

EVOLUSI OTAK PRIMATES ¹⁾

Oleh: T. Jacob

Seksi Anthropologi Ragawi Fakultas Kedokteran Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta

II

PENGANTAR

Menaiki terus jenjang fylogenetis, laporan tentang evolusi otak Primates ini, yang dibuat berdasarkan Frederick Tilney: *The Brain from Ape to Man*, akan memperbincangkan kera-kera anthropoid dan berakhir dengan manusia. Seperti dikatakan dalam pengantar Bagian I²⁾, wauwau, *Hyllobates*, akan dibicarakan dalam Bagian ini, berbeda dari methoda yang dipergunakan Tilney (1928), yang membicarakannya bersama-sama dengan *Papio* dan *Macaca*, yang dimasukkannya ke dalam golongan yang dinamakannya primat tengah.

Methoda yang dipakai dalam menguraikan perubahan-perubahan yang pelik pada otak primat tinggi sama dengan yang dipergunakan dalam Bagian I, jadi pertama-tama memperbincangkan bentuk luarnya, lalu struktur dalamnya, dengan mengamati tiap-tiap bagian yang mempunyai makna evolusioner.

Dari empat kera anthropoid species yang berikut dipilih sebagai wakilnya: wauwau, *Hyllobates hoolock*; mawas, *Pongo pygmaeus*; chimpansee, *Pan troglodytes*; dan gorilla, *Gorilla gorilla*. Menurut Tilney wauwau adalah yang paling jauh dari manusia; ia bahkan menganggapnya lebih dekat kepada *Macaca* dan *Papio* dari kepada kerabat-kerabat anthropoidnya. Sebaliknya gorilla dianggap yang paling dekat dengan manusia ditinjau dari sudut differensiasi system saraf pusatnya. Dengan demikian maka urutan perbandingan adalah wauwau, mawas, *Pan*, *Gorilla* dan *Homo sapiens*.

BENTUK LUAR

Pembesaran otak sangatlah pentingnya dalam evolusi. Bersama dengan pertambahan ukuran kita saksikan kecenderungan untuk brakykefalisasi karena mekarnya cortex cerebri, dan reduksi archipallium. Pembesaran transversal yang dominan diperlihatkan oleh index diametricus, yaitu perbandingan lebar dan panjang otak. Kedua Tabel pertama menunjukkan index tersebut serta isi dan berat otak Primates.

1) Laporan ini dibuat di Universitas Arizona, Tucson, Arizona, dalam tahun 1958 berdasarkan Tilney (1928). Karya klasik Tilney ini diharapkan dapat bermanfaat, walaupun dalam decadam terakhir banyak sekali karya tentang otak Primates dan evolusi otak. Dalam beberapa hal terpaksa dipergunakan istilah-istilah anatomi yang lama, agar tidak memerlukan banyak perubahan dalam teks.

2) T. Jacob 1975 *B. I. Ked. Gadjah Mada* 6(1):1 - 15.

TABEL 1. - Ukuran dan indices otak Primates

Primat	Panjang Otak (mm)	Lebar Otak (mm)	Index Diametricus	Isi Otak (cc)
<i>Hylobates</i>	65,5	55	84	65
<i>Pongo</i>	96	84	86	250
<i>Pan</i>	100	88	88	369
<i>Gorilla</i>	123	87	71	429
<i>Homo sapiens</i>	—	—	—	1350

TABEL 2. - Berat otak Primates (dalam g)

Primat	Total	Prosencephalon	Mesencephalon	Rhombencephalon
<i>Hylobates</i>	69	54	2	13
<i>Pongo</i>	246	213	4	29
<i>Pan</i>	350	298	5	47
<i>Gorilla</i>	423,5 (445)	359	5	59,5
<i>Homo sapiens</i>	1100 - 1500	—	—	—

Kedua Tabel itu memperlihatkan pertambahan yang tetap isi dan berat encephalon. Proses brakykefalikasi menampakkan fluktuasi pada gorilla, mungkin karena perkembangan yang hebat daerah occipital hemispherium.

Indices diametrici otak menyendirikan Primates di kalangan Mammalia. Primates mempunyai nilai dari 0,81 hingga 0,88, yang menunjukkan pertambahan yang hebat diameter interparietal dibandingkan dengan diameter occipitofrontal. Perkembangan lobus parietalis ini membayangkan perluasan sensibilitas somesthetis yang disebabkan oleh differensiasi kuadrumanal. Sementara itu rhinencephalon mereduksi karena pergeseran dalam pentingnya indera dari pembauan ke penglihatan dan pendengaran.

Memang benar bahwa dalam beberapa golongan Mammalia, misalnya Cetacea, index diametricusnya mendekati 100, tetapi motif brakykefalikasi dalam hal ini lain sekali. Pembesaran yang menyolok daerah parietal di sini disebabkan oleh perluasan daerah sensibilitas somatis, karena permukaan badan hewan itu selalu berhubungan dengan air, sehingga merupakan system reseptor yang penting.

Ciri-ciri lain yang memisahkan Primates ialah index prosencephalon, yaitu perbandingan isi atau berat prosencephalon terhadap seluruh otak. Hewan-hewan yang anggota mukanya mengkhusus sebagai sayap, sirip atau kayuh mempunyai index prosencephalon di bawah 60. Yang mempunyai cakar dan kuku index prosencephalonnya tidak melebihi 80. Semua primat mempunyai index prosencephalon di atas 80, yang menunjukkan lanjutnya perkembangan tangan. Prosencephalon adalah tambahan yang paling resen pada encephalon dan penting untuk pengaturan perilaku yang sangat terorganisasi. Hewan-hewan dengan prosencephalon yang berkembang mempunyai kisaran kegiatan yang lebih luas dan adaptabilitas yang besar ter-

hadap keadaan lingkungan. Tabel yang berikut menggambarkan variasi index prosencephalon Primates.

