

BERKALA ILMU KEDOKTERAN GADJAH MADA

(Gadjah Mada Journal of the Medical Sciences)

Diterbitkan oleh Fakultas Kedokteran Universitas Gadjah Mada

Jilid VII

Mar 1975

Nomor 1

EVOLUSI OTAK PRIMATES¹⁾

Oleh: T. Jacob

Seksi Anthropologi Ragawi Fakultas Kedokteran Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta

I

PENGANTAR

Otak adalah organ pengintegrasikan dalam tubuh hewan. Ia mempengaruhi segala system yang lain dan mengkoordinasi segala tindakan. Ia memproyeksi segala impuls intern, dan menerima serta menafsirkan segala stimuli extern. Oleh karena itu pastilah otak merupakan rekaman evolusi hewan yang terlengkap. Secara theoretis tidak mungkin ada perubahan adaptif dalam perilaku hewan yang tidak mempengaruhi struktur otaknya.

Dalam menguraikan perubahan-perubahan yang kompleks dalam otak Primates pertama-tama akan dibahas bentuk luarnya, kemudian diteruskan dengan struktur dalamnya. Tiap-tiap bagian yang mengandung makna evolusioner akan ditinjau mulai dari *Lemur* hingga *Macaca*. *Lemur mongoz* dipilih sebagai wakil Lemuridae, *Tarsius spectrum* untuk Tarsiidae, *Callithrix jacchus* dan *Alouatta seniculus* untuk Platyrrhini, serta *Papio cynocephalus* dan *Macaca mulatta* untuk Catarrhini.

Dalam karyanya yang besar *The Brain from Ape to Man*, yang menjadi sumber laporan ini, Frederick Tilney menggolongkan primat-primat ini ke dalam 2 golongan, yaitu primat rendah dan primat tengah, karena adanya persamaan-persamaan tertentu dalam otak tiap-tiap golongan. Dia memasukkan lemur, tarsius, *Callithrix* dan *Alouatta* ke dalam primat rendah, serta *Papio*, *Macaca* dan satu kera anthropoid, wauwau, ke dalam primat tengah. Dalam laporan ini dipakai klasifikasi fylogenetis yang umum dipakai (Tilney, 1928:21-2, 287-8). Oleh karena itu wauwau tidak dicakup, dan akan diperbincangkan dalam Bagian II bersama dengan kera anthropoid yang lain.

1) Laporan ini dibuat di Universitas Arizona, Tucson, Arizona, dalam tahun 1957 berdasarkan Tilney (1928). Karya klasik Tilney ini diharapkan dapat bermanfaat, walaupun dalam decadam terakhir banyak sekali karya tentang otak Primates dan evolusi otak.

BENTUK LUAR

Perkembangan cortex cerebri merupakan peristiwa besar dalam evolusi. Le Gros Clark (1957: 178-9) menyatakan bahwa:

the whole evolutionary history of the Primates has been marked by one special feature which obtrudes itself very forcibly on the attention, and that is the progressive expansion and elaboration of the brain.

Pembesaran otak itu terutama disebabkan oleh perkembangan cortex. Perkembangan ini berhubungan dengan kehidupan arboreal yang menuntut lebih banyak pengendalian dan koordinasi gerakan. Kedua Tabel berikut memperlihatkan ukuran-ukuran otak Primates.

TABEL 1. - Ukuran dan indices otak Primates

Primat	Panjang Otak (mm)	Lebar Otak (mm)	Index Diametricus	Isi Otak (cc)
<i>Lemur</i>	45	32,5	72	17
<i>Tarsius</i>	21	20	95	—
<i>Callithrix</i>	31	23	74	6
<i>Alouatta</i>	52	40	77	24,5
<i>Papio</i>	90	70	77	125
<i>Macaca</i>	78	67	86	120

TABEL 2. - Berat otak Primates (dalam g)

Primat	Total	Prosencephalon	Mesencephalon	Rhombencephalon
<i>Lemur</i>	18	14,5	1	2,5
<i>Tarsius</i>	—	—	—	—
<i>Callithrix</i>	6,2	4,75	0,25	1,2
<i>Alouatta</i>	24,5	20	1	3,5
<i>Papio</i>	127,7	100,0	2,2	16,5
<i>Macaca</i>	126	109	2	15

Kedua Tabel itu menggambarkan perkembangan ukuran-ukuran otak yang progressif. *Callithrix* menunjukkan fluktuasi, tetapi harus kita ingat akan kecilnya tubuh hewan tersebut.

Dengan pertumbuhan cortex cerebri pusat-pusat motoris dan sensoris berangsur-angsur dialihkan dari truncus cerebri ke struktur yang baru ini; dengan demikian kegiatan-kegiatan primat tinggi lebih terkendali, terasosiasi dan terkoordinasi.

