

# ALLGEMEINE BIOLOGIE

## Die Kephalisation der Wirbeltiere

Von Robert Exner und † Robert Routil

(Mit 4 Tabellen und 4 graphischen Darstellungen)

Eingegangen 26. Oktober 1957

Im Mai 1956 wurden mir aus dem wissenschaftlichen Nachlaß unseres leider zu früh verstorbenen Kollegen Dr. Routil von der Direktion des Naturhistorischen Museums Aufzeichnungen über die Kephalisation der Wirbeltiere mit der Bitte übergeben, diese durchzusehen und das zu vollenden, wozu der Verstorbene nicht mehr gekommen ist. Die Durcharbeitung der Aufzeichnungen ergab, daß es sich teilweise um bloßes Studienmaterial, teilweise aber um wertvolle Zusammenstellungen und Berechnungen handelt, die, wie ich als sein enger Mitarbeiter weiß, als Grundlage seiner Arbeit gedacht waren, aber durchaus nicht vollständig in die Arbeit eingehen sollten. Routil wollte mit einem historischen Überblick die Arbeit beginnen und von der Systematik der Wirbeltiere ausgehen, dann aber an Hand der Zusammenstellungen über die Kephalisation die überragende Bedeutung der Hirnforschung für die Zoologie der Wirbeltiere und für die Anthropologie dartun. Eingestreut finden sich auch in den Aufzeichnungen Bemerkungen und Hinweise für noch zu studierende Probleme und die in unseren Besprechungen dafür gefundenen Lösungen. Hier habe ich durchgeführt, wozu Routil nicht mehr gekommen ist und an entsprechender Stelle eingefügt.

R. Exner

Da jede biologische Forschung sich zunächst auf die Morphologie stützen muß, steht am Anfang von Routils Aufzeichnungen ein historischer Überblick, den ich als Einleitung wiedergebe:

Aristoteles (384—322 v. Chr.) stellte das erste System der Tiere auf, und zwar unterschied er die „Bluttiere“ (lebendgebärende Vierfüßler, Vögel, eierlegende Vierfüßler, Waltiere und Fische) von den „Blutlosen“ (Weichtiere, Weichschaltiere, Kerftiere und Schaltiere). Carl von Linné (1707—1778) begründete mit seinem Hauptwerk „System der Natur“ eine neue Systematik mit der Kategorienreihe „Art-Gattung-Familie-Ordnung-Klasse“, in der auch der Mensch mit eingeschlossen ist. Linné unterschied 6 Klassen, und zwar Säugetiere, Vögel, Amphibien, Fische, Insekten und Würmer. Mit den zunehmenden naturwissenschaftlichen Kenntnissen mußte dieses System immer wieder erneuert und verbessert werden. Das von Claus und Grobben aufgestellte System des Tierreiches unterscheidet die Unterreiche der Einzelligen und Vielzelligen. Die letzteren gliedern sich in Hohltiere und Leibeshöhlentiere und diese zerfallen wieder in Urmundtiere und Mundtiere. Zu den Mundtieren gehören außer den Schlundatmern, Stachelhäutern, Borstenkiefern, Manteltieren, Schädellosen auch die Wirbeltiere, die Gegenstand unserer Studien sind. Zu ihnen gehören die Tiergruppen der Rundmäuler, Fische, Lurche, Kriechtiere, Vögel und Säugetiere. Allen diesen Vertebraten ist das mehr oder weniger in Wirbeln gegliederte Achsenskelett, die „Wirbel-

säule“, gemeinsam, die vorn das Kopfskelett trägt. Dieses Achsenskelett dient einerseits zur inneren Festigung des Körpers, andererseits schützt es das für die Regelung aller Lebensfunktionen so wichtige Zentralnervensystem. Harte Körperbestandteile zur Festigung sind im Tierreich häufig, aber ein das Zentralnervensystem schützendes, biegsames Achsenskelett ist die typeneigene, fundamentale Konstruktion der Wirbeltiere.

Nahe stehen dem Vertebratentyp die Typen der Acranier und der Enteropneusten, andere stehen ferner oder haben durch Spezialisierung eine Einschränkung der Lebensräume, ein Mehr an Differenzierung und ein Minder an Zentralisation aufzuweisen. Träger dieser Zentralisation ist aber das Zentralnervensystem. Man könnte sich ganz gut vorstellen, daß durch intensivere Zellbildung und stärkere „Bestückung“ des Zentralnervensystems mit Ganglienzellen aus dem *Branchiostoma* eine Form von *Myxine* oder ähnliches werden würde. Abstammungsmäßig gehören die ganzen Wirbeltiere in die Gruppe der Deuterostomier. Über deren engere Herkunft läßt sich nichts Rechtes aussagen, denn nach unten sind ihre niederen Zweige, z. B. die Chaetognathen und Enteropneusten, förmlich isoliert. Überhaupt ist der Deuterostomierzweig der Metazoen sehr lückenhaft mit greifbaren Typen besetzt, zum Unterschied von dem Protostomierzweig, und eine Ableitung von den Anneliden ist oft versucht worden, kann aber nicht recht befriedigen. Die gemeinsamen Ahnentypen sind vermutlich pelagisch lebende Gastraeaden, also Coelenteraten gewesen. Ob wir solche Zwischen- und Übergangsformen jemals kennen lernen werden, ist natürlich höchst ungewiß, denn Entwicklungsfortschritte gehen meist schubweise vor sich oder erzeugen Übergangsformen, die aus innerorganisatorischen Mängeln nicht recht lebensfähig sind oder sich nur unter besonderen Bedingungen durch Spezialanpassungen an die Umgebung halten können.

So steht also die formenreiche Gruppe der Wirbeltiere ziemlich isoliert da. Auf das vergleichend-morphologische Studium ihrer Formen ließ sich ihre Systematik aufbauen, wenn auch einzelne Formen nicht restlos genau in die aufgestellte Systematik eingefügt werden konnten. Ferner erkannte man, daß es einfacher und komplizierter gebaute Formen gibt und daß die einfacher gebauten im allgemeinen älter sind als die komplizierter gebauten, was wieder zur Aufstellung von Entwicklungs- und Abstammungstheorien geführt hat.

Mit den fortschreitenden morphologischen Erkenntnissen begannen besonders in der Anthropologie die Versuche auf Grund exakter Anthropometrie charakteristische, mathematisch formulierbare Beziehungen zwischen den gemessenen Größen aufzufinden. Die Anfänge hiezu gehen weit zurück, wie eine Zusammenstellung R. Routils zeigt, die ich hier auszugsweise wiedergebe:

Lambert Auctelet, Mathematiker und Astronom in Brüssel, stellte 1835 die Formel

$$W = c \cdot H^3$$

auf, worin  $W$  das Körpergewicht und  $H$  die Körpergröße,  $c$  aber eine art eigene Konstante bedeuten. Später gab Auctelet für den Exponenten den Wert 2,0 und schließlich 2,5–2,6 an; der Wert variiere mit dem Alter! Ähnliche Formeln stammen von Buffon (1883), Macaulay (1891), Rohrer (1908). Die letzte wurde von Westergaard und S. Hansen überprüft und als größtenteils gut verwendbar befunden.

Wichtig ist der noch heute in der Medizin verwendete Index von Broca:

$$W = H - 100,$$

d. h., daß das Körpergewicht  $W$  beim Menschen in kg erhalten wird, wenn man von der in Zentimetern ausgedrückten Körpergröße die Zahl 100 subtrahiert. Die Formel gibt auch bei Hominiden und Anthropomorphen brauchbare Resultate.

Zahlreiche weitere Autoren, wie z. B. Pirquet, Livi u. a., haben sich um die Aufstellung solcher Indices bemüht, sodaß wir heute über dreißig davon besitzen. Bemerkenswert ist, daß der Pelidisi-Index auch für Jugendliche und Föten konstant ist:

$$c^3 = \frac{10 \cdot W}{\text{Sitzhöhe}}.$$

Solche Indices in der Form von Verhältniszahlen werden insbesondere in der Anthropologie sehr viel verwendet. Sie stützen sich auch auf andere gut meßbare Größen als nur das Körpergewicht und die Körpergröße. Manche Autoren sind dabei so weit gegangen, die Meßwerte überhaupt nicht mehr anzuführen, sondern nur mit den Verhältniszahlen der Indices zu arbeiten. Das ist grundsätzlich falsch, denn erstens kann die gleiche Verhältniszahl durch ganz verschiedene absolute Werte zustandekommen und zweitens ist es gerade bei fossilen Schädeln und in der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere von großer Bedeutung, über die absoluten Größen informiert zu werden. Es sind daher alle diese Indices nach Mollison und Gieseler nur als Richtungsbezeichnungen einer mehr oder minder typischen Entwicklung zu werten und nicht als die Sache selbst. Will man Anthropologie großen Stiles betreiben, dann muß man eben den *Homo sapiens* als eine Art der Primatengruppe und diese wieder als eine Type der Wirbeltiere betrachten und nicht einen bloßen Leerlauf von immer neuen Indices in Bewegung setzen.

Schramm, der sich mit Wachstumsvorgängen der Wirbeltiere befaßte, knüpfte an die alte Formel von Auctelet an und konnte zeigen, daß  $W = c \cdot H^n$  für alle Wirbeltiere vom Embryo an zu Recht besteht, wenn man für den Exponenten 0,58 einsetzt und in  $c$  eine artspezifische Konstante sieht, deren Bedeutung ihm unklar war. Er wandte sich mit seinen Forschungsergebnissen an Routil und mich. Bei anthropologischen Überprüfungen bestimmte Routil den Wert des Exponenten in der Auctelet-Schrammschen Formel mit 2,60 für Kärntner Knaben und mit 2,69 bei Dänischen Knaben, bzw. mit 2,58 für Kärntner und Dänische Mädchen. Routil äußerte sich Exner gegenüber, daß man am besten allgemein als Wert für den Exponenten 2,60

nehmen solle und daß größere Abweichungen von dieser Zahl auf zu kleinem Material oder erbbiologisch inhomogenem, teilweise pathologischem Material beruhen oder durch ungenaue Messungen zustande gekommen seien. Die Formel hat auch schon eine praktische Anwendung gefunden: Die vom Kärntner Amt für Statistik und Wirtschaftsdienst (Landesregierungsrat Brandstätter und Dr. H. Schön) gedruckten Wachstumsdiagramme für Kärntner Knaben und Mädchen nach Routil's Berechnungen bilden heute bereits eine objektive Grundlage zur Beurteilung der körperlichen Entwicklung dieser Kinder. Hat sich also diese Formel nach Auctelet, Schramm und Routil vollkommen praktisch bewährt, so muß ihr auch ein tieferes biologisches Gesetz, gültig für alle Wirbeltiere vom Embryo an, zugrunde liegen. Für die Wirbeltiere hat Schramm in seiner Fassung der Formel das H Auctelet's (Körperhöhe des Menschen) durch L Körperlänge der Wirbeltiere ersetzt. Dann lautet die für alle Wirbeltiere gültige Fassung:

$$W = c \cdot L^{2,60}.$$

Hier stellt dann das c einen artspezifischen Multiplikator der Körperlänge dar. Nach Lage der Dinge kann dies nur ein artspezifischer Hypophysenfaktor sein (R. Exner). Denn der Hypophyse untersteht im Wege ihrer somatotropen Hormone das Längenwachstum der Wirbelsäule und der langen Röhrenknochen. Dazu kommt noch, daß die Hypophyse nach Hertwig, Embryologie der Wirbeltiere, bereits am Ende der 4.—6. Embryonalwoche fertig ausgebildet und damit funktionsfähig ist.

In den Bemerkungen zu der Schramm'schen Formel gibt Routil zwecks Vereinfachung und Vereinheitlichung der Berechnung des c an, man solle das Körpergewicht in Kilogrammen und die Körperlänge in Metern ausgedrückt der Berechnung zugrunde legen, das  $L^{2,60}$  zunächst für sich allein berechnen und dann erst den gefundenen Wert in die Formel einsetzen. Für einen theoretischen Normalmenschen von 70 kg Körpergewicht und 170 cm Körpergröße ergibt sich dann für c abgerundet der Wert 17. Dieser Hypophysenfaktor ist aber hier deswegen von Bedeutung, weil mit dem Längenwachstum des Körpers sein Innervationsbedarf steigt! Größere Wirbeltiere der gleichen Type brauchen auch ein größeres Gehirn als kleinere der gleichen Type. Wie weit die Hypophyse auch die embryonalen Ganglienzellteilungen beeinflusst, soll an dieser Stelle nicht weiter diskutiert werden<sup>1)</sup>. Das Beispiel der Schramm'schen Formel zeigt nur, daß hinter einer anthropologischen Wegweisertafel von Index sich mehr verbergen kann, wenn man nur den Rahmen seiner Betrachtungen genügend weit spannt und den *Homo sapiens* nicht nur „rein anthropologisch“ studiert, sondern als das nimmt, was er in Wirklichkeit ist: Eine spät entwickelte Type der Säugetiere und damit der Wirbeltiere.

<sup>1)</sup> Eine Synthese zwischen den Bolkschen Studien über Innere Sekretion und der Duboisschen Kephalisationstheorie wurde erstmalig von Versluys in Wien versucht. (Hirngröße und hormonales Geschehen, Verlag W. Maudrich, Wien 1939).