TABEL 3 - Index prosencephalicus Primates (dalam %)

Primat	Index Isi	Index Berat
<i>Hylobates</i>	82	81
<i>Pongo</i>	83	83
<i>Pan</i>	83	83
<i>Gorilla</i>	84	84
<i>Homo sapiens</i>	88	87 (86 - 89)

Pertama-tama kita lihat peningkatan evolusioner index prosencephalon sepanjang jenjang fylogenetis. Kedua, index pada wauwau malahan lebih rendah daripada *Papio* (83-83) dan *Macaca* (83-84), yang menunjukkan posisi wauwau yang agak rendah. Mawas cukup maju dalam perkembangan tangannya, sedangkan gorilla lebih mendekati keadaan pada manusia.

Kita lihat pula bahwa indices yang dihitung menurut isi hampir sama dengan yang dihitung menurut berat.

Hemispherium

Otak wauwau tergolong gyrenkefal dan lobasinya jelas. Hemispheriumnya lebih maju daripada *Macaca*. Concavitas orbitalis dan cerebellarisnya sama nyatanya dengan pada *Papio* atau *Macaca*, yang menggambarkan perkembangan progressif lobus frontalis dan occipitalis.

Sama pula dengan keadaan pada *Macaca* fissura longitudinalis superiornya. Batas-batas fissura tersebut memisah dekat polus occipitalisnya untuk memungkinkan akkomodasi vermis superior cerebelli, yang bilateral begitu cembung permukaan tentorialnya, sehingga membentuk crista yang tajam di garis tengah. Crista ini menjadi semakin kurang nyata pada anthropoid tinggi, yang menyebabkan berkurangnya divergensi fissura longitudinalis superior, dengan akibat permukaan tentorial cerebellum seluruhnya diliputi oleh lobus occipitalis.

Fissurasinya tidak berbeda benar daripada *Papio* dan *Macaca*. Pola konvolusinya sederhana, paling kompleks di daerah parietal dan paling sederhana di daerah frontal. Dalam fissurasi malahan wauwau tampaknya kurang maju daripada *Macaca* atau *Papio*.

Akan tetapi lobus occipitalisnya kaya dengan konvolusi, yang tidak terdapat pada primat rendah dan menandakan perpindahan pengawasan penglihatan dari colliculus superior ke lobus occipitalis. Sulci pada lobus temporalisnya nyata, tetapi pada permukaan basalnya sulcinya sangat sederhana, sehingga menyamai keadaan pada primat rendah.

Mawas mempunyai otak yang gyrenkefal, yang pola konvolusinya sangat menyerupai otak manusia. Cerebellumnya seluruhnya terlindung

oleh hemispherium. Pada polus occipitalisnya fissura longitudinalis superior memisah sedikit untuk menampung crista vermis superior cerebelli. Divergensi ini lebih kecil daripada wauwau.

Sulcus cerebri lateralisnya tidak sepanjang pada manusia dan sulcus simiarumnya, ciri-ciri yang tidak terdapat pada manusia, lebih nyata daripada *Pan* atau *Gorilla*. Yang terbanyak gyrisasinya adalah daerah parietal, kemudian daerah temporal. Yang berbeda daripada anthropoid tinggi adalah sulcus temporalis superiorinya, yang tidak meneruskan diri ke lobus parietalis.

Pada lobus frontalis polanya lebih hominoid, sedangkan lobus occipitalisnya kurang banyak konvolusinya. Yang karakteristik pada otak anthropoid adalah tidak bersambunganya sulcus simiarum dengan sulcus occipitalis.

Concavitas orbitalis dan cerebellarisnya nyata dan segi interorbitalnya lebih nyata daripada *Pan*, tetapi lebih kurang daripada *Hylobates*.

Kecuali ukurannya yang kecil, otak *Pan* sangat menyerupai otak manusia. Fissurasinya berada antara mawas dan gorilla. Ramus horizontalis sulci lateralis cerebrinya yang panjang misalnya tidak mempunyai kemiringan yang khas seperti pada monyet.

Konvolusi yang terbanyak terdapat di daerah parietal, yang menunjukkan pentingnya daerah somesthetis otak. Di daerah frontal pola konvolusinya kaya juga, tetapi tidak sekompleks pada manusia. Sebaliknya lobus temporalisnya memiliki ciri-ciri hominoid. Konvolusi dan sulci di daerah occipital sangat kabur, sedangkan cuneusnya pada permukaan mesialnya bahkan lebih kompleks daripada manusia.

Dibandingkan dengan pada gorilla, concavitas cerebellaris dan orbitalisnya lebih nyata, yang menandakan kurang berkembangnya lobus frontalis maupun occipitalis. Jika kita perhatikan segala ciri-ciri pada hemispheriumnya, maka posisi *Pan* lebih dekat kepada primat rendah dari kepada manusia.

Otak gorilla dapat dikatakan otak manusia dalam ukuran kecil. Pola sulcinya hominoid, demikian pula sulcus cerebri lateralisnya. Sulcus centralisnya lebih mendekati keadaan pada manusia.