Index diametricus, yaitu ratio lebar terhadap panjang otak, menunjukkan bahwa pembesaran transversallah yang dominan. Kecenderungan ke arah brakykefalisis ini disebabkan oleh mekarnya cortex cerebri dan reduksi archipallium. Panjang dan lebar otak *Tarsius* yang diberikan oleh

Tilney menimbulkan keragu-raguan, karena hewan tersebut mempunyai bulbus olfactorius yang menyerupai keadaan pada reptil dan cortexnya sangat primitif.

Sangat penting adalah index prosencephalon, yaitu ratio isi atau berat prosencephalon terhadap isi atau berat seluruh otak. Index isi dan berat ini bersamaan, seperti dilukiskan oleh Tabel berikut.

TABEL 3. - Index prosencephalicus Primates (dalam %)

Primat	Index Isi	Index Berat
<i>Lemur</i>	81	81
<i>Tarsius</i>	—	—
<i>Callithrix</i>	80,5 (83?)	80,5 (83?)
<i>Alouatta</i>	81,6	81,6
<i>Papio</i>	83,0	83,0
<i>Macaca</i>	83	84

Anggota-anggota classis Mammalia yang lain mempunyai index prosencephalon lebih kecil dari 80. Anjing, kuda dan lembu indexnya 80; hewan-hewan ini termasuk golongan submanual. Index hewan-hewan yang mempunyai cakar dan kuku berada antara 60 dan 80, sedangkan index hewan-hewan yang mempunyai sayap, sirip atau kayuh lebih kecil dari 60. Index semua primat yang mempunyai jari dan kuku pada anggota mukanya, yang merupakan taraf akhir perkembangan tangan, lebih besar dari 80. Primates dengan demikian membentuk golongan manual. Dengan lengannya yang telah mengkhusus hewan-hewan ini mempunyai kemampuan besar untuk menyesuaikan dirinya terhadap tantangan lingkungan. Pada *Callithrix* dan *Lemur* index prosencephalonnya sedikit lebih besar daripada hewan-hewan yang mempunyai kuku dan cakar, yang menandakan bahwa adaptasi lengannya masih rendah. (Tilney (1928:157, 942) mengemukakan 2 bilangan, 80,5 dan 83, sebagai index prosencephalon *Callithrix* tanpa memberi keterangan lebih lanjut.)

Hemispherium

Di samping bertambahnya ukuran hemispherium seperti yang telah diuraikan tadi waktu membicarakan cortex cerebri, fissurasi merupakan ciri-ciri yang khas pada otak primat. Proses ini disebabkan oleh karena penambahan permukaan otak dan tebalnya cortex. Oleh karena itu dalam mengamati otak jenis gyrenkefal seperti yang terdapat pada primat harus kita perhatikan tidak hanya penambahan ukuran cortexnya saja, tetapi juga fissurasi hemispheriumnya. Tabel 4 memperlihatkan jenis-jenis otak Primates.

TABEL 4. -- Typus hemispherium dan angulasi sulcus cerebri lateralis pada otak Primates

Primat,	Hemispherium	Angulasi Sulcus Cerebri Lateralis
<i>Lemur</i>	gyrenkefal	55°-60°
<i>Tarsius</i>	lissenkefal	—
<i>Callithrix</i>	lissenkefal	50°
<i>Alouatta</i>	gyrenkefal	45°
<i>Papio</i>	gyrenkefal	lebih kecil
<i>Macaca</i>	gyrenkefal	lebih kecil

Cortex cerebri *Lemur* adalah gyrenkefal, yang karakteristik pada primat, tetapi struktur fissurasinya sederhana sekali. Berlainan dari anggota yang lebih tinggi dalam ordo itu sulci utama berkumpul sekitar sulcus cerebri lateralis. Sudut yang dibentuk oleh sulcus tersebut dan garis dasar otak adalah antara 55° dan 60°. Sulcus simiarum tidak ada, oleh karena itu lobus occipitalisnya sangat primitif; ia hanya tampak dari sisi mesial. Semua ini membenarkan kedudukan lemur di antara mammalia rendah dan monyet.

Cerebellumnya tidak diliputi oleh hemispherium cerebri. Lobasinya sangat sederhana, sangat kabur terutama di lobus occipitalis; hanya batas antara lobus temporalis dan parietalis yang jelas. Lobus temporalisnya kelihatan sedikit lebih maju daripada tingkat mammalia rendah dengan tidak adanya sulcus rhinalis, sedangkan ujung lobus tersebut lebih menonjol ke bawah. Yang jelas adalah concavitas orbitalisnya dan bulbus olfactoriusnya cukup besar.

Berbeda dari primat lain, kecuali *Callithrix*, hemispherium cerebri *Tarsius* lissenkefal; lobasinya sangat sederhana dan hanya sulcus cerebri lateralis yang kelihatan nyata. Bulbus olfactoriusnya sangat menonjol ke muka, sehingga menyerupai keadaan pada reptilia. Sebaliknya cara polus occipitalis otaknya menutup tentorium cerebelli tidak berbeda dengan pada monyet. Dalam hal ini *Tarsius* lebih maju dari pada lemur.