So beachtlich nun die deskriptiven Verfahren in ihren Erfolgen gewesen sind und noch sein werden, so darf nicht außer acht gelassen werden, daß jedes Wirbeltier eine integrierte dynamische Einheit bildet, dessen Dynamik auf Oxydationsprozessen beruht, die von einem mehr oder minder stark integrierten Zentralnervensystem gesteuert werden. Alles, was wir deskriptiv erfassen können, ist ein Folgezustand dieser Dynamik. Sie setzt sich aus somatischen Zelleistungen und nervösen Impulsen zusammen. Intern hat das Zentralnervensystem zusammen mit der chemischen Steuerung des Vielzelllers das richtige Zusammenspiel der einzelnen Organe zu leiten, nach außen hin aber fortlaufend die Umweltbeziehungen des Organismus zu gestalten. Ersteres soll mit „Präzision“ und letzteres mit „Intelligenz“ geschehen. In der Ausübung dieser Funktionen ist aber das Zentralnervensystem strenger begrenzt als die übrigen Körperzellen. Abgesehen davon, daß die Ganglienzellen den gleichen Erbrägerapparat besitzen wie die übrigen Körperzellen, verfallen sie bei Verlust ihrer Neuron-Verbindungen leicht der Inaktivitätsatrophie und werden überdies normalerweise vom Blut aus indirekt ernährt. Außerdem weisen sie noch einige Besonderheiten auf, die für uns hier wichtig sind:

1. Die durch die embryonalen Zellteilungen geschaffene Zahl von Ganglienzellen ist begrenzt, sie kann durch Abnützung oder Krankheit wohl vermindert, aber nicht mehr durch Zellteilung ergänzt werden. Nach einer bei Prof. Hochstetter im Manuskript eingesehenen Arbeit finden beim Menschen die letzten Ganglienzellteilungen im Hirnstamm am Ende des 3. Embryonalmonates statt, nur die Großhirnrinde teilt noch sehr langsam weiter bis zur Geburt. Bei Fliegenlarven erfolgen die letzten Teilungen der Ganglienzellen noch vor der letzten Häutung (Doktordissertation von B. Exner unter Leitung von Prof. Versluys).

2. Die Ausbildung der einzelnen Teile der Zentralnervensysteme ist bei den Wirbeltieren eine typeneigene, wenn es auch innerhalb der Type kleinere individuelle Unterschiede gibt. Diese Unterschiede ändern nichts an dem grundsätzlichen funktionellen Aufbau des betreffenden Teiles, er liegt erb-biologisch fest.

3. Da die Ganglienzellen später nicht wandern können, ist die Besetzung eines Hirnteiles mit Ganglienzellen von Anfang an festgelegt. Adaptierungen an neue Notwendigkeiten im Laufe des individuellen Lebens sind nur möglich durch Umbau und Ausbau von Ganglienzellverbindungen oder durch Indienststellung von eventuell vorhandenen Zellreserven oder durch Umbau von Ganglienzellen, die zuerst andere Funktionen auszuüben hatten.

Daraus läßt sich ganz allgemein ableiten, daß der Aufbau der Zentralnervensysteme und die Ganglienzellbesetzung seiner einzelnen Teile maßgebend sind für den Lebensstil der betreffenden Wirbeltier-type. Gewiß sind die einzelnen Typen bis zu einem gewissen Grade ontogenetisch und phylogenetisch anpassungsfähig, aber nur so weit, als dies mit den genannten Mitteln möglich ist, also am Grundbauplan nichts geändert zu werden braucht.

Es ist leicht einzusehen, daß beim Auftreten neuer Typen — nehmen wir an durch Mutation im Erbträgerapparat — rein qualitativ die Ganglienzellbesetzung der einzelnen Gehirnteile verändert werden kann. Das kann so weit gehen, daß bei gleichbleibender Ganglienzellzahl an anderen Gehirnteilen eingespart werden muß, was wiederum die Existenz der Art bedrohen kann. Denn einerseits kann dadurch das dynamische Gleichgewicht zwischen den einzelnen Gehirnteilen gestört werden und andererseits die lebenswichtige Innervation der Körperorgane aufs Spiel gesetzt werden; oder es muß die Ganglienzellzahl vermehrt werden, eine Maßnahme, die an gewisse Voraussetzungen im Embryonalleben gebunden ist. Das Zentralnervensystem ist eben nicht nur ein passiver Leitungsapparat, sondern in erster Linie ein aktiver dynamischer Leistungsapparat (Kries, 1898): Je besser seine einzelnen Teile dynamisch aufeinander abgestimmt sind, umso „größer die Freiheitsgrade seiner funktionellen Leistungen“ (Pötzl).

Diese Ausführungen zeigen, daß zwischen Zentralnervensystem und Soma grundlegende Beziehungen herrschen und daß der führende Teil dabei, wenigstens bei den Wirbeltieren, das Zentralnervensystem ist. An älteren Versuchen, in diese Beziehungen näher einzudringen, hat es natürlich nicht gefehlt: Rutil erwähnt in seinen Aufzeichnungen die Formel von Manouvrier:  $E = i + f \cdot W^r$ , in der  $i$  einen „funktionellen Intelligenzstoff“ bezeichnet, wenn man  $r = 1$  setzt, und unter  $E$  das Hirngewicht, unter  $f$  die lebenswichtigen Neurone und unter  $W$  das Körpergewicht versteht. Die Formel wird heute natürlich vollkommen abgelehnt und besitzt nur mehr historisches Interesse. Diese Versuche waren deswegen zum Scheitern verurteilt, weil die Unterlagen der vergleichenden Hirnforschung noch nicht in genügendem Ausmaß entwickelt waren. Praktisch bedeutet dies alles, daß wir bei den Wirbeltieren schon bei ihrer Entstehung mit einer Anzahl von Gehirntypen zu rechnen haben, die sich quantitativ durch eine verschieden große Anzahl von Ganglienzellen und qualitativ durch deren verschiedene Verteilung auf die einzelnen Teile des Gehirns unterschieden haben.

Gleich ist bei allen Vertebraten die Anlage des Zentralnervensystems als Neuralrohr, an dessen Kopfende sich die drei Hirnbläschen als Ausweitungen des Neuralrohres hintereinander anlegen. Unter dem Neuralrohr liegt die Anlage der Chorda. Sie reicht ursprünglich vom kaudalen Ende des Rückenmarkes bis zum rostralen Ende des mittleren Keimbläschens, was manche Forscher veranlaßt hat, von einem chordalen und einem prächordalen Abschnitt des Neuralrohres zu sprechen. Die vergleichende Anatomie zeigt weiter, daß bei den Wirbeltieren die Entwicklung und Differenzierung in der Richtung eines Ausbaues der Hirnbläschenregion vor sich geht und nicht des restlichen Neuralrohres, das nur soweit verändert wird, als es unbedingt erforderlich ist. Dieser Teil des Neuralrohres liefert dann das Rückenmark, die Medulla spinalis, des fertigen Wirbeltieres. Erwähnt muß hier noch die interessante Auffassung Gaskells werden, der in dem Hohlraum des Neuralrohres einen Überrest des ursprünglichen Urdarmes des *Gastraeastadiums*

zu erkennen glaubte und diese Ansicht in vielen wissenschaftlichen Publikationen vertreten hat. Das kaudale primäre Hirnbläschen liefert dann das Rhombencephalon, das bei höherer Entwicklung auch die obersten Spinalnervensegmente zur Medulla oblongata modifiziert und sich angliedert. Vom Rhombencephalon geht auch die sehr variable Kleinhirnanlage, das Metencephalon, aus. Hauptsächlich infolge dieser variablen Kleinhirnanlage zeigt das Rhombencephalon große Typenunterschiede, während der Rest des Rhombencephalon sich wie das Rückenmark starrer verhält und nur Anpassungen, diese aber in ausgiebiger Weise, durchführt. Aus dem mittleren primären Hirnbläschen geht das Mesencephalon hervor und aus dem rostralen primären Hirnbläschen einerseits das Zwischenhirn (Diencephalon) und andererseits das Großhirn oder Telencephalon. Gerade im Bereich dieser drei Hirnabschnitte zeigen sich die größten Unterschiede zwischen den einzelnen Wirbeltiergruppen; von hier aus wird aber auch der Lebensstil der betreffenden Wirbeltiergruppe bestimmt.

Morphologisch und funktionell zeigt also das Rückenmark die einfachsten Verhältnisse und sucht sie auch bei allen Wirbeltieren zu bewahren. Es bietet eine gut segmentierte Anlage, wie sie bei Wirbellosen häufig ist und nach den neueren Ansichten der vergleichenden Anatomie als Zeichen einer guten Organisation betrachtet wird. Es ist ein einfach gebauter Reflexapparat, dessen sensible Teile dorsal und dessen motorische Anteile ventral angeordnet sind. Gaskell, der sich mit dieser scheinbar grundlegenden Anordnung der Kernsäulen des Neuralrohres viel beschäftigt hat, konnte sogar nachweisen, daß die somatisch-sensiblen Kernsäulen dorsaler angeordnet sind als die vegetativ-sensiblen sowie daß die somatisch-motorischen Kernsäulen ventraler liegen als die vegetativ-motorischen. Gaskell konnte weiter nachweisen, daß dieses Verhalten der Kernsäulen mit einigen nebensächlichen Modifikationen auch im chordalen Kopfanteil des Hirnstammes beibehalten wird und schloß daraus, daß es sich hierbei um ein uraltes Aufbauprinzip des Nervensystems der Wirbeltiere handelt. Von seiner Anschauung ausgehend, daß der Hohlraum des Neuralrohres der Rest des Urdarmes sei, kam der Autor zu der Annahme, daß das ursprüngliche Nervensystem der Vorfahren der Wirbeltiere aus einem sensiblen, dorsal vom Urdarm liegenden und einem motorischen, ventral vom Urdarm angeordneten Strange zusammengesetzt gewesen sei. Fraglos hat sich dieses „Gaskellschema“ in der Medizin praktisch sehr gut bewährt und sollte jedem Mediziner und Zoologen geläufig sein! Ob aber die Gaskellsche Entwicklungshypothese zu Recht besteht, steht noch dahin. Wenn sie den vergangenen tatsächlichen Verhältnissen entspricht, würde sie durch die Annahme eines ventral gelegenen Nervenstranges den Anschluß an einfachere Tierformen erleichtern, sie würde — analog der erwähnten Bedeutung der Segmentierung — durch Annahme zweier Nervenstränge, eines ventralen und eines dorsalen, darauf hinweisen, daß die hypothetischen Vorfahren der Wirbeltiere auf die Entwicklung starker und gut differenzierter Nervensysteme großen Wert gelegt haben.

Zusammenfassend können wir also annehmen, daß das Rückenmark nach Aufbau und Funktion seines Eigenapparates ein Reflexapparat ist, der dorsal längs der Chorda verlaufend in seiner Eigenart ein ursprüngliches Besitztum der Chordata gewesen ist. Neben dem allgemeinen, von Gaskell festgestellten Aufbau müssen auch noch einige Besonderheiten bestanden haben, auf die hier gleich hingewiesen werden muß. Die Länge des Rückenmarkes entsprach ungefähr der Chordalänge, der Umfang der einzelnen Segmente dem Umfange des zugehörigen Körpersegmentes und dessen Innervationsbedarf; es gab kürzere und längere Leitungsbahnen, die die Segmente des Eigenapparates miteinander verbanden oder gar vom und bis zum Kopfe der Kernsäulen liefen, wo kompliziertere Reflexapparaturen untergebracht waren, die infolge Verbindung mit den prächordalen chemorezeptiven und vielleicht auch optischen Apparaten eine Leitung des Individuums ermöglichten. Ihr wichtigster motorischer Anteil war in den motorischen Kernsäulen des Mittelhirnes lokalisiert. Größere sensible Integrierungsapparate müssen sich im Bereich der drei Hirnbläschen überall befunden haben. Für den Bau des Rückenmarkes sind diese Verhältnisse, wie die vergleichende Anatomie zeigt, nur insofern von Bedeutung, als zu seinem urtümlichen Eigenapparat je nach Bauart der Gehirntype lange Leitungsbahnen hinzutreten, die den Eigenapparat des Rückenmarkes mehr oder minder in die Rolle einer Hilfsapparatur zurückdrängen. Das Rückenmark ändert also seinen Aufbau in seinem Zusammenhang mit dem Soma nur quantitativ. Und wenn es auch wie bei den großen Dinosauriern noch so mächtig entwickelt ist, kommt es funktionell nicht über direkte und Kettenreflexe hinaus.

Die für die Kephalisation entscheidenden Typenunterschiede der Wirbeltiere liegen in den Gehirnen! Damit im Zusammenhang steht auch die Frage nach der Neuromerie des Gehirnes selbst, also der ursprünglichen segmentalen Gliederung des Kopfteiles des Neuralrohres. Wohl läßt sich auch hier eine ursprüngliche Metamerie nachweisen, aber wir wissen nicht, ob und welche Beziehungen zwischen diesen Encephalomeren und den Metameren des Kopfmesoderms bestehen. Wir wissen auch nicht, ob die Encephalomeren des Zwischenhirns und des Mittelhirns mit denen des Rhombencephalons oder gar den Neuromeren des Rückenmarks serial homolog sind, also untereinander vergleichbar sind. Die morphologische Ähnlichkeit besagt nicht, daß sie serial homodynam, also gleicher Herkunft sind. Nach Edinger läßt das Rhombencephalon 7, das Mesencephalon 3 und das Diencephalon 2 solche Encephalomeren vorübergehend erkennen. Jedenfalls sind die Entwicklungsgesetze für das Wirbeltiergehirn andere und variablere als für das Wirbeltier-rückenmark.

Analoges gilt auch von der Medulla oblongata und dem Kleinhirn, obwohl ihre Eigenapparate schon bedeutend komplizierter aufgebaut sind als die der Medulla spinalis. Auch diese Teile des Zentralnervensystems spielen vom Standpunkte des Lebensstiles des Wirbeltieres eine mehr passive Pufferrolle



gegenüber den Derivaten des mittleren und rostralen Gehirnbläschens, wenn auch wichtige Integrierungsapparate dort ausgebildet sind. Sie werden daher auch nicht zum „Psychencephalon“ des Wirbeltieres gerechnet. So ist es gekommen, daß das Problem der Steuerung des Wirbeltierkörpers und der Leitung seines Verhaltens in der Umwelt in erster Linie ein Problem der Hirnforschung geworden ist. Die Frage nach der Entstehung und Herkunft des Menschen ist in dieser Perspektive nur ein Teilproblem. Die gewöhnliche Auffassung geht dahin, daß die Gehirne der Wirbeltiere sich durch Anpassung und Selektion nach und nach immer weiter von Stufe zu Stufe entwickelt und auch teilweise vergrößert haben, der Not gehorchend, ihr eigenes Dasein zu retten! Schon nach dem bisher Gesagten ist dies eine oberflächliche, veraltete Auffassung! Die Selektion ist nur als Hilfsursache der Entwicklung der Wirbeltiere zu werten, sozusagen der Mistbauer, der örtlich und zeitlich unhaltbare Typen wegzuräumen hat; die Anpassung an die Umwelt aber geht in erster Linie den Körper und das Rückenmark an und weniger das Gehirn, das den Lebensstil einer Wirbeltierart zu bestimmen hat. Das Wirbeltiergehirn ist ein Leistungsapparat, und seine Entwicklungstendenzen gehen dahin, den Wirbeltierkörper von Umwelteinflüssen immer unabhängiger zu machen, um den eigenen Lebensstil durchzusetzen. Auch Anpassungserscheinungen dienen in erster Linie diesen Zwecken und werden nicht nur allein von außen her erzwungen.