Seperti pada anthropoid lain daerah temporoparietalnya memperlihatkan konvolusi yang banyak karena perkembangan evolusioner sensibilitas somesthetis dan indera pendengar. Lobus occipitalisnya juga banyak konvolusinya.

Paling penting adalah pola konvolusi lobus frontalisnya, yang memisahkan gorilla dari primat-primat rendah yang lain. Selain daripada itu, concavitas orbitalis dan cerebellarisnya sangat tidak nyata sekali. Segi interorbital pada lobus frontalisnya juga makin tidak nyata dan sangat menyerupai keadaan pada manusia.

Lobus frontalisnya sangat membesar dan menyebabkan mengecilnya concavitas orbitalis. Pola sulci permukaan orbitalnya sangat hominoid sifatnya. Batas di antaranya dan permukaan lateral hemispherium dibentuk oleh ramus anterior sulci cerebri lateralis, suatu ciri-ciri yang terdapat pada otak manusia.

Mengecilnya concavitas cerebellaris pada gorilla disebabkan oleh dua hal:

1. pembesaran lobus occipitalis yang meningkatkan pusat asosiasi penglihatan;
2. pembesaran lobus laterales cerebelli.

Ada tiga ciri-ciri yang khas pada hemispherium cerebri manusia:

- a. penambahan ukurannya yang menyolok;
- b. rumitnya pola konvolusinya;
- c. lobus occipitalis yang menonjol dan meliputi cerebellum.

Oleh karena konvolusinya yang banyak, maka lobasinya tidak jelas. Yang penting sekali ialah lenyapnya sulcus simiarum, sehingga perbatasan antara daerah parietotemporal dan occipital tidak kentara.

Sulcus cerebri lateralisnya membentuk sudut yang lebih besar daripada 45° dengan garis dasar cerebrum. Sulcus ini adalah yang terpenting pada manusia; bagian-bagian sulcus cerebri lateralis dan daerah yang dibatasinya sangat tidak jelas pada kera-kera anthropoid. Juga pada kera-kera ini bagian lateral sulcus parietoccipitalis tersembunyi dalam sulcus simiarum.

Tilney menganggap banyaknya konvolusi pada lobus frontalis sebagai perbedaan yang pokok antara manusia dan primat-primat lain; kira-kira 50% dari permukaan lateral hemispherium ditempati oleh konvolusi ini, sedangkan persentasinya yang tertinggi pada kera adalah $33\frac{1}{3}$.

Pola konvolusi itu meningkat kompleksitasnya di daerah occipital dan, agak kurang sedikit, di daerah temporal dan parietal.

Yang amat penting adalah lobus frontalis; dalam struktur inilah terletak superioritas otak manusia. Fungsinya diperkirakan pengaturan pekerjaan mental yang lebih tinggi, perkembangan kepribadian dan pembentukan ingatan asosiasi. Kompleksitas lobus occipitalis yang meningkat menandakan perluasan makna asosiasi fungsi penglihatan.

Concavitas orbitalis mereduksi dalam ukuran dan begitu pula concavitas cerebellaris mengecil. Perlu disebut di sini bertambah besarnya dan makin nyata sulcus olfactorius, yang menunjukkan adanya pembesaran lobus frontalis.

Cerebellum

Wauwau masih memperlihatkan ciri-ciri khas primat rendah pada cerebellumnya. Permukaan tentorial struktur ini sangat cembung, yang membentuk crista vermis yang nyata. Keadaan ini berangsur-angsur berkurang, jika kita menaiki jenjang fylogenetis. Flocculus wauwau besar sekali, yang membayangkan fungsi koordinasi yang tinggi.

Pada mawas permukaan occipital hemispherium menutupi cerebellum seluruhnya. Crista vermisnya nyata dan membentuk vermis cerebelli superior. Pada permukaan occipitalnya incisura cerebelli posteriornya tidak begitu menyolok seperti pada anthropoid tinggi dan manusia.

Berbeda dengan pada anthropoid tinggi vermis inferiorinya tidak terletak dalam lekuk yang dalam. Permukaan occipital lobi lateralesnya juga tidak sangat besar dan panjang, tetapi memang lebih maju daripada primat rendah. Flocculusnya relatif kecil.

Seperti yang kita duga, permukaan tentorial cerebellum *Pan* itu lebih bersegi daripada *Gorilla*, tetapi kurang daripada *Macaca*; crista vermisnya nyata. Lobi laterales lebih kecil daripada gorilla dan incisura cerebelli posteriorinya tidak dalam seperti khas pada manusia. Seperti pada mawas flocculusnya relatif kecil. Pendek kata, *Pan* menduduki posisi antara gorilla dan mawas dalam soal cerebellum.

Yang menarik hati pada cerebellum gorilla ialah perkembangan lobi lateralesnya. Berbeda dengan pada primat rendah, permukaan tentorialnya lebih lebar dan datar. Pembesaran lobus occipitalis yang menyolok dan lobi laterales menghambat kecenderungan vermis superior untuk menjadi cembung. Berlainan dengan pada primat rendah incisura occipitalisnya sangat mengecil. Cerebellumnya seluruhnya ditutupi oleh lobi occipitales hemispherii.

Vermis inferiorinya terbenam dalam dalam lekuk vallecular, membayangkan pembesaran evolusioner lobi laterales. Hal ini selanjutnya mencerminkan pengendalian cerebellar. Flocculus gorilla tidak begitu besar, meskipun cukup nyata.