Seperti *Tarsius* otak *Callithrix* lissenkefal. Tetapi sulcus cerebri lateralis nyata sekali dan membentuk sudut kira-kira 50° dengan garis dasar otak. Oleh karena itu ciri-cirinya yang primitif diperkirakan disebabkan oleh proses retrograd, sedangkan pada *Tarsius* keadaan yang primitif yang masih terpelihara.

Lobasinya rudimenter; sulci parietales tidak ada dan sulci lain tidak nyata. Sebaliknya cerebellumnya seluruhnya tertutup oleh kutub otak. Pada sisi orbital otak terlihat concavitas orbitalis yang nyata. Bulbus olfactoriusnya masih besar, tetapi tidak begitu menyolok seperti pada lemur.

Pada otak *Alouatta* yang gyrenkefal sulci pada lobus frontalisnya relatif sedikit dibandingkan dengan pada lobi yang lain. Beberapa sulci terputus-putus atau kecil. Sulcus centralis dan sulcus simiarumnya nyata. Sudut antara sulcus cerebri lateralis dan garis dasar otak adalah 45°, sehingga mendekati garis horizontal.

Lobinya berkembang lebih baik, termasuk lobus occipitalis. Malahan pada *Alouatta* kita lihat untuk pertama kali otak yang kuadrilobular. Dengan demikian dasar-dasar untuk otak hominoid telah sempurna; perkembangan yang belum tercapai hanyalah pembesaran daerah frontal dan occipital.

Concavitas orbitalisnya nyata benar, sedangkan bulbus olfactoriusnya bertambah kecil. Hemispheria cerebellinya yang membesar dan lobus occipitalisnya menyebabkan concavitas occipitalis makin nyata. Hal yang penting ialah mengecilnya radix lateralis tractus olfactoriusnya; ini menunjukkan mulai timbulnya pusat asosiasi olfaktoris.

Pada *Papio* otaknya gyrenkefal dan terlobasi dengan jelas. Sulcus centralisnya kelihatan paradoxal: ia menyilang fissura longitudinalis cerebri dengan sudut yang lebih kecil dari pada 90° seperti pada mammalia rendah, tetapi agak miring ke muka seperti pada primat tinggi. Concavitas orbitalisnya nyata dan sulcus cerebri lateralis lebih cenderung untuk horizontal dari pada primat yang sudah dibicarakan. Untuk pertama kali dalam evolusi Primates lobus occipitalis dan parietalis terpisah sama sekali oleh sulcus simiarum yang nyata. Seperti pada primat lain concavitas orbitalisnya nyata juga.

Perbedaan pokok antara cortex *Macaca* dan *Papio* ialah yang disebut pertama lebih kaya konvolusi, sehingga lebih banyak mengandung substantia grisea untuk fungsi otak yang lebih efisien.

Yang teramat penting dalam proses evolusi ialah perkembangan lobus frontalis, tempat akal budi. Tabel yang berikut memperlihatkan perkembangan daerah frontal dengan index planimetricus, yaitu ratio area tersebut dengan area cortex seluruhnya.

TABEL 5. - Indices planimetrici cortex

Primat	Area Frontal (%)	Area Temporoparietooccipital (%)
<i>Lemur</i>	23	77
<i>Callithrix</i>	31	69
<i>Papio</i>	31	69

Pentingnya concavitas orbitalis berhubungan erat dengan perkembangan lobus frontalis. Makin berkembang hemispherium, makin kurang nyata area tersebut. Pada *Papio* dan *Macaca* ia kurang jelas dari pada primat rendah.

Mengecilnya rhinencephalon berarti berkurangnya fungsi olfaktoris, yang sangat penting pada hewan-hewan rendah sebagai mekanisme penyelamatan diri. Hal ini diganti oleh indera-indera lain dan oleh perkembangan lobus frontalis pada primat tinggi.

Sudut antara nervi optici bertambah besar sejak dari lemur disebabkan oleh bertambahnya jarak interokular karena pembesaran cranium.

Cerebellum

Perkembangan tangan yang sederhana terbayang dalam kecilnya hemispheria cerebelli lemur. Valleculanya tidak berkembang.

Pada *Tarsius* kita lihat kecenderungan pembesaran ke lateral. Sudut antara sisi tentorial dan axis truncus cerebri adalah 70°. Berbeda dengan kecenderungan primitif ini, flocculus dan paraflocculusnya berkembang dengan baik. Berlainan dengan pada primat tinggi, sisi occipitalnya masih vertikal dan ini menyebabkan tersingkapnya uvula dan nodulus.

Hemispheria *Callithrix* sedikit sekali berkembang, menunjukkan terbatasnya kemampuan hewan tersebut dalam menjalankan tindakan-tindakan trampil dengan sukarela. Vermis merupakan sepertiga dari cerebellum.

Perkembangan cerebellum ke lateral yang penting terdapat pada *Alouatta*. Vermis hanya seperenam dari permukaan occipital. Hal yang penting pula ialah flocculusnya yang paling besar dalam ordo Primates. Karena hal yang sama terdapat pula pada *Ateles*, maka diperkirakan ada hubungannya dengan terjadinya ekor yang prehensil, yang memerlukan lebih banyak fungsi koordinatif.

