

Periodische Zellteilung und ihre Bedeutung für die Entstehung neuer Formen im Tierreich.

Von

Prof. Dr. J. Versluys.

Vortrag, gehalten am 18. November 1931.*)

*) Dieser Vortrag entstand unter dem Einflusse einiger Arbeiten von Prof. Dr. E. Dubois in Haarlem, und zwar vor allem der beiden Arbeiten: I. Die phylogenetische Großhirnzunahme autonome Vervollkommnung der animalen Funktionen; *Biologia generalis*, vol. 6, 1930, und II. Phylloblastese het beginsel der phylogenese en de grondvoorwaarde der aanpassingsbetrekkingen; *Verslagen Koninkl. Akad. v. Wetenschappen*, Amsterdam, vol. 39, 1930. Für wertvolle Hilfe bei der kritischen Durcharbeit der Literatur über Eutelie bin ich meiner Schülerin Fräulein Elisabeth Ott zu großem Danke verpflichtet.

Meine verehrten Damen und Herren!

Die Entwicklung des Eies, der Eizelle, zum Organismus setzt bekanntlich damit ein, daß die Eizelle sich durch eine Furche in zwei Furchungszellen oder Furchungskugeln teilt, diese sich nach einiger Zeit jede wieder in zwei teilen usw., so daß 2, 4, 8, 16, 32, 64 usw. Furchungskugeln oder Zellen entstehen. In der Regel teilen die Zellen sich zunächst alle gleichzeitig, so daß Teilungsperioden und Ruheperioden unterschieden werden können.

Im weiteren Verlaufe der Teilungen treten aber Unterschiede bei verschiedenen Tierformen hervor, und wir können dabei zwei extreme Typen der Entwicklung unterscheiden.

Der eine Typus ist der der sog. nicht determinierten Entwicklung. Die anfängliche strenge Gleichmäßigkeit, Periodizität, der Zellteilung wird hier nach einiger Zeit unklar und geht für einen großen Teil verloren; zahllose Zellteilungen, die mehr oder weniger unregelmäßig auftreten, ergeben einen aus vielen Tausenden oder Millionen von Zellen aufgebauten Organismus. Bis ins hohe Alter des Tieres bleibt die Fähigkeit der Zellen, sich zu teilen, beibehalten. Der Keim zeigt dementsprechend ein starkes Regenerationsvermögen, indem durch Verletzung verlorengegangene Teile des Körpers von anderen Teilen aus unter reger Zellteilung wieder-

hergestellt werden. Trennt man die beiden ersten Furchungskugeln, so kann aus jeder derselben eine vollständige Larve herauswachsen, z. B. beim Frosch, während ohne die Trennung jede dieser Furchungskugeln nur eine Hälfte, die linke oder die rechte, des Körpers gebildet hätte. Bei anderen Tieren ist es möglich, aus einer von 4 oder gar 8 Furchungskugeln bei Trennung derselben voneinander noch eine vollständige Larve zu züchten. Es ist klar, daß hier dasselbe Organ aus *sehr verschiedenen Bezirken der Eizelle gebildet werden kann.*

Ein zweiter Typus ist der der determinierten Furchung der Eizelle. Voraussetzung dazu ist ein komplizierter Bau der Eizelle. Die Furchung, Teilung, ergibt dann Gruppen von Zellen, die verschieden sind in Form, Größe, Dotterreichtum, Form der Dotterkörnchen, in Pigmentierung usw. Jede dieser Zellgruppen bildet die Anlage eines bestimmten Organs oder Organteiles. Und innerhalb einer Zellgruppe werden die Zellen sich gleichzeitig teilen, so daß die periodische Zellteilung für diese Zellgruppen beibehalten wird. Entferne ich einen Teil des Keimes, eine Zellgruppe oder Organanlage, so wird dieser nicht ersetzt und, falls sich der Keim weiterentwickelt, entsteht eine Lücke in seinem Bau. Der Organismus zeigt bei Verletzung kein oder nur ein sehr beschränktes Regenerationsvermögen.

Die determinierte Entwicklung führt häufig zur sog. Zellkonstanz oder Eutelie (Martini). Der Körper wird dann aufgebaut aus bestimmten Zellen in festge-

legter, verhältnismäßig geringer Zahl; jede Zelle ist individuell erkennbar und hat ihren bestimmten Platz. Die meist streng periodischen Zellteilungen hören frühzeitig auf; Regeneration bei Verletzungen ist wohl beschränkt oder unterbleibt ganz. Ein schönes Beispiel dafür bilden die Rädertiere; da besteht der Körper des Rädertierchens *Hydatina senta* immer aus 959 Zellen. Nur die Geschlechtsdrüse ist dabei nicht einbegriffen; sie dürfte eine variierende Zellenzahl aufweisen, da die Bildung der Fortpflanzungszellen Zellteilung bedingt.

Wir wollen noch einige Beispiele der Eutelie geben. Die Appendikularien, diese frei im Meer lebenden Manteltiere, zeigen für die meisten Organe Zellkonstanz. So zeigt eine Form, *Fritillaria*, folgende Zellzahlen: die Magenwand besteht aus 19 Zellen, der Dünndarm aus 17 Zellen, der Dickdarm aus 12 Zellen. Die Haut weist 28 Drüsenzellen und 446 andere Zellen, sogenannte Oikoplasten, auf. Das Gehirn zählt 39 Zellen, das ganze Nervensystem 87 Zellen. Herz und Herzbeutel bestehen zusammen aus nur 8 Zellen.