Die Anfänge einschlägiger Studien gehen bis ins vorige Jahrhundert zurück. Erwähnt seien hier nur Otto Snell, Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten, Archiv f. Psychiatrie, Bd. 23, 1891, und die Feststellungen von M. Weber, daß

1. die Hirngröße zwar mit dem Körpergewicht zunimmt, aber nicht direkt proportional, sondern erheblich weniger, und
2. nicht selten gleich große und gleich schwere Säugetiere verschieden große Gehirne haben.

Die Versuche, nun ganz einfach auszurechnen, wieviel Gramm Gehirn auf ein Kilogramm Körpergewicht kommen, lieferten ziemlich regellose Resultate, die nicht befriedigen konnten. So z. B. fand Weber für den Menschen 21.6 Gramm Hirngewicht pro Kilogramm Körpergewicht, bei einem Schimpansen 16.3 Gramm Hirngewicht pro Kilogramm Körpergewicht, bei einem Orang aber nur 5.4 Gramm, als etwa nur ein Drittel, bei einem Löwenäffchen, einer *Cebus*-Art, jedoch 54 Gramm Hirngewicht pro Kilogramm Körpergewicht, d. i. das Zweieinhalbfache des Menschen.

Weber veröffentlichte seine Untersuchungsergebnisse in Zittingverlag Kon. Academie Wetenschappen Natuurkund. Afdeling, Okt. 1896, und unter dem Titel „Vorstudien über das Hirngewicht der Säuger“ in der Festschrift C. Gegenbaur, Bd. 3, Leipzig 1896.

Allein damals war die überragende biologische Bedeutung, die dem Zentralnervensystem der Wirbeltiere in vielfacher Hinsicht zukommt, noch nicht erkannt. Die Auswertung der Untersuchungsergebnisse hat von dem

Standpunkt auszugehen, daß 1 Gramm Gehirngewicht den Organisationspunkt für 1 Kilogramm Körpergewicht abgibt (R. Exner), also diesem biologisch äquivalent ist. Will man daher in Gewichtseinheiten vergleichbare Werte bekommen, muß man das Hirngewicht in Gramm erst mit 1000 multiplizieren. Das führt dann zu der Formel:

$$i = \frac{\text{Hirngewicht} \cdot 1000}{\text{Körpergewicht}} .$$

Scheepers hat in seiner Beschreibung des *Plesianthropus transvalensis* diese Formel verwendet und bekommt einigermaßen brauchbare Werte heraus, wie folgende Tabelle zeigt:

<i>Homo sapiens</i>	25—50
<i>Homo neandertalensis</i>	18—22
<i>Sinanthropus pekinensis</i>	15—17
<i>Pithekanthropus</i>	14—16
<i>Australopithecus</i>	12—16
<i>Plesianthropus</i>	10—14
Schimpanse	6—9
Orang	3—7
Gorilla	2—5

Einen großen Fortschritt brachte unter Mitbenützung von Webers Material hier erst Dubois. Seine Untersuchungsergebnisse und die daraus gezogenen Schlüsse sind in zahlreichen Veröffentlichungen niedergelegt. Hier sei nur an Hand von Routil's Zusammenstellungen auf die wesentlichsten Punkte eingegangen:

Dubois versuchte zunächst, die Relation zwischen Hirngewicht und Körpergewicht bei nahe verwandten Arten gleicher Lebensweise herauszubekommen. Er konnte dabei sicher sein, daß es sich um die gleichen Gehirntypen handelt und durfte daher annehmen, daß die Entwicklungshöhe der Gehirne, die Kephalisation, die gleiche war, so daß Unterschiede im Hirngewicht nur von den verschiedenen Körpergewichten bedingt sein konnten. Da bei der Entstehung einer größeren Art gleicher Type das Körpervolumen mit der 3. Potenz wächst, die zu innervierenden Oberflächen und Organquerschnitte aber mit der 2. Potenz, wäre ein Relationsexponent von etwa  $\frac{2}{3} = 0,66$  zu erwarten gewesen; die Empirie ergab aber  $\frac{5}{9}$ , also etwa 0,56. Versluys erklärte dies damit, daß bei einer größeren Art gleicher Type nicht alle Organe entsprechend mitvergrößert werden müssen. Auch konnte Dubois in einem Falle nachweisen, daß bei einer großen Art die Innervationsdichte der Körperdecken geringer war als bei einer kleineren der gleichen Type; es war also die nervöse Versorgung pro Flächeneinheit geringer. Dubois untersuchte hauptsächlich Säugetiere, Reptilien und Fische, Lapieque Vögel, aber auch verschieden große Hunderassen. Bezüglich der Amphibien fehlte es Dubois an brauchbarem Material, doch konnte er sich später die Daten über verschieden große Amphibien durch Publikationen von Lapieque, Donaldson und

Welcker verschaffen. Er dehnte diese Untersuchungen auch auf die gut erhaltenen Reste ausgestorbener Tiere aus. Bei gutem Material ergab sich immer wieder ein Wert von 0,56 oder ein nahe daran liegender für den Relationsexponenten. Stärkere Abweichungen erklären sich zunächst einmal dadurch, daß

a) nur ein nicht typisches Exemplar zur Verfügung stand;  
 b) nur wenige gleichgeschlechtliche Exemplare gemessen wurden;  
 c) es sich um domestizierte Tiere gehandelt hat, die manchmal ein leicht vermindertes Hirngewicht aufweisen;

d) oftmals das ganze Hirngewicht statt nur das des Psychencephalons (= Telencephalon + Diencephalon + Mesencephalon) gemessen wurde, was technisch nicht immer durchführbar ist;

e) ein zwar normales, aber momentan in einem abnormen Ernährungszustande befindliches Exemplar zur Vermessung gelangte. Auf Grund der Arbeiten von Cuvier, Dareste, Brand, Manouvrier und Snell kam Dubois demnach zu der Einsicht, daß das Hirngewicht von zwei Variablen abhängig sei: der Relation Hirngewicht zu Körpergewicht und einer zweiten Variablen, die von der Organisationshöhe des betreffenden Gehirns, der Kephalisation (= Cerebration nach Economo) abhängig zu denken ist, denn ein größeres Tier braucht ein größeres Gehirn als ein kleineres und ein intelligenteres Tier ein größeres als ein dümmeres.

Bezeichnet man nach Dubois mit „a“ die Kephalisation und mit „r“ die Relation, so gilt die Formel:

$$\text{Hirngewicht} = a \cdot \text{Körpergewicht}^r$$

oder in der klassischen Formulierung nach Dubois:

$$E = a \cdot P^r$$

Diese Formel wurde von Dubois in folgender Weise zur Bestimmung des Relationsexponenten verwendet: Wenn E das Hirngewicht eines größeren Tieres und e das Hirngewicht eines kleineren Tieres, bzw. P das Körpergewicht des größeren und p das des kleineren derselben Type oder Gattung sind, dann gilt  $E = a \cdot P^r$  und  $e = a \cdot p^r$ , woraus sich die Gleichung  $E : e = P^r : p^r$  ergibt. Es ist dann  $r \cdot (\log P - \log p) = \log E - \log e$ , woraus sich r bei bekannten Körper- und Hirngewichten leicht berechnen läßt. Da Dubois einerseits Mittelwerte von mehreren Tieren der gleichen Art verwendete und andererseits Arten der gleichen Gattung und Lebensweise miteinander verglich, konnte „a“ als konstant angenommen werden. Empirisch ergab sich für „r“ immer wieder der Wert von 0,56 oder ein nahe daran liegender Wert, sodaß angenommen werden kann (Dubois, Versluys), daß dieser Wert ein für alle Wirbeltiere gültiger Durchschnittswert ist. Dubois bezeichnete ihn als „Interspeziellen Relationsexponenten“.

Ist „r“ einmal bekannt, so kann man für ein bestimmtes Tier oder für eine bestimmte Spezies ohne weiteres das „a“ der Kephalisationshöhe berechnen, wenn man nur das Hirngewicht und das Körpergewicht kennt, weil

durch  $r = 0,56$  der Einfluß der Körpergröße auf das Hirngewicht ausgeschaltet wird. Man kann das aber nicht nur für einen konkreten Fall oder eine bestimmte Art tun, sondern auch bei bekanntem „a“ ausrechnen, wie groß etwa das Hirngewicht eines beliebig schweren Tieres der betreffenden Art sein müßte, gleichviel ob ein solches Lebewesen existiert oder existiert hat und ausgestorben ist oder überhaupt nicht existenzfähig ist.

R. Exner hat deswegen einmal den Vorschlag gemacht, für bestimmte Vergleichszwecke alle nach dieser Formel berechneten Wirbeltiere auf die Größe von 1 kg umzurechnen.

Dubois hat nach dem gleichen Verfahren auch den „intraspeziellen“ Relationsexponenten für gleichgeschlechtliche Individuen gleicher Art zu bestimmen versucht<sup>2)</sup>. Die Resultate waren nicht sehr befriedigend. 1918 nahm Dubois als Mittelwert für „r“  $0,228 = 2/9$  an, neigte aber bald darauf auf Grund von mikroskopischen Größenbestimmungen an Ganglienzellen dazu, einen höheren Wert für „r“ anzunehmen, nämlich  $r = 0,28$ ; 1935 gab er wieder  $0,22$  an. Dubois selbst u. a. haben die Ursache für diese große Streubreite der Resultate in verschiedenen Richtungen gesucht, Exner und Routil glauben, daß mindestens ein Teil der abweichenden Resultate darauf zurückzuführen ist, daß die artspezifische Geschlechtsdetermination durchaus nicht bei jedem Individuum einer Art zu 100 % erfüllt sein muß. Es handelt sich hierbei um die Intersexe nach R. Goldschmidt<sup>3)</sup>. Goldschmidt hat mit Schmetterlingen gearbeitet, Moszkowic die Übertragbarkeit der Forschungsergebnisse Goldschmidts auf den Menschen wahrscheinlich gemacht und Exner und Routil die Anwendbarkeit der Goldschmidtschen Epistasenlehre auf den Menschen experimentell nachgewiesen<sup>4)</sup>.

Von Bedeutung für die Kephalisationsfrage der Wirbeltiere ist auch die bereits erwähnte Tatsache geworden, daß die Ganglienzellen schon während des Embryonallebens ihre Teilungen einstellen, sodaß jedes Wirbeltier nur über eine bestimmte endliche Zahl von Ganglienzellen oder, was dasselbe bedeutet, von Neuronen verfügt. Dadurch bekommen Ganglienzellzählungen bei Wirbeltieren ihren besonderen Wert. Durch die seinerzeit über Anregung von Economo von mir im II. Physikalischen Institut der Universität Wien ausgearbeiteten fluoreszenzmikroskopischen Methoden ist die Durchführung solcher Zählungen sehr vereinfacht worden<sup>5)</sup>. Stichprobenuntersuchungen haben daher auch gezeigt, daß Wirbeltiere gleicher Art, trotz verschiedener

<sup>2)</sup> Brummelkamp, Normale en abnormale Hersengroei in verband met de cephalisatie-leer, Nordholländ. Verlagsges., 1937, S. 25–33; ebendort Literaturangabe.

<sup>3)</sup> Goldschmidt, Physiologische Theorie der Vererbung, Berlin, Verlag Julius Springer, 1927.

<sup>4)</sup> R. Exner u. R. Routil, Von der Lichtwelle zum Farbbegriff. Boll. d. Comitato Internazionale per l'unificazione dei metodi e per la sintesi in antropologia eugenica e biologia, Bologna, 1950.

<sup>5)</sup> Fortschritte in der fluoreszenzmikroskopischen Darstellung der Großhirnrinde von R. Exner, Psychiatrisch-neurolog. Wochenschr., 42. Jg., 1940, Nr. 36.

Körpergröße und verschiedener Gewichte gleich viel Ganglienzellen haben. Donaldson fand, daß beim Menschen die Hirngröße parallel der Zellgröße variiert; das bedeutet, daß die Hirngröße verschiedener Individuen einer und derselben Art nicht auf Unterschieden in der Zellzahl, sondern auf Unterschieden in der Zellgröße beruht. Sugita fand dasselbe bei der Wanderratte *Epimys norvegicus*. Auch Levy kam bei solchen Untersuchungen bei Säugetieren und einzelnen anderen Wirbeltieren zum gleichen Endergebnis. Zum gleichen Resultat gelangte Dubois und ebenso Lopicque bei seinen Untersuchungen an großen und kleinen Hunderassen. Das in Anbetracht des großen Materiales wohl eindeutige Ergebnis aber war folgendes:

Wenn, wie bereits hier ausgeführt wurde, bei zwei nahe verwandten Arten — also gleicher Gehirntype — das Hirngewicht bei der größeren um die  $5/9$  Potenz des Körpergewichtes gegenüber der kleineren Art vermehrt ist, so ist daran die Vermehrung der Neurone nur mit der  $5/18$  Potenz, also der Hälfte, beteiligt, die andere Hälfte der Hirnvergrößerung wird durch Vergrößerung der Neurone bewirkt. Handelt es sich aber nur um größere oder kleinere Rassen derselben Art, dann tritt keine Vermehrung der Neurone ein, es variiert nur ihre Größe, und zwar mit der  $5/18$  Potenz des Körpergewichtes. Diese Feststellung bedeutet wieder nicht mehr und nicht weniger, als daß die Neuronzahl einer Art konstant ist! Die Tragweite dieser Feststellungen für die Systematik der Wirbeltiere und die Möglichkeiten zur Rassenbildung bei den verschiedenen Arten ist im einzelnen noch nicht zu übersehen; hier kann nur auf einzelne Konsequenzen aufmerksam gemacht werden:

1. Für die Zoologie der Wirbeltiere ist grundlegend die Erkenntnis, daß bestenfalls zwei verwandte Arten gleicher Größe die gleiche Zahl von Neuronen haben können, die Rassen einer einzigen Art aber haben müssen. Das ist für die Systematik der Wirbeltiere nicht belanglos.