Vermis *Papio* relatif lebih besar, sedangkan cerebellum *Macaca* ditandai oleh sisi tentorial yang bilateral lebih konvex dari pada primat tinggi. Pada keduanya hemispheria lebih berkembang.

Truncus cerebri

Medulla oblongata. Ke arah ujung kaudalnya pyramis *Lemur* yang kecil itu semakin tidak nyata; nuclei olivares inferioresnya juga kecil sekali. Hal yang pertama menunjukkan tidak adanya pengendalian gerakan-gerakan sukarela, karena pyramis mengandung serabut-serabut yang menghubungkan cortex motoris dengan medulla spinalis. Oliva yang tidak berarti itu mencerminkan rendahnya koordinasi tindakan-tindakan trampil dan rendahnya organisasi pengendalian reflex gerakan-gerakan simultan mata, kepala dan tangan.

Pada *Tarsius* pyramis dan oliva juga relatif kecil, yang menunjukkan bahwa fungsi neokinetisnya tidak lebih maju dari pada lemur.

Alouatta memperlihatkan keadaan evolusi yang meningkat. Pyramisnya lebih besar dari pada primat rendah; olivanya juga kecil.

Seperti yang kita duga, pyramis dan oliva *Papio* lebih maju dari pada primat sebelumnya dan *Macaca*. Organisasi yang lebih tinggi dalam pengendalian sukarela gerakan-gerakan dan pengendalian reflex gerakan-gerakan mata, kepala dan tangan serta tindakan-tindakan trampil terlihat nyata dalam kedua struktur tadi.

Cuneus pada sisi dorsal medulla oblongata membayangkan sensibilitas anggota atas dan badan atas, sedangkan clava ada hubungannya dengan transmisi rangsang afferen dari anggota bawah dan badan bawah.

Anggota muka lemur belum berkembang untuk fungsi lain selain lokomosi, oleh karena itu tidak mengherankan kalau hewan tersebut mem-

punyai cuneus yang kecil. Clavanya lebih besar sedikit, tetapi bukan karena sensibilitas diskriminatif yang lebih tinggi pada anggota belakangnya, melainkan karena ekornya yang mempunyai fungsi mengemudi dan menjaga keseimbangan.

Tarsius tidak memperlihatkan kemajuan yang menyolok dalam ukuran cuneus dan clavanya. Yang belakangan lebih besar pada *Callithrix*.

Sejak dari *Alouatta* kedua struktur itu makin membesar. Prehensilitas ekor tercermin dengan nyata dalam besarnya clava.

Berbeda dengan cuneusnya yang makin besar, clava tidak bertambah besar pada *Papio*. Hal ini menunjukkan kemajuan dalam kemahiran tangan dan tidak pentingnya ekor. Pada jenjang evolusi yang lebih tinggi *Macaca* memperlihatkan kemajuan dalam differensiasi tangan dengan bertambah besarnya cuneus dibandingkan dengan clava.

Pons. Pons merupakan hubungan corticocerebellar yang diperlukan untuk koordinasi tindakan-tindakan yang dipelajari.

Pada ujung terbawah golongan primat, lemur, ponsnya hanya sedikit menjulang, yang membayangkan terbatasnya kemampuan dalam melakukan tindakan-tindakan trampil.

Tarsius mempunyai pons yang amat kecil, sehingga ia merupakan satu-satunya primat yang mempunyai corpus trapezoideum yang tidak tertutup oleh pons. Bahkan pada *Callithrix* pun struktur ini masih tetap kecil.

Pons *Alouatta* agak besar, yang menunjukkan bahwa ia telah mencapai sedikit kemajuan dalam melakukan tindakan-tindakan trampil. Pons yang lebih besar terdapat pada *Papio*. Perlu ditekankan di sini bahwa ukuran pons berhubungan erat dengan pembesaran neopallium, karena melalui ponslah serabut-serabut palliocerebellar melintas. Lebih luasnya kisaran tindakan-tindakan trampil yang dapat dilakukan oleh *Macaca* tercermin dalam ponsnya yang lebih besar dari pada primat yang telah dibicarakan.

STRUKTUR DALAM

Tractus pyramidalis

Sudah disebutkan di atas bahwa tractus pyramidalis ada hubungannya dengan neokinesis. Ia mempunyai makna evolusioner, karena variasinya menunjukkan derajat perkembangan kemampuan motoris. Pertumbuhan cortex cerebri mengakibatkan perubahan progressif pada pyramis. Tilney (1928:243) menerangkan peristiwa ini sebagai berikut:

... this gradually advancing conquest of the environment through avenues of the senses must find expression in new currents of behavior. It might be expected that the afferent convergence of this sensory influx would require a correspondingly expanded channel in the afferent pyramidal system.