Alle diese Zellen sind individuell erkennbar, die Variation ist sehr gering. Martini, dem wir diese Zahlen verdanken, fand unter 20 Exemplaren einmal 445 Oikoplasten statt der Normalzahl 446, als hätte sich also eine Zelle bei der letzten periodischen Teilung nicht mitgeteilt. Der Schlund zeigt keine Zellkonstanz, sondern eine sehr wechselnde Zellenzahl.

Sehr verbreitet ist Eutelie bei den Rundwürmern oder Nematoden. Wichtig ist dabei, daß dasselbe Organ

bei verwandten Formen genau die gleiche Zellenzahl aufweisen kann. So ist bei sieben Arten der Gattung *Oxyurus* (Madenwürmer) die Muskulatur (Hautmuskelschlauch) immer aus 65 Zellen aufgebaut, eine Zahl, die schon beim Embryo erreicht wird. Bei *Sclerostomum*-Arten des Pferdes weist der Hautmuskelschlauch beim Embryo zunächst auch dieselbe Zahl von 65 Zellen auf, aber später teilen sich 22 von diesen Zellen noch einmal, so daß der Hautmuskelschlauch des erwachsenen Tieres aus 87 Zellen besteht. Besonders erwähnt sei noch folgendes. Bei *Oxyurus curvula* teilt sich die Eizelle bald in ungefähr 478 Zellen, welche Zahl im Durchschnitt nur acht bis neun aufeinanderfolgenden periodischen Zellteilungen entspricht. Dann hören die Zellteilungen auf und aus den 478 Zellen wird eine Larve aufgebaut, die in allen Organen schon wie ein erwachsenes Tier gebildet erscheint. Aber später setzen in der Wand des Mitteldarmes von neuem Zellteilungen ein, bis in dieser Wand allein mehrere tausend Zellen vorhanden sind. Ob die Zahl dieser Zellen noch konstant ist, ist nicht bekannt. Jedenfalls ist die Fähigkeit der Teilung, die bei vielen Rundwürmern im Darm sehr bald verlorenght, bei dieser Art noch in erheblichem Maße erhalten geblieben, so daß infolge einer zweiten Teilungsperiode der Zellen später viele Zellen gebildet werden. Ähnliches kommt auch beim Hautmuskelschlauch verschiedener Nematoden vor. Bei den Akanthozephalen oder Kratzern, einer kleinen Gruppe parasitischer Würmer, ist auch Eutelie vorhanden. Viele

Organe werden hier aus 4, 8, 16, 32 Zellen aufgebaut, welche Zahlen auf periodische Zellteilungen hinweisen. Auch die Zahl 40 kommt vor, entstehend, wenn nach fünf periodischen Zellteilungen, welche 32 Zellen ergeben, acht Zellen sich noch einmal teilen.

Bei Tieren, bzw. Organen mit Zellkonstanz muß die Zahl der Zellteilungen genau festgelegt sein; meist ist die Zahl der Teilungen gering und sie sind periodisch. Ist die bestimmte Zahl von Zellen erreicht, so scheint das Teilungsvermögen zu erlöschen. Damit wäre dann auch wirkliche Regeneration ausgeschlossen, da diese ohne Zellteilungen nicht möglich ist. Bei Tieren, bzw. Organen ohne Zellkonstanz ist, wie schon hervorgehoben wurde, oft ein sehr großes Regenerationsvermögen vorhanden, wobei starke Steigerung der Zellteilungen auftritt. Einen Übergang scheint hier *Oxyurus curvula* zu bilden, insoweit als hier, wie wir mitgeteilt haben, zuerst eine Larve mit 478 Zellen gebildet wird, ganz wie bei streng eutelischen, aus wenigen Zellen aufgebauten Organismen, und dann noch eine weitere Teilungsfähigkeit der Zellen des Mitteldarmes erhalten geblieben ist, die nach einer Ruheperiode eine recht starke Zellvermehrung bis auf mehrere Tausend zeigen kann. Es ist schwer, sicher zu entscheiden, ob in diesem Falle die Vermehrung der Zellen der Darmwand neu erworben ist oder ob die höhere Zahl der Darmwandzellen ursprünglich ist. Im allgemeinen darf man wohl als wahrscheinlich annehmen, daß die sehr geringen Zellenzahlen bei vielen Organen eutelischer Tiere etwas

Sekundäres sind, bei ihren Stammformen die Fähigkeit der Zellteilungen längere Zeit im individuellen Leben erhalten blieb und die Organe aus viel mehr Zellen aufgebaut wurden. Immer braucht dies allerdings nicht zuzutreffen, z. B. nicht bei vielen Sinnesorganen, bei denen eine geringe Anzahl von Sinneszellen von Anfang an dagewesen sein dürfte.

Bei Tieren, deren Körper sehr große Zellenzahlen aufweist, so daß diese nicht gut zählbar sind, finden wir mitunter einzelne konstante auffallende Zellen, z. B. im Nervensystem (Mauthnersche Zellen des Teleostiergehirns usw.).

