et al. (2014): Storytelling and story testing in domestication. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111 (17), S. 6159–6164. DOI: 10.1073/pnas.1400425111.

- Grandin, Temple (Hg.) (1998): Genetics and the behavior of domestic animals. San Diego: Academic Press. Online verfügbar unter <http://www.loc.gov/catdir/description/els032/97080382.html>.
- Hemmer, Helmut (1983): Domestikation. Wiesbaden: Vieweg+Teubner Verlag.
- Herre, W. (1980): Grundfragen zoologischer Domestikationsforschung: Deutsche Akademie d. Naturforscher Leopoldina (Nova acta Leopoldina). Online verfügbar unter <https://books.google.at/books?id=IhIWzwEACAAJ>.
- Herre, Wolf; Röhrs, Manfred (1990): Haustiere - zoologisch gesehen. 2., völlig Neubearb. und erw. Aufl. Stuttgart: Fischer.
- Klansek, Erich; Herberstein, Paul (2014): Hasen-Fibel. Wien: Österr. Jagd- und Fischerei-Verl.
- Kruska, D.C.T.; Sidorovich, V. E. (2003): Comparative allometric skull morphometrics in mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) of Canadian and Belarus origin; taxonomic status. In: *Mammalian Biology* 68 (5), S. 257–276. DOI: 10.1078/1616-5047-00095.
- Kruska, Dieter (1973): Cerebralisation, Hirnevolution und domestikationsbedingte Hirngrößenänderungen innerhalb der Ordnung Perissodactyla Owen, 1848 und ein Vergleich mit der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848. In: *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 11 (1), S. 81–103. DOI: 10.1111/j.1439-0469.1973.tb00135.x.
- Kruska, Dieter (1982): Hirngrößenänderungen bei Tylopoden während der Stammesgeschichte und in der Domestikation. (Changes of brain size in Tylopoda during phylogeny and caused by domestication). In: *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 1982, S. 173–183.
- Kruska, Dieter (1988): Mammalian Domestication and its Effect on Brain Structure and Behavior. In: Harry J. Jerison und Irene Jerison (Hg.): *Intelligence and Evolutionary Biology*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, S. 211–250.
- Kruska, Dieter; Schreiber, Arnd (1999): Comparative morphometrical and biochemical-genetic investigations in wild and ranch mink (*Mustela vison*: Carnivora: Mammalia). In: *Acta theriologica* 44, S. 377–392. DOI: 10.4098/AT.arch.99-37.
- Kruska, Dieter C.T.; Steffen, Katja (2013): Comparative allometric investigations on the skulls of wild cavies (*Cavia aperea*) versus domesticated guinea pigs (*C. aperea* f. *porcellus*) with

comments on the domestication of this species. In: *Mammalian Biology* 78 (3), S. 178–186. DOI: 10.1016/j.mambio.2012.07.002.

Landfermann, Claudia (2017): Änderungen der Schädelgröße und Schädelgestalt von Feldhasen unter Zuchtbedingungen. Hochschulschrift. Online verfügbar unter <https://permalink.obvsg.at/AC15017916>.

Lesch, Raffaella; KITCHENER, ANDREW C.; Hantke, Georg; Kotrschal, Kurt; Fitch, W. Tecumseh (2022): Cranial volume and palate length of cats, *Felis* spp., under domestication, hybridization and in wild populations. In: *R. Soc. open sci.* 9 (1), Artikel 210477. DOI: 10.1098/rsos.210477#.

O'Connor, T. P. (1997): Working at relationships: another look at animal domestication. In: *Antiquity* 71 (271), S. 149–156. DOI: 10.1017/S0003598X00084635.

Pond, Caroline (2002): Size and action. Repr. 2002. Milton Keynes: The Open Univ.

Röhrs, M.; Ebinger, P. (1998): Sind Zooprzewalskipferde Hauspferde? Przewalski horses from zoological gardens: Are they domesticated horses? In: *Berl. Münch. Tierärztl. Wschr.* (111), S. 273–280.

Röhrs, M.; Ebinger, P. (1999): Verwildert ist nicht gleich wild: Die Hirngewichte verwilderter Haussäugetiere. In: *Berliner und Münchener tierärztliche Wochenschrift* 112 (6-7), S. 234–238.

Röhrs, Manfred (1986): "Allometrische Betrachtungen" zur Schädelgröße und Gesichtsschädelgröße in der Evolution und Domestikation. In: *Nova acta Leopoldina NF 58* (262), S. 319–333.