Pengaruh pyramis terhadap otot-otot somatis axial tidak begitu tinggi dibandingkan dengan pengaruhnya terhadap otot-otot anggota. Karena sedikit perubahan yang terjadi dalam differensiasi tungkai dan kaki, maka

adaptasi progressif pyramis pastilah mempunyai korelasi yang erat dengan anggota atas. Untuk memperbandingkan luasnya pyramis Tilney memakai istilah koefisien planimetris, yaitu perbandingan antara area pyramis dengan sisa penampang lintang medulla oblongata. Tabel berikut memperlihatkan variasi pyramis di kalangan Primates.

TABEL 6. - Koefisien planimetris pyramis pada Primates

Primat	Koefisien Planimetris
<i>Lemur</i>	0,110
<i>Tarsius</i>	0,032
<i>Callithrix</i>	0,064
<i>Alouatta</i>	0,137
<i>Papio</i>	0,143
<i>Macaca</i>	0,146

Tabel tersebut menyingkapkan adanya jenjang evolusi. *Macaca* dengan spesialisasi tangannya yang tertinggi mempunyai koefisien yang terbesar. Mulai dari *Alouatta* tangan makin lama makin hominoid sifatnya. Koefisien *Macaca* dan *Papio* hampir sama, menunjukkan adanya kemampuan motoris yang sama pada hewan-hewan tersebut, walaupun *Papio* hidupnya terestrial dan *Macaca* arboreal. Lebih besarnya koefisien itu pada yang belakangan menjelaskan mengapa primat ini lebih adaptabel untuk ketrampilan-ketrampilan baru.

Nucleus olivaris inferior

Fungsi oliva inferior erat sekali hubungannya dengan koordinasi otot-otot somatis. Dalam proses perkembangan tangan evolusi penglihatan tentulah tidak dapat dielakkan. Melakukan tindakan-tindakan trampil yang rumit memerlukan pengawasan mata. Tangan dan mata merupakan suatu satuan manovisual, karena yang disebut belakangan harus mengikuti gerakan-gerakan yang pertama. Untuk menciptakan harmoni ini dibutuhkan bantuan esensial dari otot-otot yang menggerakkan kepala, yang selanjutnya memerlukan sokongan dari otot-otot badan dan anggota belakang. Gerakan-gerakan itu semua diintegrasikan oleh cerebellum. Eratnya hubungan antara fungsi oliva dan cerebellum membenarkan kesimpulan bahwa oliva bertambah besar seraya cerebellum membesar. Oleh karena itu besarnya oliva menunjukkan derajat spesialisasi tangan. Tabel 7 memperlihatkan pembesaran oliva inferior yang progressif.

TABEL 7. - Koefisien planimetris nucleus olivaris inferior pada Primates

Primat	Koefisien Planimetris
<i>Lemur</i>	0,060
<i>Tarsius</i>	0,042
<i>Callithrix</i>	0,038
<i>Alouatta</i>	0,120
<i>Papio</i>	0,125
<i>Macaca</i>	0,128

Pembesaran yang hebat terjadi pada *Alouatta*. Jelas sekali bahwa ketiga primat yang terakhir mempunyai adaptabilitas ketrampilan motoris yang lebih kompleks daripada ketiga primat pertama.

Nuclei sensorii dorsales

Julungan yang disebut clava dan cuneus pada sisi dorsal medulla oblongata disebabkan oleh nucleus gracilis dan cuneatus. Bangunan-bangunan ini ada hubungannya dengan sensibilitas diskriminatif, berturut-turut pada badan bawah dan anggota bawah serta pada badan atas dan anggota atas. Adalah logis bahwa kalau seseorang mempunyai kemampuan sensoris dan proprioceptif yang lebih baik pada suatu bagian tubuh, maka ia dapat mengadaptasi bagian tersebut lebih baik untuk gerakan-gerakan trampil yang lebih tinggi. Dengan singkat, neokinesis berdasarkan kinesthesia. Oleh karena itu derajat perkembangan nuclei sensorii dorsales menunjukkan kisaran kemampuan motoris yang kompleks.

Bagaimana variasi nucleus gracilis dan cuneatus pada Primates terlukis dalam Tabel berikut.

TABEL 8. - Koefisien planimetris nucleus gracilis dan cuneatus pada Primates

Primat	Nucleus Gracilis	Nucleus Cuneatus
<i>Lemur</i>	0,041	0,049
<i>Tarsius</i>	0,026	0,029
<i>Callithrix</i>	0,068	0,043
<i>Alouatta</i>	0,131	0,113
<i>Papio</i>	0,086	0,065
<i>Macaca</i>	0,076	0,086

Tarsius mempunyai koefisien yang terendah untuk kedua nuclei tersebut. Perkembangan ekor sebagai tangan kelima pada *Alouatta* terbayang dalam pembesaran nucleus gracilis yang menyolok. Koefisien planimetrisnya malahan lebih besar dari pada primat lebih tinggi seperti *Papio* dan *Macaca*. Pada kedua hewan ini nucleinya lebih besar dari pada ketiga primat lain yang lebih rendah.