Pada cerebellum manusia pembesaran lobi laterales merupakan ciri-ciri yang paling mengesankan. Permukaan tentorialnya telah kehilangan banyak konvexitasnya. Incisura cerebelli posteriorinya sangat dalam dan demikian pula vallecularnya.

Truncus cerebri

Medulla oblongata. Pada permukaan ventral medulla oblongata wauwau eminentiae pyramidalesnya sangat menonjol. Di sebelah lateralnya kita lihat tonjolan oliva yang lebih nyata daripada primat rendah.

Permukaan dorsalnya memperlihatkan clava dan cuneus yang nyata. Sebagai akibat lokomosi arboreal area vestibularisnya luas. Colliculi inferiorisnya lebih kecil daripada colliculi superiores, tetapi perbedaan dalam ukuran ini tidak begitu menyolok seperti tampak pada *Macaca*. Keadaan ini disebabkan oleh mengecilnya colliculi superiores karena perpindahan fungsi penglihatan ke daerah occipital.

Pyramis dan corpora olivaria mawas cukup nyata. Juga cuneus dan clavanya kedua-duanya nyata. Perbandingan antara cuneus dan clava adalah 2:1, yang membayangkan lebih banyaknya influx impuls sensoris dari anggota muka. Hal ini sesuai dengan tidak adanya ekor dan perkembangan tangan yang lebih maju. Eminentia vestibularisnya tidak begitu menonjol seperti terdapat pada primat rendah, tetapi lebih nyata daripada anthropoid tinggi dan manusia.

Pan mempunyai tonjolan pyramis dan oliva yang nyata. Cuneusnya juga lebih besar daripada clava karena spesialisasi anggota muka. Dibandingkan

dengan primat-primat yang lebih arboreal eminentia vestibularis pada *Pan* tidak begitu menonjol. Akan tetapi tonjolan itu tetap menunjukkan pentingnya mekanisma keseimbangan dalam kegiatan motorisnya. Secara keseluruhan medulla oblongata pada hewan ini membenarkan posisinya antara mawas dan gorilla.

Pada yang terakhir ini pyramis dan corpus olivarisnya menonjol, yang membayangkan bertambahnya pengendalian sukarela atas otot-otot somatis dan koordinasi gerakan-gerakan mata, kepala dan tangan yang serentak. Cuneusnya lebih besar daripada clava, menandakan pentingnya impuls sensoris yang masuk dari anggota muka.

Segala hal pada medulla oblongata manusia lebih nyata; pyramis dan decussationya, tonjolan oliva dan pedunculi cerebri semuanya cukup nyata. Semua perubahan ini menunjukkan kemajuan besar dalam organisasi pengendalian neokinetis. Besarnya pyramis mencerminkan pengendalian somatis, dan pedunculi cerebri, yang menghubungkan cortex dengan medulla spinalis dan juga mengandung serabut-serabut palliopontocerebellar, memperlihatkan koordinasi yang sangat tinggi.

Kemahiran tangan tercermin dalam besarnya ukuran cuneus dibandingkan dengan clava. Berlainan dengan pada primat arboreal yang lain area vestibularisnya tidak begitu luas. Pemindahan fungsi-fungsi penglihatan dan pendengaran ke cortex cerebri mengakibatkan mengecilnya colliculi mesencephalon.

Pons. Pons pada wauwau lebih nyata daripada *Macaca* atau *Papio*, dan menandakan meningkatnya kompleksitas kegiatan-kegiatan trampil. *Pongo* dan *Pan* juga mempunyai pons yang agak besar dan menonjol. Pada *Gorilla* ia lebih mendekati keadaan pada manusia. Manusia yang memiliki kisaran gerakan-gerakan trampil yang paling luas, juga mempunyai pons yang paling menonjol.

Hal yang paling mengesankan pada otak manusia adalah pembesaran segala bagian untuk keperluan neokinesis. Pembesaran parietal membayangkan asosiasi kinestetis yang tinggi dalam pengendalian gerakan-gerakan. Pembesaran lobus occipitalis menunjukkan pengaturan visual terhadap kegiatan-kegiatan trampil yang rumit. Lobus temporalis yang membesar memperluas daerah pendengaran untuk keperluan yang sama. Akan tetapi yang paling penting adalah pembesaran lobus frontalis, yang perlu untuk perkembangan kepribadian dan pembentukan kemampuan menilai. Proses evolusioner dalam perkembangan lobus frontalis ini dapat digambarkan dengan jelas dengan index planimetricus, yaitu perbandingan antara area frontalis dengan area total cortex cerebri, seperti disingkapkan oleh Tabel 4.

TABEL 4. - Index planimetricus cortex cerebri Primates (dalam %)

Primat	Area Frontal	Area Temporoparietooccipital
<i>Pan</i>	33	67
<i>Gorilla</i>	32	68
<i>Homo sapiens</i>	47	53

STRUKTUR DALAM

Systema pyramidalis

Systema pyramidalis memperlihatkan derajat pengendalian sukarela, oleh karena ia menghubungkan daerah motoris pada cortex cerebri dengan segmen-segmen yang lebih rendah pada axis. Ia merupakan ciri-ciri khas mammalia yang mengalami perkembangan yang menyolok dalam ordo Primates.