Röhrs, Manfred; Ebinger, Peter (1993): Progressive und regressive Hirngrößenveränderungen bei Equiden. Hamburg und Berlin: Verlag Paul Parey (31). In: *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, S. 233–239.

Runzheimer, Joost (1969): Quantitative Untersuchungen an der 5. Gefangenschaftsgeneration von *Clethrionomys glareolus*. In: *Z. Säugetierk.*

Sánchez-Villagra, Marcelo R. (2022): The process of animal domestication. Princeton, Oxford: Princeton University Press.

- Schappelwein, S. (2007): Development and establishment of a multi-locus marker system for detecting relatedness among wild living brown hares (*Lepus europaeus* Pallas, 1778). Diplomarbeit. Universität Wien, Wien. Research Institute of Wildlife Ecology.
- Schneider, Eberhard (1978): Der Feldhase. Biologie - Verhalten, Hege und Jagd. München [etc.]: BLV Verlagsgesellschaft (BLV Jagdbuch).
- Sorbe, Dietmar; Kruska, Dieter (1975): Vergleichende allometrische Untersuchungen an den Schädeln von Wander- und Laborratten. (Comparative Allometrical Investigations on the Skulls of Norway and Laboratory Rats). In: *Zoologischer Anzeiger, Jena* 195, S. 124–144.
- Stamatis, Costas; Suchentrunk, Franz; Sert, Hakan; Triantaphyllidis, Costas; Mamuris, Zissis (2007): Genetic evidence for survival of released captive-bred brown hares *Lepus europaeus* during restocking operations in Greece. In: *Oryx* 41 (4), S. 548–551. DOI: 10.1017/S0030605307007132.
- Suchentrunk, Franz; Willing, Rudolf; Hartl, Günther B. (1991): On eye lens weights and other age criteria of the Brown hare (*Lepus europaeus* Pallas, 1778). In: *Zeitschrift für Säugetierkunde : im Auftrage der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V.* 56, S. 365–374. Online verfügbar unter <https://www.biodiversitylibrary.org/part/192029>.
- Trut, Lyudmila N. (1999): Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment: Foxes bred for tamability in a 40-year experiment exhibit remarkable transformations that suggest an interplay between behavioral genetics and development. In: *American Scientist* 87 (2), S. 160–169. Online verfügbar unter <http://www.jstor.org/stable/27857815>.
- Wilkins, Adam S.; Wrangham, Richard W.; Fitch, W. Tecumseh (2014): The "domestication syndrome" in mammals: a unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics. In: *Genetics* 197 (3), S. 795–808. DOI: 10.1534/genetics.114.165423.
- Zeder, Melinda A. (2012): Pathways to Animal Domestication. In: Paul Gepts, Thomas R. Famula, Robert L. Bettinger, Stephen B. Brush, Ardeshir B. Damania, Patrick E. McGuire und Calvin O. Qualset (Hg.): *Biodiversity in Agriculture*. Cambridge: Cambridge University Press, S. 227–259.
- Zörner, Herbert (2014): *Der Feldhase. Lepus europaeus*. 3., unveränderte Auflage von 1981, Nachdruck 2014. Magdeburg: VerlagsKG Wolf (Die neue Brehm-Bücherei, Band 169).

12. Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Ausbreitung des Feldhasen – The ICUN Red List of Threatened Species
<https://www.iucnredlist.org/species/41280/45187424> (Zugriff 12.04.2021)

Abb. 2: Phänotyp des Feldhasen – eigene Darstellung

13. Anhang

Tab. 3: Modellierungsergebnisse für die Hirnschädelhöhe (HSH) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL) und Populationsgruppe (POP) gereiht nach niedrigstem AICc-Wert

Modellnummer	Intercept	CBL	POP	AICc
1	29,33	–	–	852,0
2	23,51	0,06854	–	853,9
3	28,73	–	0,3569	854,0
4	19,00	0,10910	0,6322	855,6

Tab. 4: Modellierungsergebnisse für die Hirnschädelbreite (HSBAR) auf Höhe der Arcus zygomatici (HSBAR) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL) und Populationsgruppe (POP) gereiht nach niedrigstem AICc-Wert

Modellnummer	Intercept	CBL	POP	AICc
4	26,36	0,09199	-0,4796	496,7
2	22,94	0,12270	–	497,4
3	34,56	–	-0,7117	498,7
1	33,36	–	–	503,8

Tab. 5: Modellierungsergebnisse für die Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae (HSBBU) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL) und Populationsgruppe (POP) gereiht nach niedrigstem AICc-Wert