Nucleus cuneatus mengikuti pembesaran nucleus gracilis pada *Alouatta*. Ini menunjukkan spesialisasi anggota muka yang progressif. Rupanya differensiasi ekor membebaskan tangan dari kisaran gerakan-gerakan yang terbatas.

Jika nucleus gracilis lebih besar pada *Papio* dari pada *Macaca*, keadaannya terbalik dengan nucleus cuneatus. Hal ini menandakan bahwa tangan *Macaca* lebih bersifat hominoid, karena tangan *Papio* telah menyesuaikan dirinya dengan lokomosi terrestrial.

Nuclei vestibulares

Nuclei vestibulares ada hubungannya dengan fungsi menjaga keseimbangan tubuh. Sikap fisiologis yang optimal bagi hewan kelihatannya

ialah jika sisi ventralnya berada terdekat dengan tanah. Maka tidaklah sulit untuk memahami bahwa lingkungan arboreal dan terrestrial mempengaruhi mekanisme keseimbangan.

Nuclei vestibulares pada medulla oblongata adalah pusat primer untuk keseimbangan dan menerima rangsang-rangsang afferen dari canales semicirculares, utriculus dan sacculus serta mengandung serabut untuk rangsang-rangsang efferen ke otot-otot somatis.

Tabel 9 menggambarkan evolusi progressif nucleus vestibularis lateralis dan medialis.

TABEL 9. — Koefisien planimetris nuclei vestibulares pada Primates

Primat	Nucleus Vestibularis Lateralis	Nucleus Vestibularis Medialis
<i>Lemur</i>	0,082	0,045
<i>Tarsius</i>	0,180	0,062
<i>Callithrix</i>	0,077	0,060
<i>Alouatta</i>	0,114	0,090
<i>Papio</i>	0,060	0,095
<i>Macaca</i>	0,075	0,087

Perkembangan yang menonjol tampak pada *Tarsius*. Jelaslah bahwa cara lokomosinya lebih tergantung pada mekanisme keseimbangan. Terdapatnya nuclei vestibulares yang besar pada *Alouatta* dapat diterangkan dengan penggunaan ekornya dalam cara Bergeraknya yang arboreal.

Nuclei cerebellares dan nucleus ruber

Ada dua kelompok nuclei cerebellares. Pada vermis terdapat nucleus globosus dan nuclei fastigii, dan pada hemispheria terdapat nucleus dentatus dan nucleus emboliformis. Karena fungsinya dan untuk memudahkan diskusi, nuclei cerebellares ini akan kita sebut kelompok medial dan kelompok lateral. Nuclei laterales erat hubungannya dengan koordinasi otot-otot anggota.

Nuclei laterales. Nucleus dentatus adalah stasion *relay* untuk rangsang masuk dari cerebellum. Pembesaran yang belakangan ini mengakibatkan bertambah besarnya nucleus dentatus. Oleh karena makin tinggi derajat koordinasi otot makin besar pula hemispherium, maka perkembangan pengendalian koordinasi otot akhirnya akan tercermin dalam besarnya nuclei laterales. Dengan demikian nucleus dentatus dapat dianggap index kemampuan koordinasi.

Nucleus tersebut berhubungan dengan nucleus ruber di mesencephalon melalui pedunculus cerebellaris superior. Nucleus yang belakangan ini mengantar impuls melalui axis ke truncus cerebri dan medulla oblongata.

Nuclei mediales. Vermis ada hubungannya dengan pengendalian otot-otot axial. Berbeda dari otot-otot anggota, otot-otot badan memperlihatkan variasi yang lebih kecil dalam jenjang evolusi Primates. Oleh karena itu

nucleus globosus tidak menampakkan kemajuan yang menyolok seperti yang terlihat pada nucleus dentatus.

Perbedaan kuantitatif pada nuclei cerebellares tergambar dengan jelas dalam Tabel berikut.

TABEL 10. - Koefisien planimetris nuclei cerebellares pada Primates

Primat	Nucleus Dentatus	Nucleus Globosus
<i>Lemur</i>	0,110	0,030-0,032
<i>Tarsius</i>	0,059	0,037
<i>Callithrix</i>	0,077	0,050
<i>Alouatta</i>	0,130	0,032
<i>Papio</i>	0,165	0,023
<i>Macaca</i>	0,155	0,014

Perkembangan tangan yang tertinggi terdapat pada *Papio* dan yang terendah pada *Tarsius*. Karena teradaptasi untuk lokomosi baik terrestrial maupun arboreal, maka *Papio* membutuhkan koordinasi otot-otot anggota yang lebih baik. Hal ini menerangkan mengapa koefisiennya malahan lebih tinggi dari pada *Macaca*. Sesuai dengan pembesaran nuclei tersebut, terlihat pula pembesaran cerebellum yang progressif.

Nucleus ruber. Nucleus ruber adalah stasion *relay* antara cerebellum dan medulla oblongata. Ia menerima rangsang afferen dari nucleus dentatus, oleh karena itu besarnya dipengaruhi oleh pembesaran nucleus dentatus dan cerebellum serta oleh derajat koordinasi otot. Pembesaran nucleus ruber yang progressif diperlihatkan oleh Tabel berikut.