Eutelie läßt sich nur dann mit Sicherheit feststellen, wenn die Zahl der Zellen eine geringe ist. Doch braucht letzteres nicht ein Merkmal der Eutelie zu sein; denn schon eine verhältnismäßig geringe Zahl von periodischen Zellteilungen ergibt eine sehr große Zellenzahl; so ergeben 20 periodische Zellteilungen aus einer Ausgangszelle 1,048.576 Zellen, 30 periodische Teilungen schon über eine Milliarde Zellen (1.073,741.824).

Es ist zu betonen, daß viele Tiere teilweise zellkonstante Organe aufweisen, teilweise nicht. Dies ist auch der Fall bei den Wirbeltieren. Hier bestehen die Organe aus sehr zahlreichen, bis Milliarden von Zellen, In bezug auf die Teilungsfähigkeit ihrer Zellen zeigen die Wirbeltiere zwei Typen von Geweben. Epithel und Stützgewebe werden aus Zellen aufgebaut, die zeitlebens die Fähigkeit, sich zu teilen, beibehalten und

damit regenerationsfähig bleiben. Dagegen werden die quergestreifte Muskulatur und das Nervengewebe, einschließlich der nervösen Teile der Sinnesorgane, aus Zellen aufgebaut, deren Teilungsfähigkeit nicht uneingeschränkt erhalten bleibt. Mitotische Zellteilungen scheinen im Zentralnervensystem, jedenfalls bei den Säugetieren, mit der Geburt zu erlöschen. (Eine spätere Vermehrung der Nervenzellen scheint nur auf amitotischem Wege vor sich zu gehen, und zwar von den Ependymzellen aus.) Im Muskelsystem liegen die Verhältnisse komplizierter; doch scheint beim Säugetier die Bildung neuer Muskelfasern aus undifferenziertem Material sehr bald nach der Geburt aufzuhören; Vermehrung der Fasern scheint dann vorwiegend oder ausschließlich durch Abspaltung neuer Fasern von schon vorhandenen stattzufinden. Ein wirkliches Regenerationsvermögen geht dem Zentralnervensystem und dem Muskelsystem ab; ebenso der Netzhaut des Auges und wohl auch den nervösen Teilen der anderen Sinnesorgane. Die Frage, ob mit dem Erlöschen der Teilungsfähigkeit der Zellen auch Zellkonstanz verknüpft sei, läßt sich bei der ungeheuren Zahl von Zellen, woraus die meisten Organe der Wirbeltiere aufgebaut sind, nur schwer durch Zählung beantworten. Einige Beispiele von Zellkonstanz liegen aber auch für Wirbeltiere vor. So dürfte das Cortische Organ im Gehör-labyrinth Zellkonstanz besitzen; ebenso die anderen Nervenendstellen im Gehörlabyrinth. Dabei ist wichtig, daß diese Endstellen im Labyrinth bei einigen Arten

von Wassersalamandern in der Anzahl der Sinneszellen übereinzustimmen scheinen; besonders auffallend ist es aber, daß eine dieser Stellen, die sogenannte Papilla basilaris, bei *Triton alpestris* etwa 10 Zellen, bei *Triton vulgaris* 11, bei *Triton cristatus* aber 22 Zellen, also die doppelte Zahl, aufweist (Pröbsting). Hier könnte eine periodische Zellteilung mehr vorliegen.

Ziemlich weitgehende Konstanz der Elemente finden wir in der Linse des Auges der Wirbeltiere. Zwar wurden hier nicht die Zellen gezählt, die dazu viel zu zahlreich sind und über deren Konstanz wir auch nichts wissen, aber die Radiärlamellen, woraus die Linse aufgebaut ist. Rabl fand z. B. beim Wassersalamander 98—103 Lamellen, beim Landsalamander 216—224; bei jungen Landschildkröten 170, 174, 178 und beim Kaninchen 2444, 2551 und 2569 Lamellen der Linse.

Die Beobachtungen über periodische Zellteilung und Zellkonstanz sind aber bedeutungsvoll für unsere Auffassungen über Änderungen im Bau der Organismen, über die Entstehung neuer Formen im Tierreich. Bedenken wir, daß bei Organismen oder Organen mit konstanter Zellenzahl bei der Anlage eines Organs das Auftreten einer periodischen Zellteilung mehr eine Verdopplung der für die Leistungen des Organs zur Verfügung stehende Zellenzahl bedeutet, umgekehrt das Ausfallen einer, zweier oder dreier periodischer Zellteilungen eine Herabsetzung der Zellenzahl auf die Hälfte, ein Viertel, ein Achtel. Erinnern wir uns noch