Modellnummer	Intercept	CBL	POP	AICc
4	22,73	0,09678	-0,4924	435,7
2	19,22	0,12830	–	438,3
3	31,36	–	-0,7366	440,6
1	30,12	–	–	450,1

Tab. 6: Modellierungsergebnisse für das mittlere individuelle Gewicht der Schrotkugeln, die für die Hirnschädelvolumenfüllungen verwendet wurden (MGEW) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL) und Populationsgruppe (POP) gereiht nach niedrigstem AICc-Wert

Modellnummer	Intercept	CBL	POP	AICc
4	7,786	0,696	-6,100	845,3
3	69,860	–	-7,856	861,6
2	-35,730	1,087	1,087	877,1
1	56,570	–	–	913,8

Tab. 7: Modellierungsergebnisse für das mittlere individuelle Gewicht der Schrotkugeln, die für die Hirnschädelvolumenfüllungen verwendet wurden (MGEW) in Abhängigkeit von Condylbasallänge (CBL), Hirnschädelbreite auf Höhe der Arcus zygomatici (HSBAR), Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae (HSBBU), Hirnschädelhöhe (HSH) und Populationsgruppe (POP) gereiht nach niedrigstem AICc-Wert

Modellnummer	Intercept	CBL	HSBAR	HSBBU	HSB	POP	AICc
20	-35,960	0,5433	1,660	–	–	-5,304	812,1
24	-40,550	0,5215	1,544	0,3362	–	-5,194	813,4
28	-36,210	0,5421	1,663	–	0,009188	-5,308	814,3
32	-40,680	0,5208	1,546	0,3347	0,005733	-5,197	815,7
23	-3,906	–	1,631	0,5546	–	-6,287	824,2
19	6,475	–	1,834	–	–	-6,551	824,2
27	5,396	–	1,841	–	0,028720	-6,556	826,2
31	-4,599	–	1,639	0,5479	0,021810	-6,294	826,3
22	-18,640	0,5836	–	1,1620	–	-5,527	837,2
30	-18,080	0,5868	–	1,1640	-0,031320	-5,507	839,2
8	-85,810	0,8033	1,665	0,6193	–	–	842,3
4	-79,010	0,8555	1,887	–	–	–	842,5
16	-85,410	0,8046	1,659	0,6225	-0,014130	–	844,4
12	-78,750	0,8564	1,884	–	-0,008391	–	844,6
18	7,786	0,6960	–	–	–	-6,100	845,3
26	8,328	0,6991	–	–	-0,028490	-6,082	847,3
21	24,040	–	–	1,4610	–	-6,780	848,5
29	24,440	–	–	1,4620	-0,015600	-6,773	850,6
17	69,860	–	–	–	–	-7,856	861,6
25	70,080	–	–	–	-0,007882	-7,853	863,7
6	-65,220	0,8902	–	1,5340	–	–	864,5
14	-63,920	0,8939	–	1,5340	-0,055340	–	866,3
7	-38,680	–	1,860	1,1020	–	–	866,4
15	-38,900	–	1,863	1,1010	0,006605	–	868,6
3	-20,180	–	2,301	–	–	–	870,8
11	-20,940	–	2,306	–	0,019770	–	872,9
2	-35,730	1,0870	–	–	–	–	877,1
10	-34,440	1,0910	–	–	-0,054900	–	878,8
5	-9,599	–	–	2,1970	–	–	889,7
13	-8,557	–	–	2,1990	-0,037680	–	891,7
1	56,570	–	–	–	–	–	913,8
9	57,480	–	–	–	-0,030820	–	915,8

Tab. 8: RVI-Werte für die Variablen Condylbasallänge (CBL) und Populationsgruppe (POP) in Abhängigkeit von Hirnschädelhöhe (HSH), die Hirnschädelbreite auf Höhe der Arcus zygomatici (HSBAR) und die Hirnschädelbreite auf Höhe der Bullae tympanicae (HSBBU) sowie auf das mittlere individuelle Gewicht der Schrotkugeln, die für die Hirnschädelvolumenfüllungen verwendet wurden ohne Berücksichtigung der Abhängigkeit von HSH, HSBAR und HSBBU (MGEW 1) und auf das mittlere individuelle Gewicht der Schrotkugeln, die für die Hirnschädelvolumenfüllungen verwendet wurden erweitert um HSBBU und HSH (MGEW 2)

	CBL	POP	HSBBU	HSH
HSH	0,287	0,280	–	–
HSBAR	0,81	0,66	–	–
HSBBU	0,94	0,80	–	–
MGEW 1	1,0	1,0	–	–
MGEW 2	1,0	1,0	0,34	0,25