Pengaruh pyramis terutama terhadap otot-otot anggota, dan oleh karena sedikit perubahan yang terjadi dalam differensiasi anggota belakang, variasi pyramis erat hubungannya dengan anggota muka. Dalam membandingkan luasnya struktur tersebut kita pergunakan konsep koefisien planimetris, yaitu perbandingan area tertentu dengan sisa penampang lintang medulla oblongata. Koefisien-koefisien systema pyramidalis pada primat-primat yang diperbincangkan di sini dikemukakan dalam Tabel berikut.

TABEL 5. - Koefisien planimetris systema pyramidalis Primates

Primat	Koefisien Planimetris
<i>Hylabates</i>	0,138
<i>Pongo</i>	0,160
<i>Pan</i>	0,172
<i>Gorilla</i>	0,161
<i>Homo sapiens</i>	0,183

Sangat tidak terduga bahwa wauwau mempunyai koefisien yang lebih kecil daripada *Macaca* atau *Papio*, yang nilainya berturut-turut adalah 0,146 dan 0,143. Kenyataan ini menyingkapkan inferioritas wauwau dalam spesialisasi anggota. Seperti kita ketahui anggota belakangnya pendek dan tidak sesuai untuk lokomosi terrestrial, sedangkan anggota mukanya sangat terspesialisasi untuk kehidupan arboreal; lengan bawahnya yang relatif lebih panjang tidak memenuhi syarat-syarat untuk kegiatan-kegiatan trampil yang lain, dan demikian pula tangannya.

Hal yang tidak terduga yang kedua ialah nilai pada *Pan* yang lebih tinggi daripada *Gorilla*, yang berarti bahwa yang terdahulu memiliki kisaran neokinesis yang lebih lebar. Akan tetapi harus kita perhatikan pula besarnya yang belakangan yang membatasinya dalam kegiatan-kegiatannya.

Pada manusia systema pyramidalis mencapai proporsi yang tertinggi. Harus kita ingat bahwa sedikit saja pertambahan koefisien planimetris sudah mempunyai makna evolusioner, oleh karena systema pyramidalis memperlihatkan kecenderungan untuk kondensasi. Mungkin saja ia hanya membesar sedikit, sedangkan cortex hemispherii membesar banyak.

Nucleus olivarius inferior

Nucleus olivaris erat hubungannya dengan pengaturan gerakan-gerakan trampil yang dipelajari, yang pelaksanaannya memerlukan pengawasan mata. Untuk melakukan koordinasi ini bantuan otot-otot kepala mutlak diperlukan, dan selanjutnya kepala memerlukan bantuan dari otot-otot tubuh dan anggota belakang. Gerakan-gerakan yang kompleks ini diintegrasikan oleh cerebellum, dengan mana corpora olivares mempunyai hubungan yang akrab. Dengan demikian oliva inferior berhubungan dalam fungsinya dengan pengendalian gerakan-gerakan mata, tangan dan kepala yang serentak. Tabel 6 menggambarkan pembesaran evolusioner oliva inferior.

TABEL 6. - Koefisien planimetris oliva inferior Primates.

Primat	Koefisien Planimetris
<i>Hylobates</i>	0,155
<i>Pongo</i>	0,172
<i>Pan</i>	0,174
<i>Gorilla</i>	0,186
<i>Homo sapiens</i>	0,226

Nucleus olivaris inferior wauwau cukup menonjol, yang menandakan bahwa derajat pengaturan kegiatan-kegiatan trampilnya relatif tinggi. Akan tetapi seperti kita ketahui *Hylobates* lebih rendah daripada *Macaca* ataupun *Papio* dalam differensiasi tangan. Tetapi brakiasi menuntut koordinasi mata, kepala dan tangan yang tepat, dan hal ini dicerminkan dalam koefisien wauwau yang lebih tinggi dibandingkan dengan *Macaca* dan *Papio*, yang berturut-turut nilainya 0,128 dan 0,125.

Mawas jauh lebih superior daripada wauwau; oliva inferiornya besar sekali, tetapi dalam ketegasan batasnya dan konvolusinya kemajuannya tidak menyolok.

Cukup jelas bahwa nucleus olivaris inferior pada gorilla sangat mendekati keadaan pada manusia, baik dalam besarnya, pola konvolusinya, maupun ketegasan batasnya. Koefisiennya jauh lebih besar baik daripada mawas maupun *Pan*. Yang belakangan ini menduduki posisi antara gorilla dan mawas.

Pada manusia nucleus olivaris telah mencapai perkembangan yang tertinggi, baik dalam isi maupun ketegasan bentuk.

Nuclei sensorii dorsales

Nucleus gracilis dan cuneatus berhubungan berturut-turut dengan influx sensoris diskriminatif dari anggota belakang dan bagian bawah tubuh, dan dari anggota muka dan bagian atas tubuh. Seperti kita ketahui neokinesis berdasarkan kinestesis, jadi nuclei sensorii dorsales merupakan petunjuk bagi kisaran kegiatan motoris, terutama pada anggota-anggota tubuh. Dalam Tabel yang berikut ini dapat kita persaksikan variasi kedua nuclei tersebut pada Primates.

TABEL 7. - Koefisien planimetris nuclei sensorii dorsales pada Primates

Primat	Nucleus Gracilis	Nucleus Cuneatus
<i>Hylobates</i>	0,034	0,068
<i>Pongo</i>	0,048	0,093
<i>Pan</i>	0,050	0,073
<i>Gorilla</i>	0,086	0,081
<i>Homo sapiens</i>	0,064	0,100

Pada wauwau koefisien nucleus gracilis paling rendah nilainya, boleh jadi karena kurang berkembangnya anggota belakang. Nucleus cuneatusnya bahkan lebih kecil daripada yang terdapat pada *Macaca* (0,076), yang menunjukkan rendahnya kemahiran tangan dan spesialisasi yang extrem terhadap habitat arboreal.