einmal an die Verhältnisse bei *Oxyurus curvula*. Hier entsteht zunächst eine Larve mit ca. 478 Zellen; die niedrigen Zellenzahlen bleiben dann bei den meisten Organen dieses Tieres zeitlebens unverändert erhalten, aber die Darmwandzellen fangen nach einer Ruhepause von neuem an, sich zu teilen, bis einige tausend Zellen vorhanden sind. Es ist klar, daß sehr leicht diese späteren Zellteilungen unterbleiben könnten, so daß die Zahl der Darmwandzellen plötzlich auf der sehr geringen larvalen Größe stehen bleiben würde — wie es bei vielen Nematoden der Fall ist. Es kann auch sein, daß bei *Oxyurus curvula* eine Umänderung einer geringen Zahl von Darmwandzellen in eine viel höhere stattgefunden hat, indem zu den wenigen Zellteilungen der Embryonalzeit später mehrere neue periodische Zellteilungen hinzutraten. Aber in jedem Falle zeigt ein Vergleich der Mitteldarmwand von *Oxyurus curvula* mit der nächst verwandter Rundwürmer, daß eine sehr erhebliche Änderung in der Zellenzahl stattgefunden haben muß, im Zusammenhang mit dem Auftreten, bzw. Verlorengehen einer zweiten Teilungsperiode der Mitteldarmzellen. Die Tatsache, daß das gleiche Organ bei nahe verwandten Tieren aus 4, 8, 16 oder auch aus 6, 12 Zellen aufgebaut wird, weist ebenso deutlich darauf hin, daß hier Änderungen in der Zahl der periodischen Zellteilungen stattgefunden haben, wodurch diese Unterschiede entstanden sind. Dies mag nun in funktioneller Hinsicht oft ziemlich gleichgültig sein; so erscheint es für einen Rundwurm vielleicht belang-

los, ob sein Hautmuskelschlauch aus 65 Zellen (*Oxyurus*) oder aus 87 Zellen (*Sclerostomum*-Arten des Pferdes) aufgebaut ist, d. h. ob 22 von 65 Zellen sich noch einmal geteilt haben oder nicht; denn die Bewegungen der Nematoden sind sehr wenig kompliziert. Aber für die Verdauung ist es vielleicht nicht so gleichgültig, ob die Darmwand aus verhältnismäßig wenigen oder aus einigen tausend Zellen besteht. Dies dürfte auch für andere Organe, besonders für das Nervensystem, gelten. Wenn Rundwürmer mit einem Nervensystem auskommen, das aus sehr wenigen Zellen besteht, so ist dies wohl nur möglich, weil ihre Lebensweise sehr einfach, ihre Reaktionen sehr wenig differenziert sind. Auch die Appendikularen haben sehr niedrige Zahlen von Zellen im Gehirn. Bei *Fritillaria* z. B. besteht das ganze Gehirn aus nur 39 Zellen, eine Zahl, die dem Tier für seine sehr einfachen Reaktionen offensichtlich genügt, aber die doch, soweit ersichtlich, Anpassung an verwickeltere Verhältnisse, die kompliziertere Reaktionen erfordern würden, nicht gestatten dürfte.

Dem holländischen Forscher E. Dubois gebührt das Verdienst, nachgewiesen zu haben, daß die erhebliche Größenzunahme des Gehirnes in der Stammesentwicklung der primitiven frühtertiären Säugetiere zu den heutigen Formen in der Hauptsache sprungweise erfolgte, indem das Gehirn, oder das Großhirn allein, auf einmal doppelt so groß wurde und dies sich einigemal wiederholte. Er zeigte weiter, daß die Ver-

doppelung, soweit ersichtlich, bedingt wurde durch das Auftreten einer Zellteilung mehr als vorher bei allen Zellen der Gehirn-, bzw. der Großhirnanlage. Inwieweit diese Teilungen gleichzeitig für alle Zellen der Anlage verliefen, also typisch periodisch oder nicht regelmäßig gleichzeitig, scheint noch nicht festzustehen, ist aber prinzipiell nicht wichtig. Es besteht bei der Zellvermehrung eine Beziehung zur Lebensweise, denn bei verwandten Säugetieren nimmt, unabhängig von der Körpergröße, die Anzahl der Nervenzellen des Großhirnes durch Verdoppelung oder wiederholte Verdoppelung um so mehr zu, je komplizierter die Funktionen und die psychischen Leistungen sind. Es wurde auch nachgewiesen, daß im Gehirn Zellkonstanz vorliegt, so daß Verhältnisse gegeben sind, die mit Eutelie und periodischer Zellteilung in Parallele gesetzt werden können.¹⁾

Dubois gibt uns damit eine ganz neue Einsicht in die stammesgeschichtliche Entwicklung des Großhirnes, welches für die Stellung der Säugetiere in der Natur von so ausschlaggebender Bedeutung ist.

Es ist lange bekannt, daß alttertiäre Säugetiere im Vergleich zu ihren rezenten Nachkommen sehr kleine Gehirne aufweisen; zweifellos haben mit der Zunahme der Hirngröße, besonders des Großhirnes,

¹⁾ Eine eventuelle spätere Vermehrung der Nervenzellen durch direkte, amitotische Teilung der Zellen könnte wohl funktionell sehr wichtig sein, modifiziert aber das Bild, welches Dubois entwirft, nicht grundsätzlich.