2. Bei der Neubildung immer größerer Rassen einer und derselben Art muß einmal der Punkt kommen, an dem das Zentralnervensystem nicht mehr für den Körper ausreicht, weil die von ihm geleitete Organisation der räumlichen Konzentration der lebenden Substanz nicht mehr gewachsen ist (R. Exner). Umgekehrt kann bei der Neubildung immer kleinerer Rassen — praktisch kommt das nur für die großen und hochentwickelten Gehirne der Warmblüter in Frage — das Gehirn zu groß werden. Die Folge davon kann sein, daß die zu kleine Säugetiermutter den zu großen Kopf nicht mehr gebären kann oder die für die Gehirnentwicklung vorgesehenen Dottermassen und Eiweißmengen das Volumen des Eies dermaßen vergrößern, daß die Vogelmutter das Ei nicht mehr legen kann (Versluys).

3. Es besteht eine Abhängigkeit der Neurongröße vom Körpergewicht. Daß übrigens diese Beziehung nicht allein dasteht, sondern nur den Spezialfall eines allgemeinen biologischen Phänomens der Wirbeltiere darstellt, wurde von Clara, Wermel, Epstein, Haumeder, Sauser u. a. gezeigt. Außerdem können wir aus den Vermessungsdaten von Giuseppe Levi erkennen, daß bei verwandten Spezies die durchschnittliche Nuclearmasse homologer Nerven-

zellen (K) mit dem Körpergewicht (W) nach der Formel in Relation steht:

$$K \sim (\sqrt[3]{2})^b \cdot W^{5/9},$$

wobei für b sich 0 oder eine ganze Zahl ergibt.

Ich habe hier aus den hinterlassenen Aufzeichnungen Routils die mir allgemein für die Lehre von der Kephalisation wichtig erscheinenden Punkte zusammengestellt und kann nun zu der Besprechung der praktischen Ergebnisse übergehen; spezielle theoretische Fragen sollen dort behandelt werden, wo sie sich aus der Entwicklung der Wirbeltiergehirne ergeben. Anschaulich wird die Theorie für den Nichtfachmann oder gar Laien erst, wenn sich die Theorie mit der Praxis verbindet und anschaulich dargestellt wird.

Wie aus dem Bisherigen hervorgeht, ist die größte Schwierigkeit die Beschaffung des zugrundeliegenden Materiales an brauchbaren Messungen. Daher seien hier ein paar technische Bemerkungen eingefügt:

1. Natürlich kann man das Körpergewicht eines Wirbeltieres mit der Waage feststellen, wenn einem die entsprechenden Waagen zur Verfügung stehen! Man kann es auch zerlegen, wie es einmal Cuvier oder F. A. Mitchell-Hedges mit den gefangenen großen Haifischen getan haben, und die einzelnen Teile abwiegen und die Resultate zusammenzählen; dann wird aber die Beute für Präparationszwecke oft unbrauchbar.

2. Noch schwieriger wird die Feststellung des Körpergewichtes, wenn es sich um die Überreste ausgestorbener Formen handelt. In solchen Fällen muß das Körpergewicht annähernd berechnet werden, was wiederum zur Voraussetzung hat, daß genügend Überreste gefunden und entsprechende Berechnungsmethoden ausgearbeitet worden sind.

3. Auch die Bestimmung des Hirngewichtes ist sehr oft mit Schwierigkeiten verbunden. Sicherlich kann man den Schädel des Beutetieres öffnen, das Gehirn herausnehmen, vielleicht noch in Formalin etwas härten und dann abwiegen. Beim Härten nimmt man eine geringe Gewichtsverminderung in Kauf, die bei Alkoholgehirnen schon störend wirkt. Die Öffnung des Schädels kann aber die Brauchbarkeit des Objektes für museale Zwecke in Frage stellen und deswegen nicht angängig sein. Außerdem sind angefaulte Gehirne von vornherein unbrauchbar und können auch kaum gehärtet werden. In allen diesen Fällen muß man nach der im nächsten Punkte geschilderten Methode verfahren.

4. Bei gut erhaltenen Schädeln oder bei gut konservierten Gehirnen, die nicht beschädigt werden dürfen, kommt es auf die richtige Bestimmung des Gehirnvolumens an. Das spezifische Gewicht des Wirbeltiergehirnes beträgt nach Danilewsky rund 1.04 g, „es ist also etwa gleich dem Wasser, in dem es entstand“ (Routil). Kennt man das Gehirnvolumen, kann man also das Gewicht in Gramm berechnen. Schädel werden nach Verschuß ihrer Öffnungen mit Schrot oder Sand gefüllt und dieser dann in ein Meßglas ausgeleert und sein Volum abgelesen. In analoger Weise wird das Volum konservierter Gehirne mittelst des Volumens der verdrängten Flüssigkeit bestimmt,

in die man sie eintaucht. Zu beachten ist für manche Zwecke noch, besonders bei größeren Gehirnen, daß man bei diesen Methoden die Hohlräume der Blutgefäße und Ventrikel, die ja keine Gehirns substanz enthalten, dazu bekommt. Es ist jedoch bekannt, daß dieser Fehler etwa 10–13% beträgt. Das Meßergebnis muß eventuell um diesen Betrag vermindert werden. Das gilt besonders für die großen Warmblütergehirne.

5. Die weitere Auswertung der Messungsergebnisse geschieht üblicherweise in Form von Graphiken: Auf die Abszissenachse eines rechtwinkligen Koordinatensystems werden die Logarithmen der in Gramm ausgedrückten Körpergewichte und auf die Ordinatenachse die Logarithmen der in Gramm ausgedrückten Hirngewichte aufgetragen. Dadurch ergibt sich für jede vermessene Wirbeltierart ein bestimmter Punkt im Koordinatenfeld. Dubois und Laticque, auf die diese Darstellungsweise zurückgeht, haben nun gezeigt, daß sehr viele dieser Punkte, sofern sie nahe verwandten Arten entsprechen, auf oder neben Geraden liegen, die die Ordinate in einem Winkel von  $\text{tg } 5/9$  schneiden. Das ist aber der Wert, den Dubois für den interspeziellen Relationsexponenten angenommen hat. Da dieser Autor weiter nachweisen konnte, daß die Kephalisationshöhe der Säugetiere der beginnenden Tertiärzeit sowie gewisser heute lebender primitiver Insektenfresser gleich ist, so bestimmte er als 1-Linie eine Gerade ( $a^\circ = 1$ ), die die Ordinate im Winkel von  $\text{tg } 5/9$  schneidet und durch diese Kephalisationspunkte im Koordinatenfeld näher definiert ist. Parallele Geraden werden dann gezogen in Abständen, die einer geometrischen Progression mit Ratio 2 entsprechen. Dubois konnte damit eine Art Raster für die Gesamtentwicklung der Wirbeltiergehirne schaffen und zudem für viele Einzelfälle wahrscheinlich machen, daß der Fortschritt in der Gehirnentwicklung der Wirbeltiere durch eine Ganglienzellteilung im Embryonalleben mehr hervorgerufen worden ist. Diese führt notwendig, entsprechend der Ratio 2, zu einer Verdoppelung der Ganglienzellzahl, aber auch zu einer Komplikation der Gehirnentwicklung, einer längeren Dauer derselben und der Notwendigkeit, durch besondere Vorkehrungen das Leben des Embryos so lange zu garantieren, bis er sich selbst erhalten kann. Dubois steht damit in einem gewissen Gegensatz zu Economo, der seinerzeit für eine langsame Zunahme der Ganglienzellzahl bei der Entwicklung der Wirbeltiergehirne eingetreten ist. Nach den vorliegenden Resultaten halten wir es für wahrscheinlich, daß Dubois recht behält, die Natur aber fallweise auch zu „Economoschen“ Methoden gegriffen hat.

Stellt man sich auf den heute biologisch einzig möglichen Standpunkt, daß auf die intrazelluläre Organisation des Einzellers die interzelluläre des Vielzellers darübergesetzt ist, eine Erkenntnis, die schon Hertwig immer betont hat, dann sind bei den Wirbeltieren die zentralnervöse und die chemische Steuerung des Organismus die Träger dieser interzellulären Organisation. Dabei übernimmt das Zentralnervensystem durch Ausbildung von Stoffwechselzentren und trophischen Zentren vielfach die Leitung der chemischen Steuerung. Durch all das wird das Zentralnervensystem zum funktionellen

Träger der Integration des einzelnen Wirbeltieres nach innen. Das ist zunächst auch seine Grundaufgabe. Darüber hinaus obliegt ihm aber auch die Aufgabe, die Umweltbeziehungen des Gesamtkörpers aktiv zu gestalten, also seinen biologischen Lebensstil zu bestimmen. Für beide Aufgaben sind Ganglienzellen und wieder Ganglienzellen notwendig. Diese können aber nur in beschränkter Zahl, wie gesagt, und nur am Anfang des Embryonallebens hergestellt werden und müssen dann zeitlebens entsprechend ernährt werden. Der große Fortschritt, den die Duboissche Kephalisationstheorie gebracht hat, besteht nun darin, daß wir nunmehr bei den einzelnen Wirbeltiertypen berechnen können, wieviel jede Type an Gehirns substanz für ihren inneren Körperbetrieb nötig hat und wieviel an Gehirns substanz zur aktiven Gestaltung ihrer Umweltbeziehungen zur Verfügung steht. Da aber die Hirnphysiologie lehrt, daß verschiedene Teile des Wirbeltiergehirnes auch verschiedene Funktionsleistungen haben, so muß der vergleichenden quantitativen Betrachtungsweise eine vergleichende qualitative an die Seite gesetzt werden. Erst im Rahmen einer vergleichend anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise bekommen die Meßresultate ihren wahren biologischen Sinn. Wenden wir uns also zunächst den in der Systematik der Wirbeltiere zutiefst stehenden Klassen der Fische und Amphibien zu, die wegen ihrer relativ einfachen embryonalen Entwicklungsverhältnisse als Anamnier bezeichnet werden. Einfache Entwicklungsverhältnisse bedeuten hier aber begrenzte Entwicklungsmöglichkeiten für die Gehirne! Nach der Kephalisation, also quantitativ, stehen die Anamnier unter den Wirbeltieren auch am tiefsten wie die folgende Tabelle und das Graphikon Nr. 1 zeigen. Außerdem hat zur Vereinheitlichung der graphischen Darstellung Routil bestimmt, daß die Duboissche  $\frac{1}{4}$ -Linie stets durch den Nullpunkt des Koordinatensystems zu verlaufen hat; in seinen Aufzeichnungen hat er es auch durchgeführt. Hiedurch liegt auch die Duboissche 1-Linie, die Eozän-Säugetierlinie, ein für allemal fest.

Aus dieser Zusammenstellung ist zu ersehen, daß die Aale in der Kephalisation zutiefst stehen. Die punktiert ausgezeichnete Verbindungslinie der beiden Meßpunkte schneidet die  $\frac{1}{8}$ -Linie. Dies ist dadurch begründet, daß die Duboisschen Linien einen Relationsexponenten von  $\frac{5}{9}$  zur Voraussetzung haben, der interspezielle Relationsexponent der beiden Aalarten aber 0,6661 beträgt. Das wäre der allgemein theoretisch zu erwartende Wert für den Relationsexponenten, wie früher ausgeführt worden ist. Vergleicht man damit die Lage der Meßpunkte für die Teleostier, so liegen diese insgesamt etwas unter der Duboisschen  $\frac{1}{2}$ -Linie, nur die Meßpunkte der beiden Raubfische Wels und Hecht liegen etwas oberhalb dieser  $\frac{1}{2}$ -Linie. Die Verbindungslinien der Meßpunkte der Teleostier bilden ungefähr parallele Gerade zur Duboisschen  $\frac{1}{2}$ -Linie. Dies weist darauf hin, daß die interspeziellen Relationsexponenten dem normalen Werte des Duboisschen Relationsexponenten nahezu entsprechen. Berechnungen, die Dubois schon 1913 über interspezielle Relationsexponenten bei Teleostiern anstellte, ergaben Werte von  $r = 0,56$ ,  $r = 0,55$ ,  $r = 0,52$  und  $r = 0,59$  (De betrekking tusschen Hersen-



Tabelle 1. Fische (Zusammenstellung Routil)  
(Die Nummern stimmen mit denen des Graphikon 1 überein)

Nr.	Art	Hirngew. in g	Körpergew. in g	Autor	log Hirngew.	log Körpergew.	Kephalisation n. Routil
1	<i>Anguilla anguilla</i>	0,170	650	Dubois	0,23—1	2,81	$\frac{1}{8}$
2	<i>Conger vulgaris</i>	1,050	10 000	Dubois	0,02	4,00	$\frac{1}{8}$
3	<i>Cyprinus carpio</i>	1,270	1817,3	Dubois	0,104	3,26	$\frac{1}{2}$
4	<i>Carassius vulgaris</i>	0,047	5,22	Routil	0,67—2	0,72	$\frac{1}{2}$
5	<i>Gobio fluviatilis</i>	0,159	42,156	Dubois	0,201—1	1,62	$\frac{1}{2}$
6	<i>Perca fluviatilis</i>	0,162	67,27	Dubois	0,21—1	1,83	$\frac{1}{2}$
7	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,022	1,447	Dubois	0,34—2	0,16	$\frac{1}{2}$
8	<i>Esox lucius</i>	4,860	12 700	Dubois	0,69	4,10	$\frac{1}{2}$
9	<i>Silurus glanis</i>	1,35	950	Tomek	0,13	2,98	$\frac{1}{2}$

Amphibien (Zusammenstellung Exner u. Routil)  
(Die Nummern stimmen mit denen des Graphikon 1 überein)