Gorilla memperlihatkan fluktuasi dalam perkembangan nucleus gracilis, yang diakibatkan oleh adaptasi anggota belakang terhadap lokomosi plantigrad. Koefisiennya sama dengan pada *Papio*.

Adalah menarik hati bahwa besarnya nucleus cuneatus pada mawas melebihi pada *Pan* dan *Gorilla*.

Tabel 7 melukiskan peningkatan impuls afferen sensoris dari anggota muka, jika kita melalui jenjang fylogenetis ke atas. Hanya pada gorilla nucleus gracilis dan cuneatus hampir sama besarnya. Pada manusia nucleus gracilis kira-kira setengahnya nucleus cuneatus.

Nuclei vestibulares

Nuclei ini berhubungan dengan mekanisma keseimbangan. Bagaimana variasinya pada anthropoid tinggi dan manusia diperlihatkan oleh Tabel 8.

TABEL 8. - Koefisien planimetris nuclei vestibulares pada Primates

Primat	Nucleus Vestibularis Lateralis	Area Vestibularis Total
<i>Hylobates</i>	0,085	0,177
<i>Pongo</i>	0,054	0,109
<i>Pan</i>	0,077	0,157
<i>Gorilla</i>	0,072	0,142
<i>Homo sapiens</i>	0,065	0,140

Brakiasi membutuhkan mekanisma keseimbangan yang tinggi, oleh karena itu tidak mengherankan kalau wauwau mempunyai nucleus vestibularis lateralis yang bahkan lebih besar daripada *Macaca* (0,075). Pada mawas ia jauh lebih kecil daripada *Pan* maupun *Gorilla*; hal ini di satu pihak dapat diterangkan oleh tidak adanya kecenderungan untuk lokomosi terrestrial, dan di pihak lain oleh kurangnya spesialisasi untuk lokomosi arboreal. Pada *Pan*, *Gorilla* dan *Homo sapiens* pemeliharaan keseimbangan

tubuh diperlukan untuk lokomosi di tanah dan untuk bersikap tegak. Faktor-faktor ini menentang penurunan evolusioner ukuran-ukuran umum area vestibularis.

Nuclei cerebellares

Nucleus dentatus mencerminkan fungsi koordinatif otak. Ia merupakan stasion *relay* untuk influx impuls dari cerebellum. Pembesaran yang belakangan ini terjadi bersama-sama dengan pembesaran nucleus dentatus yang sepadan. Seperti pembesaran lobi laterales cerebelli membayangkan derajat koordinasi otot, kita dapat juga menyimpulkan bahwa nucleus dentatus merupakan index kemampuan koordinatif.

Melalui pedunculus cerebellaris superior nucleus dentatus dihubungkan dengan nucleus ruber, yang merupakan stasion *relay* antara cerebellum dan medulla spinalis. Oleh karena itu besarnya nucleus yang belakangan ini dipengaruhi oleh pembesaran yang pertama.

Dalam Tabel berikut disingkapkan perbedaan kuantitatif nuclei cerebellaris pada Primates, yang menunjukkan makna evolusioner struktur tersebut.

TABEL 9. - Koefisien planimetris nucleus dentatus dan ruber pada Primates

Primat	Nucleus Dentatus	Nucleus Ruber
<i>Hylobates</i>	0,134	0,051
<i>Pongo</i>	0,160	0,087
<i>Pan</i>	0,136	0,086
<i>Gorilla</i>	0,152	0,096
<i>Homo sapiens</i>	0,176	0,128

Wauwau mempunyai koefisien yang lebih kecil daripada *Macaca* atau *Papio*. Mawas lebih beruntung daripada *Pan* dan *Gorilla*, tetapi struktur tersebut pada hewan ini kabur batasnya seperti pada primat rendah. Di samping itu lobi lateralesnya tidak begitu membesar seperti yang kita dapati pada anthropoid tinggi.

Nucleus dentatus pada otak *Pan* lebih nyata dan kaya konvolusi, tetapi masih lebih primitif daripada *Gorilla*. Pada yang belakangan ini nucleus ruber luar biasa besar dan paling tegas batasnya.

Nuclei pontes

Pons membayangkan derajat perkembangan tindakan-tindakan trampil, terutama kegiatan-kegiatan tangan. Ia menerima serabut-serabut dari cortex, oleh karena itu dari besarnya dapat kita perkirakan jauhnya perkembangan cortex. Koefisien planimetris nuclei pontes pada kera-kera anthropoid dan manusia dikemukakan dalam Tabel 10 untuk memperlihatkan proses evolusioner yang dialami pons sebagai index kecerdasan.