auch die psychischen Fähigkeiten stark zugenommen. Eingehende Untersuchung der Größe des Gehirnes, bzw. des Großhirnes der Säuger hat folgendes ergeben. Bei nahe verwandten Tieren gleicher Lebensweise (z. B. Katze, Panther, Jaguar, Löwe) nimmt die Hirngröße mit der Körpergröße zu. Diese Zunahme ist nicht direkt proportional dem Körpergewicht, sondern ungefähr proportional der Körperoberfläche, also der 2. Potenz der Länge, gleich der $\frac{2}{3} = \frac{4}{9}$ Potenz der Gewichte; empirisch wurde gefunden, daß die Hirngewichte sich proportional der $\frac{5}{9}$ Potenz der Körpergewichte ändern. Eine nahe Beziehung des Hirngewichtes zu den Körperoberflächen ist begreiflich, denn bei den Beziehungen zur Umwelt, die für die an das Nervensystem gestellten Anforderungen entscheidend sind, kommen die Oberflächen viel mehr in Betracht als die Masse des Körpers; man denke an die Haut, die Netzhaut des Auges, die Oberfläche des Darmes usw. Große Arten haben daher relativ zu ihrer Körpermasse kleinere Gehirne als ihre kleinen, gleichlebenden Verwandten. Die Größenzunahme wird etwa zu gleichen Teilen bedingt durch Vermehrung der Zahl der Zellen und durch größere Dimensionen derselben und ihrer Fortsätze, wie Zählungen und Messungen ergeben haben; d. h. bei nahe verwandten Arten geht beinahe immer die Zunahme, bzw. Abnahme der Zellgröße und die der Zellenzahl jede proportional der $\frac{5}{18}$ Potenz des Körpergewichtes. Bei großen und kleinen Individuen derselben Art bleibt die Zellenzahl gleich; es ändert

sich nur die Größe der Elemente, u. zw. parallel der $\frac{5}{18}$ Potenz der Körpergewichte. So ändert sich z. B. beim Haushund dementsprechend die Hirngröße mit der Körpergröße in diesem kleineren Ausmaß nicht mit der $\frac{5}{9}$ Potenz wie vom Fuchs zum Wolf oder von einer kleinen Katzenart zum Löwen; es haben denn auch sehr kleine Rassen des Haushundes verhältnismäßig große Gehirne, sehr große Haushunde verhältnismäßig kleine Gehirne.

Innerhalb einer Art kann auch das Verhältnis Körpergewicht zu Hirngewicht ziemlich variieren; dies ist namentlich der Fall beim Menschen, wo sowohl Körpergewicht wie Hirngröße recht große Unterschiede aufweisen. Dabei dürften die Unterschiede in der Hirngröße nicht auf größere Unterschiede in der Zellenzahl, sondern auf verschiedene Größe der Elemente zurückzuführen sein. Kant und Byron dürften trotz ihrer riesigen Gehirne nicht mehr Zellen im Gehirn gehabt haben als andere Menschen. Wegen der individuellen Variabilität muß man beim Vergleich von Hirngröße und Körpergröße immer mit Durchschnittswerten arbeiten. Tiere aus zoologischen Gärten erweisen sich oft als nicht geeignet; nur im Freien erlegte, gesunde Tiere dürfen als Material verwendet werden.

Vergleicht man die Hirngewichte nicht sehr nahe verwandter Tiere miteinander, so findet man oft ganz andere Verhältnisse. Vergleicht man der Einfachheit halber zunächst gleich große Tiere (so daß der Einfluß der Körpergröße der Tiere ausgeschaltet bleibt), so

findet man trotz dieser gleichen Größe oft sehr erhebliche Unterschiede in der Hirngröße; manchmal ist dabei das Großhirn des einen Tieres zwei- oder viermal so groß wie das des anderen. Es ist dadurch die für die psychischen Leistungen im Großhirn gegebene stoffliche Grundlage auch bei der einen Form eine sehr viel bessere wie bei der anderen, im Gegensatz etwa zu der Bedeutung der Unterschiede in der Größe des Großhirnes in der Reihe Katze—Panther—Jaguar—Löwe, wo die psychische Leistungsfähigkeit wohl ungefähr die gleiche ist und die Größenunterschiede der Gehirne nur durch die Erfordernisse verschieden großer Körper bedingt werden. Da, wie wir gesehen haben, die Hirngröße sich in einem bestimmten Verhältnis zur Körpergröße ändert, ungefähr parallel den Flächen, so kann man beim Vergleich der Hirngrößen den Einfluß der Körpergrößen ausschalten. Das heißt, man kann Tiere verschiedener Größen vergleichen, indem man ausrechnet, wie groß das Gehirn des einen Tieres wäre, wenn das Tier das gleiche Körpergewicht hätte wie das andere Tier. So kann man, unter Ausschaltung des Einflusses der verschiedenen Körpergrößen, die Großhirnmasse von Mensch und Menschenaffen vergleichen. Dubois hat die Hirngewichte umgerechnet auf Individuen gleichen Körpergewichtes, unter Anwendung der empirisch ermittelten Relation: Hirngröße ändert sich bei sehr nahe verwandten, gleich lebenden Tieren parallel der $\frac{5}{9}$ Potenz des Körpergewichtes. Er fand, daß die Menschenaffen alle gleich große Großhirne besitzen, der Mensch aber ein

viermal so großes Großhirn! Bei *Hapale Jacchus*, *Saimiris sciureus* und *Cebus capucinus* verhalten sich die Großhirne wie 1 : 2 : 4. Die Zelldichte ist dabei stets die gleiche, so daß sich offensichtlich auch die Zahl der Nervenzellen des Großhirnes bei den drei Arten wie 1 : 2 : 4 verhält.