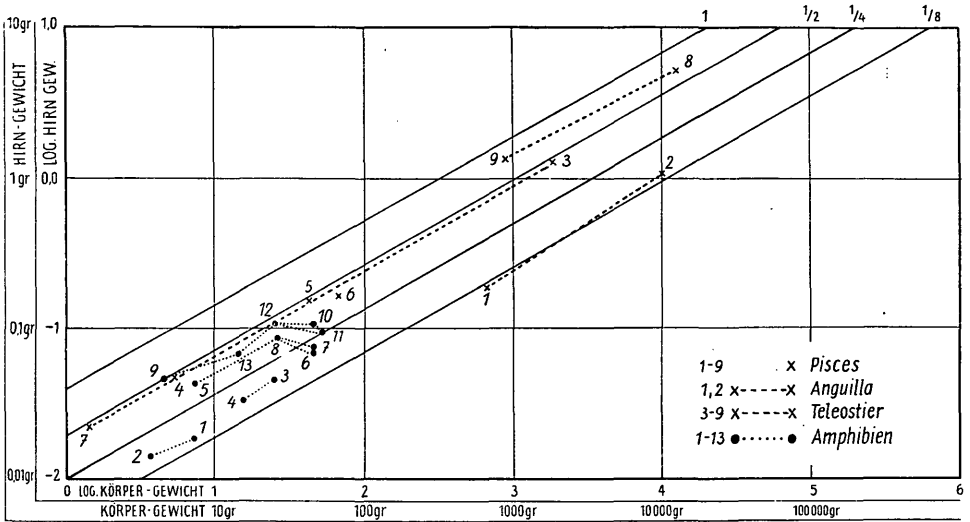
1	<i>Triturus cristatus</i>	0,019	7,46	Dubois	0,28—2	0,87	$\frac{1}{8}$
2	<i>Triturus cristatus danub.</i>	0,0148	3,84	Bilek	0,17—2	0,584	$\frac{1}{8}$
3	<i>Salamandra maculata</i>	0,047	24,88	Dubois	0,67—2	1,40	$\frac{3}{16}$
4	<i>Salamandra atra</i>	0,033	15,85	Routil	0,51—2	1,20	$\frac{3}{16}$
5	<i>Alytes obstetricius</i>	0,041	7,70	Dubois	0,61—2	0,89	$\frac{3}{8}$
6	<i>Bufo vulgaris</i>	0,073	44,5	Dubois	0,66—2	1,65	$\frac{1}{4}$
7	<i>Bufo bufo sive vulgaris</i>	0,096	48,3	Bilek	0,98—2	1,68	$\frac{1}{4}$
8	<i>Bufo viridis</i>	0,092	27,1	Bilek	0,96—2	1,433	$\frac{1}{4}$
9	<i>Hyla arborea</i>	0,043	4,80	Dubois	0,63—2	0,68	$\frac{1}{2}$
10	<i>Rana esculenta</i>	0,106	44,5	Dubois	0,03—1	1,65	$\frac{5}{16}$
11	<i>Rana fusca</i>	0,088	53,00	Dubois	0,94—2	1,72	$\frac{1}{4}$
12	<i>Rana dalmatina</i>	0,107	24,7	Bilek	0,029—1	1,40	$\frac{1}{2}$
13	<i>Rana dalmatina</i>	0,070	14,5	Tomek	0,84—2	1,16	$\frac{6}{16}$

massa und lichaamsgroote bij de gewervelde dieren. Versl. Kon. Akad. Amsterdam, vol. 16).

Was die Amphibien betrifft, so stehen die Molche und Salamander am tiefsten; eine höhere Kephalisation kommt den Kröten zu und die Kephalisation der Frösche ist etwas besser als die der Kröten. Die Amphibienmeßpunkte erreichen nur einmal die Duboissche  $\frac{1}{2}$ -Linie, liegen aber für die niedrigeren Formen um die Duboissche  $\frac{1}{4}$ -Linie und darunter.

Das im Graphikon 1 dargestellte Kephalisationsschema der Fische und Amphibien gibt einen ganz guten Querschnitt über den allgemeinen heutigen Kephalisationsstand dieser Tiergruppen, läßt aber die verschiedenen Gehirntypen dabei unberücksichtigt. Natürlich ist es für die Reaktionsfähigkeit einer Gehirntype nicht gleichgültig, in welche Gehirnteile ein etwaiger Ganglien-

## Graphikon 1. Fische und Amphibien



zellüberschuß eingegliedert worden ist, oder mit anderen Worten gesagt, welche Gehirnteile bei der betreffenden Type auf Grund der besseren Kephalisation vergrößert werden. Darüber gibt nun die vergleichende Anatomie Aufschluß. Da es sich hier um ganz allgemeine Typenunterschiede handelt, kann auf Einzelheiten und Restformen nicht weiter eingegangen werden. Es ist daher das Wesentliche in wenigen Punkten zusammengefaßt:

Die Gehirne der Knorpelfische und Knochenfische sind vor allem ausgezeichnet durch die gute Entwicklung ihrer Mittel- und Kleinhirne, Hand in Hand mit der Vergrößerung der Mittelhirndächer geht eine Vergrößerung der hypothalamischen Region. Während der Thalamus von *Petromyzon* und *Myxine* nach Edinger noch aus einem einheitlichen Grau mit relativ wenigen Nervenzellen besteht, das den 3. Ventrikel einengt, ist der Thalamus der heutigen Teleostier stärker differenziert, die einzelnen Kerne des Thalamus sind geschlossener und reicher an Zellen. Es läßt sich bereits ein Nucleus anterior, ein Nucleus posterior dorsalis und ein Nucleus posterior ventralis abscheiden. Der Hypothalamus der Teleostier besitzt eigene Lobi laterales, die den ähnlich gut gebauten Hypothalami der Selachier und Ganoiden fast fehlen. Bei letzteren ist auch die Entwicklung der Kleinhirne und Hypothalami nicht so weit gediehen, wie bei den anderen. Der bedeutende Sehnerv hat zwar ein Corpus geniculatum laterale, die Faserung ist aber weitgehend in das Mittelhirndach geschaltet. Rostral vom Thalamus liegt dann noch ein bescheidenes Striatum mit angedeutetem Epistriatum und die Riechformationen. Die heutigen Fische sind also Mittelhirntiere mit gut ausgebildeten Hypothalami. Natürlich gibt es hier noch die mannigfachsten Varianten davon, aber die Stärke der Fischgehirne liegt in ihrem Mittelhirn, Kleinhirn und Hypothalamus. Das Tectum opticum nimmt aus den sensiblen Hirn-

massen der Oblongata und des Rückenmarkes zahlreiche afferente Bahnen auf und entsendet aus seinen Zellen Züge zu den motorischen Zellkernen in der Substantia reticularis (Edinger, Wallenberg). In dieser Region liegt ja auch das Zentrum der Stellreflexe. Wir haben hier also eine Gehirntype vor uns, die auf Beweglichkeit im Wasser und, vermöge der Stoffwechsellzentren des Hypothalamus, über chemische Anpassungsfähigkeit entweder an wechselnde chemische Verhältnisse des umgebenden Wassers oder an besondere extreme solche Verhältnisse verfügt. Man denke z. B. an den verschiedenen Chlor- und Kalkgehalt der Gewässer der Erde.

Die wahrscheinlichen Vorfahren der heutigen Fische treten uns am Ende des Silurs in einer großen Mannigfaltigkeit von Formen gegenüber. Es sind oft abenteuerliche Gestalten, zuweilen in schlechtem Erhaltungszustande ihrer Überreste, bei denen selbst Fachleute manchmal zweifeln, ob sie als Wirbeltiere anzusprechen sind. Selachier sind schon aus dem Devon nachgewiesen. Über die Kephalisation und den Gehirnbau dieser Tiere wissen wir natürlich nichts. Nur durch einen sehr glücklichen Fund mit erhaltener Schädelhöhle könnte es möglich sein, das Gehirnvolumen und damit das Gehirngewicht annähernd herauszubekommen.

Bezüglich der Bestimmung des Körpergewichtes sei auf die Formel verwiesen, die J. L. B. Smith in seinem Buche „The seafish of Southern Africa“, Central News Agency Ltd., South-Africa, 1953, angibt. Smith bestimmt zunächst den größten Umfang des Fischkörpers „u“ und quadriert ihn. Dann bestimmt er die Länge von der Schnauzenspitze bis zur Basis vom Schwanz „l“, bei Haien bis zur Schwanzwurzel und erhält dann das Körpergewicht nach der Formel

$$\text{Gewicht} = (l \cdot u^2) : 800$$

bei „well tapered fish“. Dagegen ist statt 800 nur 700 als Divisor zu verwenden, wenn es sich um „cylindric fish“ handelt.

Neben diesen geschilderten Gehirntypen, deren Lebensstil auf Wasser und Motorik zugeschnitten war, gab es aber sicher noch andere, für die wohl Feuchtigkeit nötig war, aber nicht in Form von großen Wassermassen, in denen sie sich freibewegen konnten, sondern in Form seichter Gewässer, feuchter Luft und feuchter Erde. Ob sie ihren Sauerstoffbedarf aus dem Wasser oder aus feuchter Luft durch die Fischblase, Lunge, Haut oder Kiemen decken konnten, war ihnen gleichgültig, sie waren motorisch nicht sehr expansiv, weshalb auch der Sauerstoffverbrauch ihrer Muskulatur nicht so hoch sein konnte, wie der einer pelagisch lebenden und schnell schwimmenden Type. Eine Reihe von mehr oder minder gut morphologisch bekannter Formen leitet hier zu den Amphibien über. Erwähnt seien nur die Quastenflosser, von denen in den letzten 20 Jahren noch drei Exemplare in afrikanischen Küstengewässern gefangen werden konnten, die Dipnoer, die ausgestorbene Gattung *Rhipidistia*, das Fossil *Ichthyostega* aus dem Oberdevon Grönlands u. a. Die Amphibien entwickelten in der Karbon- und Permzeit einen großen Formenreichtum, darunter auch sehr große Typen; aber schon

in der Trias sterben viele Zweige aus, sodaß wir heute nur mehr von Restbeständen sprechen können. Soweit bis jetzt über ihre Kephalisation etwas bekannt ist, ist es im Graphikon 1 eingezeichnet. Die Amphibien haben es hierin nicht so weit wie die Teleostier gebracht. Aber in der Besetzung der wichtigen Gehirnteile mit Ganglienzellen und der Entwicklung dieser Gehirnteile zeigen sich große Unterschiede zu den Fischgehirnen. Das Zwischenhirn der Dipnoer und Amphibien ist primitiver als das der Fische (Edinger) gehalten, das Kleinhirn bescheidener entwickelt. Dafür ist ihr Vorderhirn viel besser ausgebildet. Auch das Dach des Mittelhirns der Amphibien, der Sitz wichtiger motorischer automatischer Apparate, zeigt bei den Amphibien schon Ansätze für einen feineren Ausbau.

Reichen also, vom Standpunkte der Kephalisationslehre betrachtet, die heutigen Amphibiengehirne quantitativ kaum an die Teleostiergehirne heran, so zeigen sie qualitativ einen feiner differenzierten Aufbau, der funktionell eine vielseitigere Reaktionsmöglichkeit andeutet. Abgesehen von diesen schon morphologisch erkennbaren Eigenheiten, hängt die Leistungsfähigkeit eines Zentralnervensystems auch von seiner Versorgung mit Sauerstoff und anderen Betriebsmitteln ab, und darin sind die Amphibien den Fischen durch ihr Dreikammerherz weit überlegen, denn die Fische besitzen nur ein Zweikammerherz. Nach Edinger ist das Dipnoergehirn dem der Amphibien ähnlicher als dem der Fische. Als Anamnier in ihren Mitteln zur embryonalen Gehirnentwicklung beschränkt, in ihrem Embryonalleben an das Vorhandensein von Wasser gebunden, reichte ihr Gehirn nicht aus, um sich als Landbewohner mit der Schwerkraft auseinanderzusetzen, die ihre Körper zu Boden zog. Das Grundprinzip ihrer Fortbewegung blieb im Wasser wie auf dem Lande das gleiche: Ein Rudern oder Staken oder Klettern. Das Springen der Frösche und Kröten ist wohl als Spezialanpassung an das Landleben bemerkenswert, stellt aber in seinen Grundzügen keinen Neuerwerb dar. Erst den Amnioten war es möglich, durch die verbesserten embryonalen Entwicklungsbedingungen zunächst wenigstens qualitative Verbesserungen zu erreichen. Den Übergang bilden die Stegocephalen.

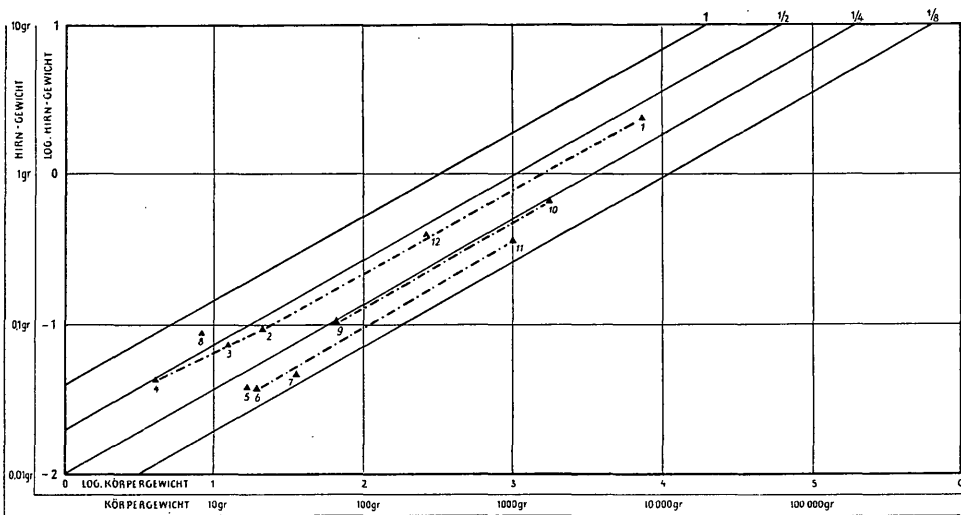
Umformungen in den Wirbeln, Vervollkommnung der Extremitäten, Verbesserung der embryonalen Entwicklungsbedingungen führten im Oberdevon und Carbon zur Type der Reptilien, deren Hochblüte mit der Kreidezeit zu Ende ging. Wie die Kephalisationsmessungen an heutigen Vertretern der Reptilien zeigen, sind auch sie quantitativ nicht über die Duboissche  $\frac{1}{2}$ -Linie hinausgekommen (Vergleiche Graphikon 2).