TABEL 10. - Koefisien planimetris nuclei pontes pada Primates

Primat	Koefisien Planimetris
<i>Hylobates</i>	0,200
<i>Pongo</i>	0,300
<i>Pan</i>	0,400
<i>Gorilla</i>	0,480
<i>Homo sapiens</i>	0,550

Dari sudut nuclei pontes wauwau lebih maju daripada *Macaca* (0,155). Hal ini bertentangan dengan keadaan nucleus cuneatusnya, yang lebih kecil pada wauwau daripada *Macaca*. Tilney menjelaskan hal yang bertentangan ini sebagai berikut:

It is difficult to reconcile this apparent discrepancy, since the macacus, by reason of the structural differentiation in its hand, its mode of life in the trees, its general reaction within its habitat seems to possess a wider range of motor differentiation. It may be that the Gibbon is equally endowed in these respects. Being a more or less reclusive animal concerning whose behavior in the free state less is known than the macacus, it is impossible to say at present that its manual performances are actually inferior to those of the macaque. The figures do not indicate such a condition. Yet it is possible that because of the rather low degree of differentiation in the lower limbs and feet, much more responsibility is imposed upon the forelimbs and hand. This, at least, would explain why the pontile nuclei are large in the gibbon. The division of labor between the hands and the feet in the macacus and baboon is nearly equal; in the gibbon there is a marked inequality which gives the forelimbs and the hands over-emphasis in their motor responsibility.

Tabel tadi menyingkapkan bukti yang mengagumkan tentang proses evolusi; derajat pembesarannya sangat meyakinkan.

Colliculi mesencephalon

Asal mulanya mesencephalon berhubungan dengan fungsi penglihatan dan pendengaran. Akan tetapi lambat-laun fungsi ini diserahkan kepada pusat-pusat otak yang lebih tinggi melalui proses telenkefalisasi. Berapa jauh dan tinggi proses ini pada primat tinggi digambarkan oleh Tabel berikut.

TABEL 11. - Koefisien planimetris colliculi mesencephalon Primates

Primat	Colliculi Inferiores	Colliculi Superiores
<i>Hylobates</i>	0,130	0,132
<i>Pongo</i>	0,131	0,124
<i>Pan</i>	0,132	0,125
<i>Gorilla</i>	0,111	0,140
<i>Homo sapiens</i>	0,070	0,104

Koefisien colliculi inferiores menunjukkan evolusi progressif indera pendengar. Wauwau mempunyai nilai yang lebih rendah daripada *Macaca* (0,150), menunjukkan perkembangan area asosiasi. Di antara ketiga anthropoid rendah kita lihat hanya sedikit perbedaan. Mulai dengan gorilla merosotnya colliculi ini sangat menyolok, dan pada manusia jelas sekali bahwa pendengaran sangat penting untuk kegiatan-kegiatannya.

Koeffisien colliculi superiores yang terus menurun menandakan penyerahan berangsur-angsur fungsi penglihatan dari mesencephalon kepada pusat-pusat lebih tinggi di cortex, tetapi tidak begitu menyolok seperti halnya dengan colliculi inferiores. Gorilla menampakkan kemunduran yang penting. Menurut Tilney hal ini disebabkan oleh penglihatannya yang terbatas dalam semak-belukar yang mengelilingi hewan tersebut. *Pongo* dan *Pan*, yang mempunyai koeffisien yang lebih kecil, hidup di pohon-pohon dan penglihatannya tidak terganggu. Adalah menarik hati bahwa besar colliculi superiores gorilla sama dengan pada lemur. Pada manusia, yang kegiatan-kegiatan trampilnya sangat tergantung pada penglihatan, kita dapati colliculi yang terkecil.

Decussatio oculomotorii

Struktur ini mempunyai hubungan yang akrab dengan stereoskopi atau penglihatan binokular, yang memperluas kisaran kegiatan-kegiatan tangan trampil yang dipelajari. Dalam membandingkan area decussatio oculomotorii kita pakai koeffisien longitudinal, yaitu perbandingan panjang decussatio terhadap panjang total penampang lintang truncus cerebri pada tingkat tersebut.

TABEL 12. - Koeffisien longitudinal decussatio oculomotorii Primates

Primat	Koeffisien Longitudinal
<i>Hylobates</i>	0,660
<i>Pongo</i>	0,710
<i>Pan</i>	0,860
<i>Gorilla</i>	0,880
<i>Homo sapiens</i>	0,900

Tabel 12 mengutarakan spesialisasi progressif penglihatan jika kita mendaki jenjang fylogenetis. Mawas dan wauwau mempunyai nilai yang lebih kecil daripada *Papio* (0,790), yang hidup di lapangan terbuka dan memerlukan penyesuaian terhadap jarak yang berbeda-beda. Gorilla mempunyai banyak hubungan internuklear dan sangat mendekati keadaan pada manusia.

RINGKASAN

Otak adalah rekaman evolusi yang terbaik, karena ia merupakan alat pengintegrasi dalam tubuh hewan. Dari bentuk luar otak beberapa struktur dan ciri-ciri mempunyai makna evolusioner, yang akan kita ringkaskan sebagai berikut:

1. index prosencephalon. Ia memperlihatkan pertambahan yang tetap dan berangsur-angsur dari wauwau ke manusia, baik menurut isi maupun berat. Index tersebut menunjukkan derajat kemahiran tangan.