Es ist auffallend, daß wir diese Verdoppelung der Größe und damit der Zahl der Nervenzellen des Großhirnes bei Vergleichung von stammesgeschichtlich zusammenhängenden Formen häufig finden. So ist, auf gleiche Körpergröße umgerechnet, das Großhirn von Maulwurf und Igel doppelt so groß wie das der Spitzmaus; das Großhirn von Springmäusen und Hasen beinahe doppelt so groß wie das der Mäuse usw. Stelle ich die Größe des Großhirnes der Spitzmäuse gleich 1, so kann ich nachstehende sprungweise Größenzunahme des Großhirnes durch Verdoppelung feststellen:

1. Spitzmäuse Größe des Großhirnes gleich 1
gesetzt
2. Otterspitzmaus,
Maulwurf, Igel Großhirngröße fast 2mal so
groß
3. Hasen, Springmäuse . . . etwas unter 4mal so groß
Zibethkatzen, Traguliden etwas über 4mal so groß
4. Katzenartige Tiere . . . etwas unter 8mal so groß
Hunde, Rinder, Hirsche . etwas über 8mal so groß
5. Menschenaffen, Makakus. 16mal so groß
6. Mensch 64mal so groß wie bei der
Spitzmaus, bei Umrechnung
der Hirngröße auf Tiere
gleicher Körpergröße.

Bei anderen Säugergruppen ist die Hirngröße häufig nicht einfach ein Zweifaches, Vierfaches, Achtfaches von der Hirngröße der Spitzmaus. Dies sind Fälle, wo die Zunahme der Großhirngröße nicht einfach durch Verdoppelung geschehen sein kann. Aber die Verdoppelung wird auffallend regelmäßig gefunden bei Formen, die einer Stammesreihe angehören; die Abweichungen sind dann nur geringfügige, und eigentliche Zwischenwerte fehlen. Dubois kam auf dieser Grundlage zur Schlußfolgerung, daß die Größenzunahme des Großhirnes in dieser sprungweisen Form nur erklärt werden könne als verursacht durch das jedesmalige Auftreten von einer Teilung mehr aller Zellen des Großhirnes während der Entwicklung. Denn jede solche Teilung verdoppelt mit einem Schlage die Anzahl der Zellen und damit die Größe des Großhirnes. Es ist eben nur ein solcher periodischer Charakter der Zellteilungen im Gehirn, der ein sprungweises Wachsen der Hirngröße bedingen kann. Sonst haben wir dafür keine Erklärung. Dabei ist die Größenzunahme von Großhirn und Kleinhirn nicht immer eine gleichzeitige; sie kann auch unabhängig voneinander stattfinden. Auch Vermehrung von Zellen durch Auftreten einer Zellteilung mehr in einem beschränkten Abschnitt der Großhirnanlage muß angenommen werden, doch scheint dies nicht häufig zu sein. Weiter könnten Änderungen in der Zellenzahl der ersten Anlage die endgültige Anzahl der Zellen abändern. Das Auftreten solcher Erscheinungen, wodurch die Anzahl der Zellen in der

Stammesgeschichte geändert wurde, kann nicht wohl bestritten werden, weil doch der Unterschied in der Zellenzahl zwischen verwandter Spezies verschiedener Körpergröße erklärt werden muß und weiter, weil bei Arten, die verschiedenen Ordnungen angehören, die Großhirne oft ungleich groß sind (nach Umrechnung auf gleiche Körpergröße) und sich nicht wie 1:1, 1:2 oder 1:4 verhalten.

Die Anzahl der auf folgenden Teilungen einer Nervenzelle des Großhirnes kann keine sehr große sein; würde man annehmen, was nicht zutreffend ist, daß die erste Anlage des menschlichen Großhirnes eine einzige Zelle wäre, so wären, um die endgültige Anzahl Zellen des menschlichen Großhirnes zu ergeben, welche nach Donaldson etwa 9200 Millionen (nach von Economo 14.467 Millionen) beträgt, 33 (oder 34) auf folgende periodische Zellteilungen genügend, denn 33 periodische Zellteilungen würden 8590 Millionen Zellen ergeben. Bei den Menschenaffen wäre dann die Zahl der Zellteilungen zwei weniger, also 31. Besser erscheint es, wenn wir die doch nicht bekannte primitive Zahl der auf folgenden Zellteilungen bei der Spitzmaus mit n bezeichnen, wobei dann n kleiner sein muß als 27. Maulwurf, Igel und Otterspitzmaus haben dann $n + 1$ auf folgende Zellteilungen im Großhirn; primitive Huftiere (Traguliden) $n + 2$, die meisten Huftiere $n + 3$; die Menschenaffen $n + 4$; der Mensch $n + 6$.

Ein hübsches Beispiel für die sprunghafte Verdoppelung der Größe des Großhirnes ergibt die Reihe

Wiesel—Hermelin—Iltis, deren Gehirne, umgerechnet auf gleiche Körpergröße, sich verhalten wie 1 : 2 : 4.