Dubois gibt für die Griechische Landschildkröte einen ähnlichen Wert an wie Routil. Das Hirngewicht der Äskulapnatter ist vielleicht zu hoch angegeben, da aus Gründen der Konservierung die Augen nicht entfernt werden durften. Wie Graphikon 2 zeigt, hat auch die Reptilienorganisation quantitativ zu keiner höheren Kephalisation geführt. Die größere Leistungsfähigkeit des Reptiliengehirnes beruht auf qualitativen Unterschieden gegenüber dem Amphibien- und Teleostiergehirn. Der Unterschied liegt in erster

Tabelle 2. Reptilien (Zusammenstellung Exner u. Routil)  
(Die Nummern stimmen mit denen des Graphikon 2 überein)

Nr.	Art	Hirngew. in g	Körpergew. in g	Autor	log Hirngew.	log Körpergew.	Kephalisation n. Routil
1	<i>Varanus niloticus</i>	2,440	7500	Dubois	0,39	3,88	$\frac{1}{2}$
2	<i>Lacerta viridis</i>	0,093	16,8	Dubois	0,97-2	1,32	$\frac{1}{2}$
3	<i>Lacerta agilis</i>	0,076	12,5	Dubois	0,88-2	1,10	$\frac{1}{2}$
4	<i>Hemidactylus Brooki</i>	0,043	4,7	Dubois	0,63-2	0,60	$\frac{1}{2}$
5	<i>Anguis fragilis</i>	0,039	16,25	Dubois	0,59-2	1,21	$\frac{3}{16}$
6	<i>Anguis fragilis</i>	0,037	18,9	Dubois	0,57-2	1,28	$\frac{3}{16}$
7	<i>Anguis fragilis</i>	0,0475	28,35	Tomek	0,68-2	1,55	$\frac{3}{16}$
8	<i>Coluber aesculapii</i>	0,09	8,40	Tomek	0,93-2	0,924	$\frac{1}{2}$
9	<i>Vipera berus</i>	0,105	64,20	Dubois	0,02-1	1,81	$\frac{1}{4}$
10	<i>Naja melanoleuca</i>	0,646	1770,0	Dubois	0,81-1	3,25	$\frac{1}{4}$
11	<i>Testudo graeca</i>	0,360	998,0	Routil	0,56-1	3,00	$\frac{3}{16}$
12	<i>Natrix natrix</i>	3,90	220,0	Routil	0,59-1	2,34	$\frac{1}{2}$

Graphikon 2. Reptilien



Linie in der Entwicklung im Vorderhirnbläschen: Riechapparat und Stammganglion (Striatum) sind ältester Besitz der Wirbeltiere, bei *Myxine* und *Petromyzon* noch besteht die ganze Vorderhirnblase aus nichts anderem. Aber schon bei letzterem erkennt man im Dach der Hirnblase jederseits eine Stelle, die mit pyramidenartigen Zellen besetzt ist und keine Riechfasern und vordere Kommissurenfasern aufnimmt. Soviel wir bis jetzt wissen, ist darin die Anlage von dem zu erblicken, was später zum sogenannten Episphärium und Pallium entwickelt worden ist. Bei den Ganoiden und Teleostiern biegt dort die Hirnwand lateral ab, schlägt sich also nach außen um; es bleibt

daher dort nur eine dünne Membran als Decke des Ventrikels. Bei den Selachiern und da besonders bei den Rochen hat Edinger eine Weiterentwicklung des Episphäriums konstatiert. Aber bei Dipnoern und Amphibien ist das Episphärium schon ein beachtlich großer Hirnteil. Er wird bei den Reptilien noch weiter vergrößert, und seine Verbindungen zum Hirnstamm werden weiter ausgebaut.

Dadurch werden die Riechformationen, das Hyposphärium, an die Ventralseite gedrängt und auch das Striatum bei weiterer Entwicklung überlagert. So wird von den Reptilien ab ein Organ entwickelt, das immer mehr die funktionelle Leitung der Umweltbeziehungen des Individuums übernimmt. Schon bei den Reptilien kann man von einem Pallium sprechen. Es verfügt über bedeutend kompliziertere Reaktionsformen als der Hirnstamm mit seinen Receptiones und Motus; die funktionellen Leistungen des Palliums dagegen bestehen aus Gnosis und Praxie. Ist es auch bei den Reptilien noch bescheiden entwickelt und in seinen Leistungen noch sehr beschränkt, so hat es doch den Grundstock für weitere Entwicklungen abgegeben.

Nach dem Graphikon 2 stehen die Blindschleichen und die Schildkröte am tiefsten (Kephalisation etwa  $\frac{3}{16}$ ), dann kommen die beiden Giftschlangen (Kephalisation etwa  $\frac{1}{4}$ , alle übrigen Messungspunkte liegen ungefähr auf der  $\frac{1}{2}$ -Linie. Daraus läßt sich schließen, daß eine weitere Steigerung der Kephalisation im Rahmen des Reptilienmusters nicht möglich gewesen ist und auch die ausgestorbenen großen Dinosaurier keine höhere, sondern eher eine niedrigere Kephalisation gehabt haben. (R. Exner, Der Untergang der Dinosaurier, Ann. Naturhist. Mus. Wien, 60. Bd, 1954/1955).

Vergleicht man die Kephalisationsgraphika der Kaltblüter überhaupt, so zeigt sich, daß sie die Duboissche  $\frac{1}{2}$ -Linie kaum zu überschreiten vermochten. Ober dieser Linie besteht zur Duboisschen 1-Linie eine deutliche Lücke; quantitativ besteht hier also eine Entwicklungsschranke. Sie ist offenbar in der Versorgung des Gehirnes mit Sauerstoff und Nahrungsmitteln gegeben. Dieser Organisationsmangel ist eine Frage der Herzentwicklung gewesen, also eine Frage der Versorgung des Gehirnes mit voll arterialisiertem Blute. Letzteres setzt aber ein Vierkammerherz voraus! Nur ein solches erlaubt ein gleichmäßiges und hohes Sauerstoffangebot. Das scheint vor allem für das ursprüngliche Episphärium mit seinen eisenfreien Nervenzellen zu gelten. Weiß man ja auch aus der menschlichen Pathologie, daß dekompensierte Herzklappenfehler zu psychopathologischen Reaktionsweisen neigen!

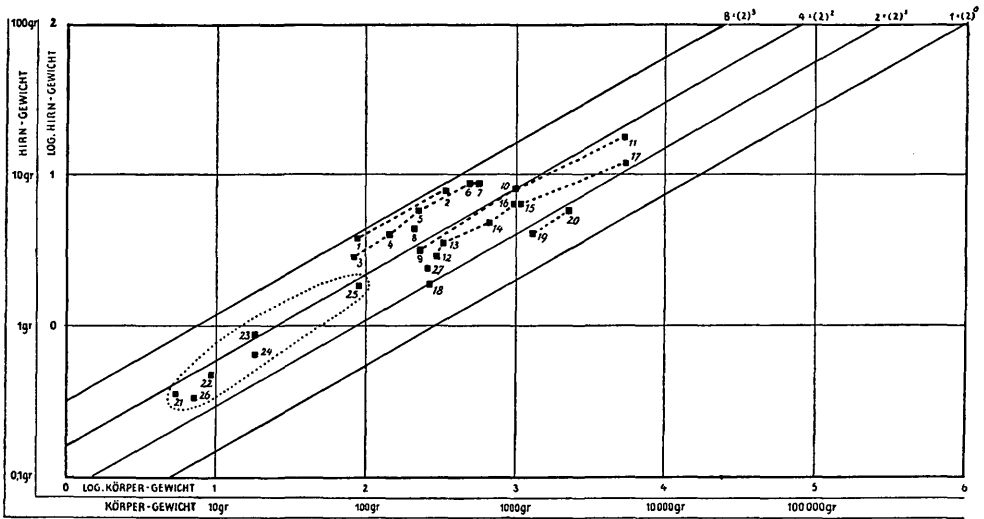
Aber noch eine zweite Bedingung zur Weiterentwicklung der Gehirne läßt sich aus dem Bisherigen ablesen: Offenbar ist ein weiteres Hindernis für eine höhere Kephalisation die Kaltblütigkeit gewesen, also eine mangelhafte Selbststeuerung und Verteidigung der Körpertemperatur gegen äußere Einflüsse. Erst die volle Ausbildung eines Grundumsatzentrums im Zwischenhirn macht den Warmblüter aus, und erst das Festhalten an einer Mindesttemperatur wenigstens im Schädelraum ermöglicht eine höhere Kephalisation, aber auch ein klagloses Funktionieren des weiter entwickelten Gehirnes.

Hirnpathologische Erfahrungen bestätigen diese Anschauung. Und wenn auch beim schlafenden Kolibri oder beim Winterschlaf der niederen Säuger oder der Colorado-Nachtschwalbe der Grundumsatz gesenkt wird, so geschieht dies als aktiver Vorgang vom Zwischenhirn aus und geht nur bis zu einer gewissen Grenze. Schon die Vögel weisen daher eine bedeutend höhere Kephalisation auf als die Kaltblüter (Graphikon 3).

Tabelle 3. Aves (nach Lapique-Gerard)  
(Die Nummern stimmen mit denen des Graphikon 3 überein)

Nr.	Art	Hirngew. in g	Körper- gew. in g	log Hirngew.	log Körper- gew.	Kephalisation n. Routil
1	<i>Palaeornis docilis</i> , Sittich	3,850	90	0,59	1,95	8
2	<i>Chrysotes amazonicus</i> , Amazonenpapagei	7,830	340	0,89	2,53	8
3	<i>Pica rustica</i> , Elster	2,940	85	0,47	1,93	6
4	<i>Garrulus glandulassis</i> , Eichelhäher	3,990	150	0,60	2,18	6
5	<i>Corvus monedula</i> , Dohle	5,560	230	0,75	2,36	7
6	<i>Corvus cornix</i> , Kolkrabe	8,460	500	0,93	2,70	7
7	<i>Corvus corone</i> , Rabenkrähe	8,430	560	0,93	2,75	7
8	<i>Athene noctua</i> , Steinkauz	4,360	208	0,64	2,32	6
9	<i>Accipiter nisus</i> , Sperber	3,170	245	0,50	2,39	4
10	<i>Buteo vulgaris</i> , Mäusebussard	7,920	1010	0,90	3,00	4
11	<i>Aquila chrysaetus</i> , Steinadler	18,600	5273	1,27	3,72	4
12	<i>Anas querquedula</i> , Gans	2,830	307	0,45	2,49	3
13	<i>Dendrocygna spuria</i> , Baumente	1,188	405	0,63	2,61	4
14	<i>Fuligula nyroca</i> , Tauchente	4,915	655	0,69	2,82	4
15	<i>Anas boschas</i> , Stockente	6,300	1072	0,80	3,03	4
16	<i>Larus argentus</i> , Silbermöve	6,330	1000	0,80	3,00	4
17	<i>Cygnus olor</i> , Schwan	15,500	5300	1,19	3,72	2
18	<i>Columba domestica</i> , Haustaube	1,970	270	0,29	2,43	2
19	<i>Phasianus colchicus</i> , Edelfasan	3,850	220	0,60	3,09	2
20	<i>Pavo cristatus</i> , Pfau	5,710	2220	0,76	3,35	2
21	<i>Regulus regulus</i> , Goldhähnchen	0,357	5,48	0,55—1	0,74	3
22	<i>Anorthina troglodytes</i> , Zaunkönig	0,488	9,46	0,69—1	0,98	3
23	<i>Parus major</i> , Kohlmeise	0,865	18,70	0,94—1	1,27	4
24	<i>Erethacus rubecula</i> , Rotkehlchen	0,630	19,00	0,80—1	1,28	3
25	<i>Turdus merula</i> , Amsel	1,800	94,00	0,26	1,97	4
26	<i>Phylloscopus rufus</i> , Weidenlaubsänger	0,320	7,32	0,51—1	0,86	3
27	<i>Columba domestica viennense</i> , Haustaube	2,500	255,00	0,398	2,41	4

## Graphikon 3. Vögel



Nr. 27 beruht auf einer institutseigenen Messung durch H. Tomek. Auffallend dabei war das relativ hohe Gewicht des Psychencephalons dieses Exemplares. Es war also ein atypisches Exemplar. Hiezu ist noch zu erwähnen, daß ich vor Jahren im Laboratorium Epstein & Lorenz für lipidchemische Untersuchungen drei Wildtaubengehirne zu präparieren hatte, deren Psychencephalengewichte 2,52, 2,50 und 2,45 betrugten. Leider wurden die Körpergewichte dieser Exemplare von *Columba livia* damals nicht bestimmt.

Eindeutig zeigt das Graphikon 3 die auf stärkerer Kephalisation beruhende Überlegenheit des Vogelgehirnes über das Reptiliengehirn, aus dem sich nach allem, was wir wissen, das Vogelgehirn entwickelt hat. Die beste Kephalisation weisen, wie zu erwarten, die Papageien auf, sie stehen auf der Dubois'schen 8-Linie, wenig darunter liegen die Meßpunkte der Rabenvögel. Die Tagraubvögel stehen auf der Dubois'schen 4-Linie, der Nachraubvogel eine halbe Stufe höher. Unter die Dubois'sche 2-Linie reicht keine der untersuchten Vogelgruppen. Amnion, Vierkammerherz und eine durch das Federkleid erleichterte Grundumsatzfunktion ermöglichten den Fortschritt in der Gehirnentwicklung. Diese ist vor allem in motorischer Richtung über die Reptilien hinaus vorangetrieben. Im Vordergrund steht die encephale Motorik und die ihr unterstehende Muskulatur. Ziel ist die Beherrschung und eventuell Erweiterung des Lebensraumes trotz der Schwerkraft. Dementsprechend tritt auch der neue Ganglienzellreichtum in bestimmten Gehirnteilen auf.