2. index diametricus. Makin bertambah dari wauwau ke *Pan* karena merosotnya rhinencephalon, pembesaran daerah parietal dan kelambatan dalam perkembangan lobus frontalis. Kurangnya kecenderungan untuk brakykefalasi pada gorilla dan manusia disebabkan oleh pembesaran lobus frontalis yang menyolok.
3. sulci cerebri. Pola sulci semakin kompleks dan jelas. Pada wauwau fissurasi yang terjelas terdapat di daerah parietotemporal; pada mawas pola di daerah occipital dan frontal mulai bertambah rumit dan mencapai puncaknya pada manusia. Mulai dari mawas sulcus centralis lebih jelas dan sulcus lateralis cerebri lebih horizontal. Pada manusia sulcus ini hampir horizontal dan sulcus simiarum lenyap.
4. lobi cerebri. Cerebrum makin lama makin lebih kuadrilobuler bentuknya dan pembesaran lobus frontalis semakin menyolok.
5. pola konvolusi. Bertambah kompleksitasnya karena bertambahnya sel-sel otak. Lobus frontalis mempunyai pola terkaya pada manusia.
6. concavitas orbitalis dan segi interorbital. Yang disebut pertama semakin kurang nyata, disebabkan oleh pembesaran hemispherium cerebri. Pada gorilla berkurangnya nyata sekali. Demikian pula halnya dengan segi interorbital yang kurang nyata pada *Pan* dan lenyap seluruhnya pada manusia.
7. concavitas cerebellaris dan pembesaran cerebellum. Concavitas cerebellaris, yang masih nyata pada *Pongo* dan *Pan*, mulai tak nyata pada gorilla dan hampir sama sekali lenyap pada manusia. Pada kera-kera anthropoid permukaan tentorial cerebellum memperlihatkan kecenderungan untuk kehilangan cristanya dan vallicula menjadi lebih nyata, sedangkan vermis relatif menjadi lebih kecil. Pada *Homo sapiens* permukaan tentorialnya hampir datar, valliculanya makin dalam dan vermis inferiorinya sangat tidak nyata.
8. truncus cerebri. Pyramis, pons dan pedunculi cerebri mengalami pembesaran yang menyolok, terutama karena differensiasi tangan. Clava dan cuneus memperlihatkan pembesaran yang berangsur-angsur dan hubungan yang berubah; clava mengecil dibandingkan dengan cuneus.
9. perkembangan indera. Kita saksikan mengecilnya rhinencephalon dan colliculi mesencephalon, serta pembesaran cortex cerebri, berturut-turut akibat mundurnya indera pembau serta pemindahan fungsi penglihatan dan pendengaran ke tingkat yang lebih tinggi.

Tentang perubahan-perubahan evolusioner dalam struktur dalam otak dapat kita tarik kesimpulan-kesimpulan berikut:

1. nuclei vestibulares. Struktur-struktur ini menunjukkan fluktuasi tertentu. Kecenderungan untuk mereduksi ditentang oleh munculnya sikap tegak yang memerlukan faktor-faktor keseimbangan yang baru
2. nuclei sensorii dorsales. Nucleus gracilis membesar dengan tetap, dan sebaliknya dengan nucleus cuneatus. Sebab perubahan-perubahan ini ialah bertambah pentingnya anggota muka dalam neokinesis.

3. *systema pyramidalis*. Berangsur-angsur bertambah besar, tetapi terganggu pada *Pan* yang menunjukkan kemajuan yang menyolok.
4. *nuclei pontes*. Ini adalah indikator proses evolusi yang paling menentukan pada *truncus cerebri*. Pbesarannya yang progressif cukup dramatis; perbedaan koefisien planimetris antara wauwau dan manusia adalah 0,350. Kita lihat pembesaran yang sama pada pedunculi cerebri.
5. *nucleus dentatus*. Tidak ada struktur lain pada otak yang lebih peka terhadap pengaruh adaptasi evolusioner daripada *nucleus* ini. Mulai dari wauwau ia memperlihatkan pola konvolusi yang tegas, yang berangsur-angsur bertambah rumit pada primat tinggi. *Pan* dan *Gorilla* menampakkan fluktuasi dalam pertambahan volumetris. Pembesaran yang sama terlihat pada *lobi laterales cerebelli*.
6. *nucleus ruber*. Membesar dengan tetap dari wauwau ke manusia. *Pedunculus cerebellaris superior*, yang menghubungkan *nucleus* ini dengan *nucleus dentatus*, juga menampakkan pembesaran progressif.
7. *nucleus olivaris inferior*. Sesudah *nuclei pontes*, struktur ini merupakan bukti penting kedua tentang evolusi pada *truncus cerebri*. Ia menunjukkan kemajuan dalam perkembangan neokinetis.
8. *colliculi mesencephalon*. Pengecilan progressif tidak begitu menyolok pada *colliculi superiores* seperti pada *colliculi inferiores*; hal ini menandakan proses telenkefalisasi.
9. *decussatio oculomotorii*. Adaptasi evolusionernya hebat sekali; perbedaan dalam koefisien longitudinalnya antara wauwau dan manusia adalah 0,240, menyingkapkan perbedaan derajat penglihatan stereoskopis.

Secara keseluruhan bentuk luar dan struktur dalam memberi bukti tentang evolusi otak Primates, terutama sekali struktur-struktur yang ada hubungannya dengan neokinesis.

KEPUSTAKAAN

- Boule, Marcellin, & Vallois, Henri V. 1957 *Fossil Men*. Dryden Press, New York.
- Colbert, Edwin H. 1955 *Evolution of the Vertebrates*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Le Gros Clark, W. E. 1955 *The Fossil Evidence for Human Evolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Tilney, Frederick 1928 *The Brain from Ape to Man*, vol. 1-2. Paul B. Hoeber Inc., New York.
- Weidenreich, Franz 1948 The human brain in the light of its phylogenetic development. *Scient. Mo.*, 67:103-109.