Jede Verdoppelung der Größe des Großhirnes bedeutet Verdoppelung der Zahl der Zellen und damit eine sehr wesentliche Steigerung der potentiell möglichen psychischen Leistungen. Wir sehen denn auch allgemein, daß bei verwandten Tieren diejenigen, die eine kompliziertere Lebensweise führen, welche höhere Leistung des Großhirnes voraussetzt, auch ein doppelt oder viermal so großes Großhirn besitzen. So hat innerhalb der Insektenfresser die unter einfachen Bedingungen lebende Spitzmaus ein nur halb so großes Großhirn wie der grabende Maulwurf mit seinen viel komplizierteren Bewegungen und Sinneseindrücken oder die amphibische laufende und schwimmende Otterspitzmaus.

Von allgemeiner Bedeutung ist nun die Frage, ob wir annehmen müssen, daß die Größenzunahme des Gehirnes in Anpassung an die Anforderungen einer komplizierteren Lebensweise geschieht. Dies dürfte für manche Anpassung des Tierkörpers zutreffend sein, aber für die Größenzunahme des Gehirnes scheint dies nicht der Fall zu sein. Denn wie sollte das Großhirn sein Volumen so plötzlich verdoppeln, nur weil eine kompliziertere Lebensweise dies verlangt? Bei einer allmählichen, in kleinen Schritten verlaufenden Vergrößerung des Gehirnes, bzw. eines kleineren Abschnittes desselben kann man sich sehr gut ein Nebeneinander-Hergehen derselben mit einer Anpassung

an eine kompliziertere Lebensweise denken. Aber bei der sprungweise erfolgenden Vermehrung der Großhirnmasse durch Verdoppelung der Zellenzahl liegen die Verhältnisse anders. Sie wird von irgend welchen äußeren oder inneren Bedingungen hervorgerufen werden, ohne Rücksicht auf die Frage, ob ein Bedarf an einer solchen Zellenverdoppelung für den Organismus von Nutzen ist. Sie wird nicht der Annahme einer mehr komplizierten Lebensweise folgen, da das Tier, bevor die Verdoppelung der Nervenzellen eingetreten ist, den Anforderungen der neuen Lebensweise ja doch nicht genügen könnte. Sie muß der Annahme einer komplizierteren Lebensweise vorausgehen und macht dann dem Tiere den Übergang zu derselben, soweit die psychischen Leistungen in Frage kommen, erst möglich. In dieser Beziehung ist die zweimalige Großhirnverdoppelung in der Reihe Wiesel—Hermelin—Iltis sehr lehrreich. Denn die Lebensweise dieser Tiere ist so ähnlich, daß das im Vergleich zum Wiesel viermal so große Großhirn des Iltis gewiß nicht als Anpassung an von der Lebensweise verlangte kompliziertere psychische Leistungen gedacht werden kann. Wenn das Gehirn des Wiesels für dieses Tier groß genug ist, und das ist wohl gewiß der Fall, so hat der Iltis ein Gehirn, das viel größer ist, als es für die Anforderungen seiner Lebensweise notwendig erscheint. Dieselbe Überlegung gilt wohl auch für die Reihe der drei Affen: *Hapale*—*Saimiris*—*Cebus*, denn die Lebensweise von *Cebus* ist kaum so viel kom-

plizierter wie die von *Hapale*, daß viermal so viel Großhirnzellen notwendig erscheinen können.

Und wie ist es beim Menschen? Der moderne Kulturmensch braucht gewiß viel und viel mehr Nervenzellen im Großhirn als die Menschenaffen. Aber der primitive Australier oder Papua oder der Mensch der Eiszeit hatte, umgerechnet auf gleiche Körpergröße, schon ungefähr das gleiche Großhirn mit der gleichen Anzahl von Nervenzellen wie der Kulturmensch. Wir leisten aber mit dieser ungefähr gleichen Masse an Zellen so unendlich viel mehr wie der primitive Mensch, daß man wohl behaupten kann, jene primitiven Menschen haben, bzw. hatten ein Großhirn, das an Größe, an Zahl der Nervenzellen ihre Bedürfnisse weit überstieg und gar nicht ausgenutzt wurde. An der Wurzel des Menschengeschlechtes war eben eine zweimalige Verdoppelung der Zellenzahl des Großhirnes eingetreten, die nun eine besonders hohe Entwicklung der psychischen Leistungen ermöglichte, weit über das hinaus, was Menschenaffen können. Aber der primitive Mensch beweist, daß für den normalen Bedarf des Menschen, für den ursprünglichen Kampf ums Dasein mit der Natur, längst nicht die riesige Zahl von Nervenzellen des Großhirnes notwendig ist, die der Mensch besitzt. Er lernte es erst ganz allmählich und in sehr verschiedenem Maße, die dadurch gegebenen Möglichkeiten auszunutzen.

Es ist auch kaum annehmbar, daß das menschliche Großhirn schrittweise, in Zusammenhang mit den

gesteigerten Anforderungen der modernen Bildung, vergrößert worden sei, etwa unter dem Einflusse einer Auslese nach Darwin. Denn philosophisches Denken, höhere mathematische oder musikalische Begabung, sie verlangen gewiß ziemlich viel Nervenzellen, aber sie haben kaum irgendwelchen Selektionswert. Es muß der Entwicklungsgang umgekehrt gewesen sein. Irgendwelche Faktoren der embryonalen Entwicklung riefen eine Vermehrung der auf folgenden Zellteilungen des Großhirnes hervor und stellten damit plötzlich dem Urahnen des Menschen sehr viel mehr Nervenzellen zur Verfügung; er konnte von da ab viel mehr leisten, viel kompliziertere Handlungen verrichten, aber der Mensch brauchte doch sehr lange Zeit, bis er es lernte, sein Gehirn auszunutzen, und vielleicht sind wir noch nicht am Ende der gegebenen Möglichkeiten.