TABEL 11. - Koefisien planimetris nucleus ruber pada Primates

Primat	Koefisien Planimetris
<i>Lemur</i>	0,012
<i>Tarsius</i>	0,025-0,034
<i>Callithrix</i>	0,044
<i>Alouatta</i>	0,081
<i>Papio</i>	0,060
<i>Macaca</i>	0,057

Seperti halnya dengan nuclei cerebellares, koefisien yang terendah terdapat pada *Tarsius*, tetapi yang tertinggi didapatkan pada *Alouatta*, bukan pada *Papio*.

Nuclei pontes

Tilney menganggap pons itu index intelligensi, karena ia menunjukkan derajat perkembangan tindakan-tindakan trampil. Ia menerima serabut-serabut dari neopallium, oleh karena itu mekarnya cortex mempengaruhi

besarnya pons. Alhasil dari besarnya pons dapat kita taksir jauhnya perkembangan cortex. Dari sudut ini dapat dibenarkan kesimpulan bahwa pons yang terkecil pastilah terdapat pada hewan-hewan dengan perkembangan anggota yang tersedikit. Seperti akan terlihat dalam Tabel berikut hal ini terdapat pada lemur. Tetapi kita ketahui bahwa tangan *Callithrix* lebih kurang berkembang dari pada *Lemur*, hanya ia mempergunakannya secara lebih hominoid. Lagi-lagi kita temui koefisien planimetris yang tertinggi pada *Papio*.

TABEL 12. - Koefisien planimetris nuclei pontes pada Primates

Primat	Koefisien Planimetris
<i>Lemur</i>	0,055
<i>Tarsius</i>	0,057
<i>Callithrix</i>	0,095
<i>Alouatta</i>	0,103
<i>Papio</i>	0,164
<i>Macaca</i>	0,150

Colliculi mesencephalon

Fungsi asal mesencephalon berhubungan dengan fungsi penglihatan dan pendengaran. Tetapi dalam perjalanan evolusi fungsi-fungsi tersebut lambat-laun diambil alih oleh telencephalon. Dengan perkembangan tangannya hewan makin kurang tergantung pada penglihatan dan pendengaran, dan dengan demikian mesencephalon makin kurang penting dan diganti oleh area asosiasi yang lebih tinggi. Berbeda dengan hewan-hewan tinggi, hewan-hewan rendah perlu memberi reaksi yang segera terhadap rangsang visual atau auditoris untuk perlindungan dirinya.

Colliculus inferior ada hubungannya dengan indera pendengar dan colliculus superior dengan indera pelihat. Daftar perbandingan koefisien planimetris colliculus inferior tercantum dalam Tabel 13.

TABEL 13. - Koefisien planimetris colliculus inferior pada Primates

Primat	Koefisien Planimetris
<i>Lemur</i>	0,223
<i>Tarsius</i>	0,230
<i>Callithrix</i>	0,210
<i>Alouatta</i>	0,182
<i>Papio</i>	0,150
<i>Macaca</i>	0,175

Tabel itu menggambarkan makin berkurangnya arti mesencephalon yang berhubungan dengan fungsi pendengaran dari *Lemur* hingga *Macaca*. *Tarsius* lebih tergantung pada reaksi reflektoris yang segera terhadap rangsang auditoris, sedangkan pendengaran pada *Papio* adalah yang paling diawasi oleh area asosiasi.

Menyusutnya colliculus superior tidak begitu nyata, seperti diperlihatkan oleh Tabel berikut.

TABEL 14. - Koefisien planimetris colliculus superior pada Primates

Primat	Koefisien Planimetris
<i>Lemur</i>	0,140
<i>Tarsius</i>	0,337
<i>Calithrix</i>	0,154
<i>Alouatta</i>	0,161
<i>Papio</i>	0,173
<i>Macaca</i>	0,158

Mesencephalon *Tarsius* masih mempertahankan sedikit fungsi penglihatannya, mungkin karena cara lokomosinya yang khusus. Merosotnya arti colliculus superior tidak begitu jelas dalam Tabel 14, tetapi jika kita perhatikan evolusi mulai dari mammalia rendah hingga *Macaca*, maka akan nyatalah bahwa mesencephalon mengalami perubahan adaptif yang menyolok.

Suatu fluktuasi lagi terdapat pada *Papio*; colliculus yang menyolok dalam primat ini diperkirakan disebabkan oleh karena hidupnya di padang terbuka, tidak terlindung terhadap berbagai bahaya dan memerlukan reaksi pertahanan yang segera dalam perjuangan hidupnya.

Decussatio oculomotorii

Koordinasi fungsional kedua mata dicerminkan oleh commissurae dan serabut-serabut yang menyilang antara nuclei oculomotorii di kedua sisi. Bertambahnya jumlah serabut itu menandakan koordinasi gerakan-gerakan oculomotoris yang lebih baik. Kemajuan koordinasi bilateral mata berarti derajat penglihatan binokular atau stereoskopisnya lebih tinggi.