Ähnlich den Teleostiern ist das Tectum Mesencephali und das Kleinhirn stark entwickelt, aber auf einer höheren Organisationsebene ausgebaut. Der Thalamus der Vögel ist weit komplizierter gebaut als der der Reptilien: Nicht nur haben sich neue Kerne abgesondert, es haben sich auch zahlreiche Ver-



bindungszüge mit dem Pallium entwickelt. Eine gewaltige Vergrößerung erfährt das Corpus striatum. Während bei den Fischen es nur Tractus strio-hypothalamici gibt, kann man schon bei den Amphibien Tractus strio-hypothalamici und Tractus striothalamici unterscheiden. Bei den Vögeln aber werden letztere zu einem der mächtigsten Systeme des ganzen Gehirnes. Erwähnt sei hier nebenbei, daß unter allen Reptiliengehirnen nach Edinger gerade das Schildkrötengehirn in diesem Punkte dem Vogelgehirn qualitativ am ähnlichsten ist; quantitativ aber steht es infolge seiner niedrigen Kephalisation sehr viel tiefer. Schlecht entwickelt ist bei den Vögeln das Pallium. Eine Vogelhemisphäre besteht im wesentlichen aus dem mächtigen Stammganglion, über das nur eine dünne Rindenschicht ausgebreitet ist. Diese ist überall mit dem Stamm verwachsen, nur medial, mediodorsal und am Okzipitalpol ist sie besser ausgebaut und durch einen engen Spalt vom Stamm geschieden. Sie ist ein- bis zweischichtig. Die für Flieger wichtige Optik ist sowohl in das Mittelhirn als auch in die okzipitale Rinde geschaltet. Nach den Versuchen von Ferrier <sup>6)</sup> fällt nach Abtragung der Großhirnrinde bei Tauben und Hühnern nur die optische Gnosis aus, nicht aber die optische Wahrnehmung an sich.

Ist das Reptilienmuster auch nicht quantitativ den Amphibien und Fischen überlegen, so ist es doch qualitativ und organisatorisch schon weit besser ausgebaut und besitzt sehr große Entwicklungsmöglichkeiten. Das Schwergewicht lag dabei in der Motorik und Statik und damit der Beherrschung der für das Leben am Lande und in der Luft so wichtigen Schwerkraft. Daher auch Typen, die mit Unterstützung des Schwanzes auf den Hinterbeinen stehen, ja selbst gehen konnten und außer den Vögeln eine zweite Type von Flugsauriern, die nicht Federn, sondern Flughäute benützten. Daneben tauchen im Mesozoicum aber auch Formen auf, die als Vorläufer der Säugetiere aufgefaßt werden: Höchstens hasengroße Insektenfresser. Deutlicher treten die Mammalier erst am Beginn der Tertiärzeit in Erscheinung. Es sind sehr primitive Säuger, deren Kephalisationsstufe nach Dubois und Versluys der der heutigen Spitzmäuse, der Soreciden, und der Centetiden entspricht. Wichtig ist auch, daß es Dubois auf Grund von Schädelausgüssen gelang, ausgehend von ausgestorbenen Arten von Mammaliern der Tertiärzeit, eine sprunghafte Zunahme der Kephalisation durch Verdoppelung nachzuweisen. Wir kennen z. B. einen Vorläufer des *Lama huanacos* aus dem Obermiozän, den *Procamelus gracilis*. Dieser ist nach dem Skelettbau gleich groß und sehr ähnlich dem heutigen Huanaco. Das Psychencephalon aber des heutigen Huanaco ist, wie der Schädelausguß lehrt, zweimal so groß wie das seines Vorfahren. Auch das Großhirn des rezenten Pferdes ist in der Kephalisation ungefähr zweimal so groß wie das seines Vorgängers aus dem Miozän, des *Mesohippos*. Ferner gelang es Dubois, Beispiele zu finden, bei denen sich innerhalb der Deszendenz der gleichen Säugetiertype die Kephalisation nicht

<sup>6)</sup> David Ferrier, Die Funktionen des Gehirnes, übersetzt von H. Obersteiner, Verlag Viehweg, Braunschweig, 1879.

Tabelle 4. Säugetiere. (Zusammenstellung Routil)  
(Die Nummern der Tabelle stimmen mit denen des Graphikon 4 überein)

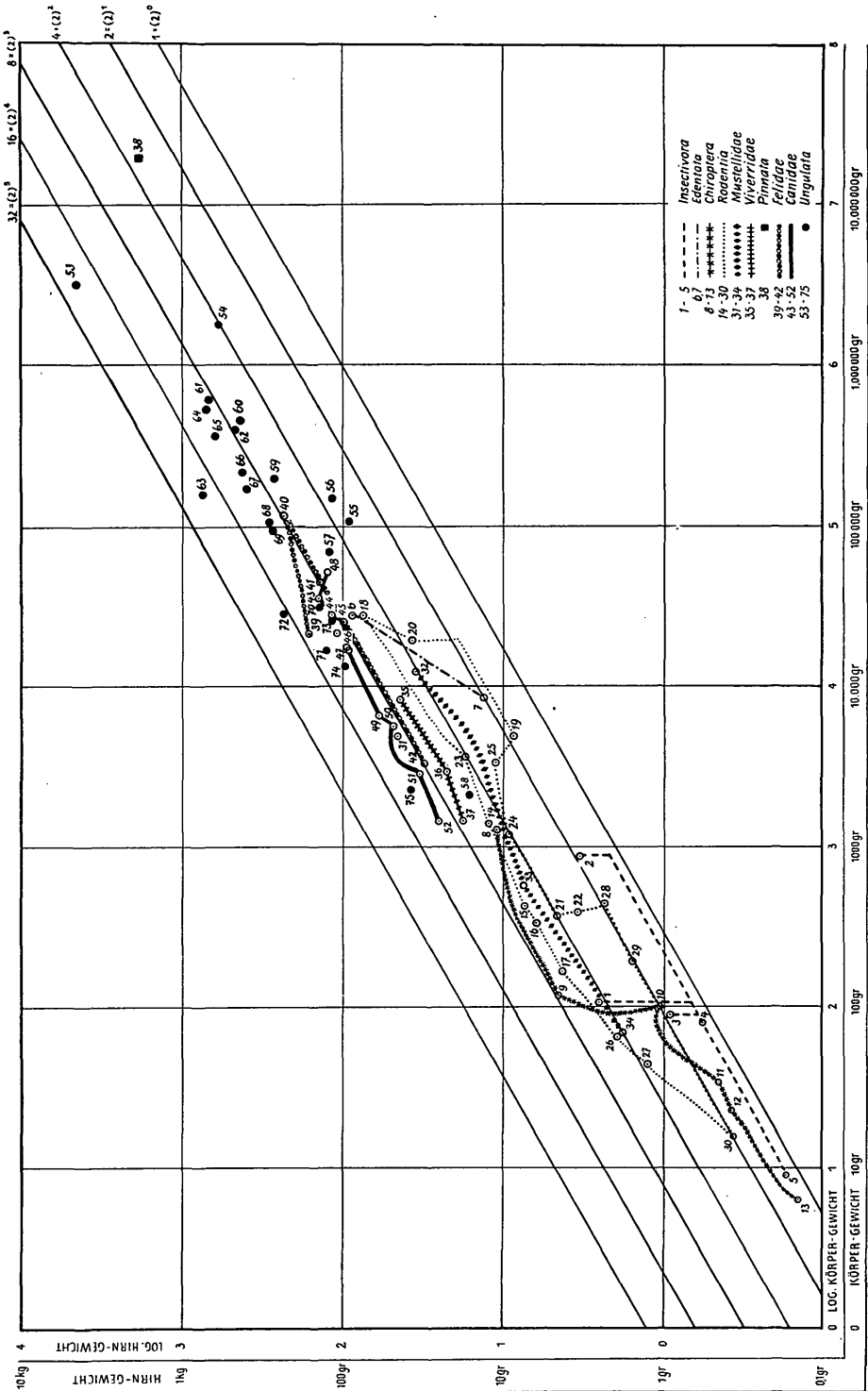
Nr.	Art	Hirngew. in g	Körpergew. in g	Autor	log Hirn- gew.	log Körper- gew.	Kephal- sation n. Routil
	I. Insectivora, Insektenfresser:						
1	<i>Tupaja javanensis</i>	2,54	104	Kohl- brugge	0,40	2,02	4
2	<i>Erinaceus europaeus</i>	3,15	885	Weber	0,50	2,95	2
3	<i>Talpa europaea</i>	0,936	87,5	Manou- vrier	0,97—1	1,94	2
4	<i>Crocidura schweizeri</i>	0,545	82	Weber	0,74—1	1,91	1
5	<i>Crocidura araneus</i>	0,17	8,8	Lapicque	0,23—1	0,94	1,1
	II. Edentata, Zahnarme:						
6	<i>Myrmecophaga jubata</i>	84	28 086	Weber	1,92	4,45	7
7	<i>Manis javanicus</i>	13	8 000	Kohl- brugge	1,11	3,90	2
	III. Chiroptera, Fledermäuse:						
8	<i>Pteropus edulis</i>	10,6	1 262,5	Kohl- brugge	1,03	3,10	4
9	<i>Epomorphus gambianus</i>	4,33	309	Weber	0,64	2,09	8
10	<i>Scotophilus gigas</i>	1,046	101	Weber	0,02	2,00	2
11	<i>Vespertilio murinus</i>	0,445	33,3	Dubois	0,65—1	1,52	1,5
12	<i>Rhinolophus ferrum-equinum</i>	0,350	23,5	Dubois	0,54—1	1,37	1,5
13	<i>Vesperugo pipistrella</i>	0,150	6,5	Dubois	0,18—1	0,81	1,5
	IV. Rodentia, Nagetiere:						
14	<i>Sciurus bicolor</i>	12	1 400	Kohl- brugge	1,08	3,15	4
15	<i>Sciurus carolinensis</i>	7,58	469	Kohl- brugge	0,88	2,67	7
16	<i>Sciurus vulgaris</i>	6,10	323	Weber	0,79	2,51	7
17	<i>Sciurus hudsonius</i>	4,103	159	Hrdlicka	0,61	2,20	7
18	<i>Hydrochoerus capybara</i>	75,0	28 500	Weber	1,88	4,45	6
19	<i>Nagostomus trichodactylus</i>	8,8	3 854	Owen	0,94	3,59	2
20	<i>Castor canadensis</i>	35,6	19 500	Weber	1,55	4,29	4
21	<i>Cavia cobaja</i>	4,73	700	Brummel- kamp	0,67	2,58	4
22	<i>Cavia cobaja</i>	3,24	400	Tomek	0,51	2,60	3
23	<i>Lepus timidus</i>	16,7	3 833	Dubois	1,22	3,58	4
24	<i>Lepus cuniculus</i>	9,3	1 226	Dubois	0,97	3,09	4
25	<i>Lepus cuniculus domest.</i>	11,20	3 375	Anthony	1,05	3,53	3

Nr.	Art	Hirngew. in g	Körpergew. in g	Autor	log Hirngew.	log Körpergew.	Kephalisation n. Routil
26	<i>Dipus hirtipes</i>	1,85	73	Lapicque	0,27	1,86	4
27	<i>Eliomys quercinus</i>	1,25	44	Lapicque	0,10	1,64	4
28	<i>Mus norvegicus</i>	2,36	448	Weber	0,37	2,65	2
29	<i>Mus rattus</i>	1,59	200	Dubois	0,20	2,30	2
30	<i>Mus musculus</i>	0,36	16	Brummelk kamp	0,56—1	1,20	2
V. Mustellidae, Marder:							
31	<i>Putra vulgaris</i>	47,0	5000	Weber	1,67	3,70	11
32	<i>Meles taxus</i>	34,0	12 000	Lapicque	1,53	4,08	4
33	<i>Mustella putoria</i>	7,8	593	Dubois	0,89	2,77	4
34	<i>Mustella vulgaris</i>	7,95	65	Lapicque	0,29	1,81	4
VI. Viverridae, Zibethkatzen:							
35	<i>Viverra civella</i>	42,1	8500	Weber	1,62	3,93	6
36	<i>Paradoscurus nunanga</i>	22,0	3100	Weber	1,34	3,49	6
37	<i>Viverra genetta</i>	17,5	1500	Lapicque	1,24	3,18	6
VII. Pinnata, Seesäugetiere:							
38	<i>Rhinina stelleri</i>	1770	19 700 000	Exner	3,248	7,294	4
VIII. Felidae, Katzenartige:							
39	<i>Felis pardus</i>	160	26 065	Anthony	2,20	4,42	12
40	<i>Felis leo</i>	219	119 500	Weber	2,34	5,08	8
41	<i>Felis concolor</i>	137,5	44 000	Weber	2,14	4,64	8
42	<i>Felis domestica.</i>	31,0	3300	Weber	1,49	3,52	8
IX. Canidae Hundeartige:							
43	<i>Canis lupus</i>	139,0	37 000	Weber	2,14	4,57	9
44	<i>Canis nubilus</i>	115,5	96,91	Hrdlicka	2,06	4,46	9
45	<i>Canis sagax</i>	98,0	25 000	Weber	1,99	4,40	8
46	<i>Hyaena striata</i>	89,0	17 500	Weber	1,95	4,24	9
47	<i>Canis domesticus</i>	87,0	17 300	Richet	1,94	4,24	9
48	<i>Canis domesticus bernhardi</i>	123,0	53 000	Rüdinger	2,09	4,72	8
49	<i>Canis aureus</i>	57,1	6836	Lapicque	1,76	3,83	10
50	<i>Canis vulpes</i>	46,0	5500	Lapicque	1,66	3,74	10
51	<i>Canis vulpes</i>	33,5	2758	Hrdlicka	1,53	3,44	10
52	<i>Canis zerda</i>	25,2	1500	Klatt	1,40	3,18	10
X. Ungulata, Huftiere:							
53	<i>Elephas indicus</i>	5443	3 048 000	Crisp	3,74	6,48	28
54	<i>Hippopotamus amphibius</i>	582	1 755 000	Weber	2,76	6,24	4
55	<i>Sus scrofa</i>	90,94	104 539	Lawson	1,96	5,02	3