Wenn wir darauf hinweisen, daß primitive Menschenrassen die im Großhirn vorhandene Zellmasse noch nicht so auszunutzen gelernt haben wie wir, so ist dabei zu betonen, daß sie es teilweise wohl gar nicht können. Denn die Leistungsfähigkeit des Großhirnes hängt nicht allein ab von der Zahl der vorhandenen Zellen, sondern auch vom Einflusse einiger Hormone, die erst wesentliche Leistungen des Gehirnes auf der Höhe des Kulturmenschen bringen. Es kann uns denn auch nicht wundern, daß z. B. manche Negerstämme, obwohl das Großhirn dort so groß ist und so viele Zellen zählen dürfte wie das des Europäers, dennoch eines wissenschaftlichen Studiums, wie etwa der Medizin,

gar nicht fähig sind. Aber bei anderen Negerstämmen erweist sich das Gehirn beim Studium als sehr leistungsfähig, vielleicht ebenso wie das des Europäers, obwohl auch diese Neger normalerweise unter Bedingungen leben, die diese Fähigkeit des eingehenden wissenschaftlichen Studiums ebensowenig verlangt haben wie bei denjenigen Negerstämmen, die zum Studium nicht befähigt erscheinen.

Wohl ebenso unvollkommen ausgenutzt wie beim primitiven Menschen erscheint das so stark vergrößerte Gehirn des Iltis und Cebus. Maulwurf und Otterspitzmaus tun dies im Vergleich zu den Spitzmäusen schon viel mehr. Das im Vergleich zu den Traguliden verdoppelte Großhirn der Rinder und Antilopen ermöglichte vielleicht erst das Herdenleben. Das große Hirn der Menschenaffen gibt diesen schon bemerkenswerte Fähigkeiten, wie primitive Benutzung von Werkzeugen. So spricht manches für die Richtigkeit der Auffassung Dubois', daß die progressive Entwicklung der psychischen Leistungen der Säugetiere und auch anderer Wirbeltiere nicht etwa die Zunahme der Größe des Gehirnes bedingte, sondern daß letztere vorausging, indem eine Vermehrung der Zahl aufeinanderfolgender Teilungen aller Zellen der Anlage dem Tiere ein immer größeres Zellenmaterial zur Verfügung stellte.

Beim Gehirn der Säugetiere haben wir es mit einer andauernden Vermehrung der Anzahl aufeinanderfolgender, mehr oder weniger genau periodischer Zellteilungen zu tun. Bei vielen niederen Tieren dagegen, deren Körper oder

doch verschiedene Organe aus einer relativ geringen, fixierten Zahl von Zellen aufgebaut wird, bei einer sehr beschränkten Anzahl aufeinander periodischer Zellteilungen, muß eher eine Verringerung der Zellenzahl im Laufe ihrer Stammesgeschichte angenommen werden. Diese mag, wie schon hervorgehoben wurde, manchmal gleichgültig gewesen sein, oft dürfte sie auch die Leistungsfähigkeit soweit herabgesetzt haben, daß die Existenzmöglichkeit der betreffenden Tiere dadurch vermindert wurde. Die Ansprüche verschiedener Organe an die Zahl der Zellen, woraus sie aufgebaut sind, dürften a priori verschieden sein; ebenso beim gleichen Organ, je nachdem eine höhere oder einfachere Leistung verlangt wird. Besonders auffallend ist wohl ein Vergleich der Anzahl der Nervenzellen des Gehirnes bei den der Wurzel des Wirbeltierstammes nahestehenden Appendikularien (bei *Fritillaria* nur 39 Zellen) mit der Zahl der Zellen im Großhirn allein des Menschen (ca. 10 Milliarden Zellen).

So tritt als Faktor bei der Umgestaltung der Organismen eine Änderung in der Zahl der periodischen Zellteilungen bei der Anlage der Organe hervor, manchmal die Zellenzahl und damit die Leistungsfähigkeit in das unendliche vermehrend, vielfach auch die Zahl der Zellen vermindern und damit oft die Leistung vereinfachend. Immer aber muß der Organismus den von seiner Umwelt gestellten Anforderungen genügen, immer muß er angepaßt bleiben, oder er wird ausgeremert. Wie die Änderungen in der Anzahl periodischer Zell-

teilungen sich auch für den Organismus auswirken mögen, sie schaffen neue Verhältnisse, die nicht als Anpassungen an neue Existenzbedingungen hervorgerufen werden und die vielfach der Annahme einer geänderten Lebensweise vorausgehen müssen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1932

Band/Volume: [72](#)

Autor(en)/Author(s): Versluys Jan

Artikel/Article: [Periodische Zellteilung und ihre Bedeutung für die Entstehung neuer Formen im Tierreich. 23-48](#)