Penglihatan stereoskopis memperlebar kisaran ketrampilan tangan. Grafton Elliot Smith, menurut kutipan Hooton (1956:141), memberi keterangan yang cukup jelas dalam *Essays on the Evolution of Man*:

... Under the guidance of vision the hands were able to acquire skill in action and incidentally to become the instruments of an increasingly sensitive tactile discrimination, which again reacted upon the control of ocular movements and prepared the way for the acquisition of stereoscopic vision and a fuller understanding of the world and the nature of things and activities in it. For the cultivation of manual dexterity was effected by means of the development of certain cortical mechanisms; and the facility in the performance of skilled movements once acquired was not a monopoly of the hands, but was at the service of all the muscles ...

Untuk memperbandingkan kisaran decussatio oculomotorii di kalangan Primates dipakai koefisien longitudinal, yaitu perbandingan panjang decussatio terhadap panjang total penampang lintang truncus cerebri pada tempat itu. Seperti telah dikatakan lebih dahulu, luasnya interkommunikasi tersebut menunjukkan derajat penglihatan binokular.

TABEL 15. - Koefisien longitudinal decussatio oculomotorii pada Primates

Primat	Koefisien Longitudinal
<i>Lemur</i>	0,160
<i>Tarsius</i>	—
<i>Callithrix</i>	0,380
<i>Alouatta</i>	0,690
<i>Papio</i>	0,790
<i>Macaca</i>	0,710

Pada lemur decussatio itu menempati hanya 16% dari seluruh nucleus. Tilney tidak berhasil mengukur hubungan interokular pada *Tarsius*. Pada *Callithrix* kita lihat permulaan penglihatan stereoskopis. *Alouatta* memperlihatkan perkembangan yang hebat ke arah penglihatan binokular hominoid, dan oleh karena itu ketrampilan tangannya pastilah lebih maju. Komunikasi internuklearnya lebih kaya pada *Papio* dari pada *Macaca*, disebabkan oleh karena yang disebut terdahulu hidupnya di padang terbuka.

KESIMPULAN

Di seluruh ordo Primates kita lihat berbagai perubahan evolusioner dalam perilaku hewan itu yang mengandung makna yang penting. Penyesuaian diri terhadap kehidupan arboreal menghasilkan perkembangan ekor prehensil atau/dan perubahan adaptif tangan dan kaki serta alat-alat indera pelihat. Perubahan ke kehidupan terrestrial membutuhkan penyesuaian kembali mata dan pengaturan keseimbangan. Yang teramat penting adalah sikap orthograd dengan akibat-akibatnya yang bersegi banyak. Pembebasan anggota muka dan lenyapnya ekor meninggalkan bekas-bekas pula pada struktur otak.

Tidaklah cukup hanya menyelidiki bentuk luar otak saja dalam mempelajari evolusi. Tidak dapat dihindari kesimpulan bahwa segala adaptasi progressif yang sudah disebutkan itu melontarkan bayangannya pula pada struktur dalamnya. Tilney (1928:993) malahan menyatakan bahwa «ciri-ciri permukaan ... sering memperdaya» dan bahwa «organisasi intern otak yang halus bahkan dapat membantah kesimpulan yang didasarkan atas penelaahan pada permukaan».

Kehidupan arboreal mengakibatkan terkorbankannya indera pembau dan peluasan indera pelihat. Maka kita lihatlah pengecilan rhinencephalon dan perkembangan lobus occipitalis, bertambah panjangnya decussatio oculomotorii, bertambah kecilnya arti colliculus superior dan membesarnya nucleus olivaris. Akibat yang tidak kurang pentingnya pula adalah prehensilitas dan differensiasi anggota tubuh yang diperlukan dalam kehidupan di pohon. Syarat-syarat ini tercermin dalam pembesaran pyramis, oliva inferior, nuclei sensorii dorsales, nuclei vestibulares, nuclei pontes, nuclei cerebellares dan hubungan interokular, serta merosotnya colliculi mesencephalon. Penglihatan stereoskopis memberi dasar yang baru dan lebih luas bagi kemahiran tangan, dan gerakan-gerakan trampil yang kompleks ini selanjutnya membutuhkan pusat-pusat pengaturan dan koordinasi yang

lebih baik. Kinesthesia yang progressif tak dapat dielakkan dan hal ini kemudian memberi dasar-dasar baru pula bagi neokinesis. Dengan demikian kita berhadapan dengan reaksi rantai evolusi dan aneka warna faktor yang mengambil bagian dalam proses tersebut terjalin dengan rumit dalam suatu jaringan yang harmonis.

KEPUSTAKAAN

- Hooton, Earnest Albert 1956 *Up from the Ape*. Macmillan Company, New York.
- Le Gros Clark, W.E. 1957 *History of the Primates*. University of Chicago Press, Chicago.
- Romer, Alfred Sherwood 1948 *Man and the Vertebrates*. 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 1956 *Apes, Giants and Man*. University of Chicago Press, Chicago.
-