Nr.	Art	Hirngew. in g	Körpergew. in g	Autor	log Hirngew.	log Körpergew.	Kephalisation n. Routil
56	<i>Sus scrofa domest.</i>	113	150 000	Brummelk kamp	2,05	5,18	3
57	<i>Phacochoerus africanus</i>	132,5	150 000	Anthony	2,08	4,83	6
58	<i>Tragulus javanicus</i>	15,85	2037	Weber	1,20	3,31	6
59	<i>Tapirus indicus</i>	265	201 000	Weber	2,42	5,30	7
60	<i>Bos taurus</i>	423	465 000	Brummelk kamp	2,63	5,67	8
61	<i>Camelus dromedarius</i>	650	625 000	Lapicque	2,81	5,60	8
62	<i>Camelus dromedarius mehari</i>	470	394 000	Anthony	2,67	5,60	8
63	<i>Camelus dromedarius</i>	762,0	400 000	Anthony	2,88	5,20	12
64	<i>Giraffa camelopardis</i>	680	529 000	Weber	2,83	5,72	11
65	<i>Equus caballus</i>	532	368 000	Lapicque	2,79	5,57	11
66	<i>Alces americanus</i>	407	272 000	Hrdlicka	2,61	5,34	10
67	<i>Equus asinus</i>	385	107 000	Colin	2,59	5,24	11
68	<i>Oryx beisa</i>	280	107 000	Weber	2,44	5,03	12
69	<i>Antilope caeama</i>	269	99 500	Weber	2,43	4,98	12
70	<i>Cervus porcinus</i>	142	30 000	Weber	2,15	4,48	12
71	<i>Cervus muntjac</i>	125	16 600	Anthony	2,10	4,22	13
72	<i>Cervus hypelaphus</i>	229	23 500	Anthony	2,36	4,37	18
73	<i>Rupicapra rupicapra</i>	118,5	26 500	Weber	2,07	4,42	9
74	<i>Antilope cervicapra</i>	90	13 500	Weber	1,95	4,13	10
75	<i>Cephalophus maxwelli</i>	38	3357	Weber	1,58	3,53	10

nur im Laufe der Tertiär- und Quartärzeit verdoppelt, sondern vervierfacht und verachtfacht hat. So stellte Dubois eine Verachtfachung der Kephalisation beim Vergleich des sehr primitiven, auf der *Sorex*-Stufe stehenden Huf-tieres *Phenacodus primaevus* aus dem Untereocän mit dem heutigen *Pecora* oder dem ältesten bekannten Proboscidiar, dem *Moeritherium*, aus dem Obereocän der Kephalisationstufe „4“ mit dem heutigen *Elephas indicus*, Kephalisationstufe „28“ fest. Hat sich nun auch die Duboissche Verdoppelungstheorie vielfach in großen Zügen bewährt, so zeigt die Praxis auch manche Abweichungen davon und direkte Ausnahmen. Das mag nach unserer Ansicht seinen Grund darin haben, daß eine Verdoppelung, Vervierfachung usw. sich durchaus nicht von einer Generation zur nächsten vollziehen wird, sondern Zeit und neue Arten und Gattungen verlangt. Wenn nun auch die vollkommene Verdoppelung das Ziel ist, so wird es sehr leicht auch zu Zwischenstadien kommen können und müssen. Jedenfalls zeigt die Welt der Mammalier seit der Eocänzeit eine deutliche, vielfach stufenweise Erhöhung der Kephalisation, deren Charakteristikum in vergleichend anatomischer Hinsicht der fortschreitende Ausbau des ursprünglichen Palliums ist: Die

Graphikon 4. Säugetiere



Mammalier sind Großhirnmanteltiere. Dagegen wird nach Grünthal die hypothalamische Region reduziert.

Im Graphikon 4 hat nun Routil ein Kephalisationsschema der Mammalier mit Ausnahme der Primaten zusammengestellt. Die Werte hiefür sind dem Werke Brummelkamps entnommen. Die Mammalier sind nach Familien geordnet und die ungefähre Kephalisationsstufe bei jeder Art ist beigefügt. In einer Anmerkung seiner Aufzeichnungen bedauert Routil, daß er keine Daten über Seesäugetiere habe. Da das Naturhistorische Museum in Wien aber in der glücklichen Lage ist, ein vollständiges Skelett einer Stellerschen Seekuh zu besitzen, wurde über meine Anregung die Schädelkapazität von den Präparatoren Bilek und Petrovitz mit 1700 ccm bestimmt, was ein Hirngewicht von 1770 g ergab. Das Körpergewicht wurde dem Bericht Stellers selbst entnommen. Das Tier ist relativ sehr schwer, selbst wenn man in Betracht zieht, daß es sich um ein Seesäugetier handelt. Das beruht einmal darauf, daß seine Knochen sehr massiv gebaut sind (im Gegensatz z. B. zum Walfisch) und der Haversischen Kanäle fast vollständig entbehren. Außerdem soll nach Steller das Unterhautfettgewebe sehr stark entwickelt gewesen sein. Auf eine Länge von 7,20—9,00 m soll das Tier in Nabelhöhe einen Umfang von  $4\frac{1}{2}$  Faden und ein Gewicht von etwa 1200 Pud (1 Pud = 16,38 kg) gehabt haben.

Auch die Mammalier verfügen über ein Grundumsatzzentrum und über ein Vierkammerherz. Daher war es auch ihnen möglich, so wie den Vögeln, die Kephalisation weiter zu treiben. Wie das Graphikon 4 zeigt, liegt kein Kephalisationspunkt unter der Linie „1“ nach Dubois. Nach einer hinterlassenen Aufstellung Routils zeigt sich zusammenfassend folgendes:

1. Insectivora. Kephalisationsstufe: 1—2, nur einmal 4. Sie bewahren hiemit nach Dubois am ehesten den ursprünglichen Stand der Kephalisation der Mammalier der Eocänzeit.

2. Wenig besser sind die Edentata, Kephalisation: 2—7.

3. Auch die Chiroptera haben es quantitativ nicht weiter gebracht, Kephalisation: 1,5—2—4—8.

4. Die Rodentia weisen eine durchschnittliche Höhe der Kephalisation von 4 auf. Daneben kommen auch einzelne 2 sowie 6 und 7 vor.

5. Die Mustellidae stehen, was schon längst bekannt ist, auf Stufe 4. Nur der Fischotter fällt mit 11 aus der Reihe. Hier wäre eine genaue vergleichende Gehirnuntersuchung notwendig, denn es wäre möglich, daß er nur morphologisch, aber nicht hirnpfysiologisch zu den Mardern gehört. Hat sich ja auch bei den Cetaceen gezeigt, daß sie wohl morphologisch zu einer Familie gehören, ihrem Gehirnaufbau und damit ihrem Lebensstil nach aber zu den Proboscidiern einerseits und zu den Carnivoren andererseits zu stellen sind.

6. Die Viverridae gehören der Kephalisationsstufe 6 an; sie stehen damit eine halbe Stufe höher als die Mustelliden.

7. Die Felidae haben die Stufe 8, nur der eine Meßpunkt fällt aus der Reihe und ist rund eine halbe Stufe höher. Mit den Feliden beginnen sozusagen die „modernen Säugetiere“, die alle mindestens die Stufe 8 aufweisen.

8. Die Canidae. Sie stehen in der Kephalisation entschieden höher als die Feliden, wenn auch der Unterschied nicht sehr bedeutend ist; nur der domestizierte Hund ist ungefähr 8, die andern haben eine etwas höhere Kephalisation.

9. Analoges gilt von den verschiedenen Gruppen der Ungulata und Subungulata, wenn man von den Restformen des Elephanten, des Flußpferdes, der Traguliden und der *Sus*-Gruppe absieht.

„Die Vögel sind eigentlich nichts anderes als eine ungeheuer verbesserte Reptilientype im Vergleich zu den Mammaliern, die ihre eigenen Wege gegangen sind“, äußerte sich R. R. Outil gelegentlich einer Besprechung im engsten Mitarbeiterkreise. Freilich ist die gesamte Entwicklung der Säugetiere eine Frage der Entwicklung ihrer Großhirnmäntel gewesen, bis herauf zum *Homo sapiens*. Dazu gehörte aber noch etwas anderes als Amnion, Grundumsatz und Vierkammerherz. Die Komplikation der Gehirnentwicklung verlangte eine embryonal frühzeitig einsetzende intensive Aufbauarbeit, das befruchtete Ei mußte also von Anfang an sich unter besonders günstigen Bedingungen entwickeln können, und diese konnte nur der mütterliche Organismus selbst gewähren. Daß Embryonen bis zu einem gewissen Reifestadium im elterlichen Körper geborgen bleiben, war gewiß nichts Neues im Leben der Wirbeltiere; neu war bei den Mammaliern nicht der Zweck des Schutzes, sondern die ernährungstechnische und thermische Seite. Sie führte zur Abschaffung des Dotterreichtums der Eier — nur die diskoidale Furchung blieb — und ersetzte die Dotterernährung durch die direkte Ernährung vom mütterlichen Organismus aus. Es kam zur Entwicklung des Beutels, des Uterus, der Placenta und der Milchdrüsen.

Vielfach ist an der Duboisschen Kephalisationstheorie und ihrer graphischen Auswertung berechtigte Kritik geübt worden, sie stimmt nicht mit mathematischer Präzision mit der Wirklichkeit überein. Man darf aber auch nicht das Theorieskelett für den ganzen lebenden Organismus nehmen; das ist zwar sehr bequem, aber auch gedankenlos. Wir haben die Kephalisationstheorie im Rahmen der gesamten Wirbeltierentwicklung betrachtet, also von einem gesamtbiologischen Standpunkt aus. So z. B. wird eine etwa durch Mutation bewirkte Verdoppelung der Ganglienzellenzahl, besonders bei höherer Kephalisation, wahrscheinlich nicht von einer Generation zur nächsten schlagartig durchgeführt; zwischen dem *Moeritherium* etwa und dem Auftreten der jetzigen Elephanten sind doch einige Jahrtausende vergangen. Dann werden aber die Gehirnteile bei der Dotterung mit Ganglienzellen zunächst bevorzugt werden, die für den Lebensstil der Type die wichtigeren sind und dementsprechend einen komplizierteren Aufbau aufweisen. Das wird aber zu Zwischenstufen führen, die sich zur nächsten Stufe weiterentwickeln und damit verschwinden oder als überlebende Restformen sich endemisch erhalten. Fehlen uns in solchen Fällen die Ausgangs- und viele Endformen, so bekommen wir natürlich eine große Streuung der Meßpunkte im Kephalisationsschema heraus.

Selbstverständlich beruhen manche abwegige Meßpunkte auf meßtechnischen Schwierigkeiten, besonders bei ausgestorbenen Tieren, und außerdem darf man nicht vergessen, daß die Duboisschen Geraden des Schemas einen Relationsexponenten von 0,56 zur Voraussetzung haben, der, wie das Beispiel der Aale zeigt, für manche Tiergattungen höher oder niedriger ist. Vergleicht man nun die verschiedenen Graphika miteinander, so zeigt sich, daß die Duboissche Grundauffassung immer wieder aufscheint, wenn auch die verschiedenen Meßpunkte nicht gerade auf den Hauptlinien liegen, sondern nahe daran oder auf dazwischenliegenden, um eine halbe Stufe versetzten Linien. Brummelkamp hat die Tatsache, daß oft Kephalisationspunkte zwar nicht auf den Hauptlinien, sondern auf irgendwie parallelen Nebenlinien liegen, zu dem Vorschlage benützt, die Größe  $a$  der Duboisschen Formel durch  $a_0 \cdot (\sqrt{2})^a$  zu ersetzen, worin  $a$  den Wert von jeder ganzen Zahl und auch 0 haben kann und  $a_0$  für jede Gruppe verwandter Arten einen bestimmten Wert aufweist. Die Formel muß dann nach Brummelkamp lauten:

$$E = a_0 \cdot (\sqrt{2})^a \cdot P^{0,56}.$$

Routil befaßte sich nicht nur mit der Kephalisation der Wirbeltiere überhaupt, sondern versuchte, wie zahlreiche Notizen es bezeugen, neue Brücken zur Anthropologie über die Kephalisationslehre zu schlagen. So beschäftigte ihn in den letzten Monaten seines Lebens das Problem des Einbaues der Schrammschen Formel in die Duboissche Kephalisationsformel. In seinen Notizen weist Routil darauf hin, daß beide Formeln den gleichen mathematischen Aufbau zeigen, ja sogar den gleichen, wie die bekannte Formel von Einstein, und daß sowohl in der Schrammschen als auch der Duboisschen die Größe des Körpergewichtes eine große Rolle spiele. Die Vereinigung der beiden Formeln könnte von großer Bedeutung für die Kephalisationslehre überhaupt werden. Ein paar Monate vor Routils Tode schlug ich eine graphische Lösung der Frage vor: Sie beruht einfach darauf, daß man statt  $W = c \cdot L^{2,6}$   $\log W = \log c + 2,6 \log L$  schreibt. Man kann nun ohne weiteres in der logarithmischen Darstellung der Kephalisation den Logarithmus des Körpergewichtes durch  $\log c + 2,6 \log L$  ersetzen. Routil notierte sich das Ganze, den Zettel fand ich unter dem mir anvertrauten Nachlaß, sein frühzeitiger Tod aber verhinderte die Weiterentwicklung dieses Gedankens.

Routil war nicht nur ein glänzender Morphologe und Anthropologe, sondern auch ein Meister der Biometrie. Er hatte sich darüber hinaus die moderne dynamische Auffassung der Hirnforschung zu eigen gemacht, die nicht nur eine morphologische Anthropologie, sondern auch eine physiologische Anthropologie verlangt, und Sitten, Gebräuche und Sprachformen nur als Folgeerscheinungen einer Gehirnleistung auffaßt. Dementsprechend war auch die „Kephalisation der Wirbeltiere“ für Routil nur ein Vorspiel für weitere Forschungen, die er durchzuführen gedachte. Dazu ist er leider nicht mehr gekommen.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien](#)

Jahr/Year: 1958

Band/Volume: [62](#)

Autor(en)/Author(s): Exner Robert, Routil Robert

Artikel/Article: [Die Kephalisation der Wirbeltiere. 25-56](#)