

Die allgemeine biologische Bedeutung der Cerebralisations-Studien

Autor(en): **Portmann, Adolf**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie Suisse des Sciences Medicales = Bollettino dell' Accademia Svizzera delle Scienze Mediche**

Band (Jahr): **8 (1952)**

Heft 3

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-307086>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Die allgemeine biologische Bedeutung der Cerebralisations-Studien

Von Adolf Portmann, Basel

Wer auf irgend einem biologischen Arbeitsfelde Tierformen als Objekte seiner Forschung benützt, rechnet dabei mit stillschweigend angenommenen Voraussetzungen, sei es die systematische Einordnung einer Art, die Kenntnis der Lebensweise oder der geographischen Verbreitung. Zu diesen Voraussetzungen gehört auch das Wissen um die Differenzierungshöhe einer Lebensform. Der Physiologe und der Genetiker sprechen von «höheren» und «niederen» Graden der Organisation, und sie rechnen damit, daß der Zoologe über diese Fragen der Ranghöhe sicheren Bescheid weiß.

Die genaue Bestimmung dieser Differenzierungshöhe ist eine komplizierte Aufgabe und eine ihrer wichtigsten Komponenten ist die Erfassung des Ausbildungsgrades der höchsten Nervenzentren, die Bestimmung der Cerebralisation einer Art. Wir berichten im folgenden über eine Methode quantitativer Bestimmung der Cerebralisation bei Wirbeltieren, die in den letzten Jahren in der Basler Zoologischen Anstalt für Vögel und Säuger ausgearbeitet worden ist. Sie dient der biologischen Grundlagenforschung und ist eine unerläßliche Bedingung jeder Erörterung der Evolutionsfragen.

Seit *Cuvier* wissen wir, daß die einfache Proportion von Hirn- und Körpergewicht keinen Aufschluß über die Differenzierungshöhe eines Wirbeltiers geben kann. Seither sind viele Versuche unternommen worden, um die Gesetzmäßigkeiten des Verhältnisses von Körper- und Hirngröße zu erfassen. Am weitesten ist wohl das Unternehmen von *E. Dubois* (1897) bekannt geworden, der, auf den Arbeiten von *Snell*, *Brandt* u. a. aufbauend, das Hirngewicht als eine exponentielle Funktion des Körpergewichts dargestellt hat.

In seiner Gleichung

$$e = c \cdot s^r$$

bedeutet *e* das Hirngewicht, *s* das Körpergewicht, *r* den Relations-exponenten und *c* den Cerebralisationsfaktor, der Aufschluß über die zentralnervöse Differenzierungshöhe geben soll. *Dubois* glaubte, em-

pirisch nachgewiesen zu haben, daß der Relationsexponent, den er für Säuger mit 0,56 angab, für diese Tiergruppe eine Konstante sei. *Lapicque* (1907) war der Auffassung, die Gültigkeit dieser Konstante auch für die Vögel nachgewiesen zu haben. Es ist mir gelungen, in ausgedehnten Untersuchungen (seit 1942, publiziert 1946) für Vögel nachzuweisen, daß dieser Exponent nicht konstant ist, und daß die Annahme von *Dubois* und *Lapicque* auf einem zu kleinen Material beruhte. Fr. *Wirz* hat 1950 in unserem Laboratorium dasselbe für Säuger gezeigt. Unabhängig von uns ist der Nachweis für die Ungültigkeit von *Dubois'* Annahme in London von *Sholl* (1947) geführt worden. Damit fallen auch alle die Folgerungen dahin, die aus *Dubois'* Berechnungen gezogen worden sind, einmal die von ihm selbst und von *Lapicque* ermittelten Cerebralisations- oder Cephalisationsfaktoren, die ein Maß der Organisationshöhe zu bieten versprochen, ferner die Angaben über Cephalisations sprünge, die den Evolutionsvorgang darstellen sollten.

Wir haben seit 1942 einen neuen Weg beschritten, um zu einem Maß für die Cerebralisation zu gelangen. Wir gingen aus von der bereits von vielen Neurologen durchgeführten Sonderung des Gehirns in Elementarapparat und höhere Integrationszentren, Diese Gliederung wurde zu einer praktischen Sonderung der Hirnteile ausgebaut, die auf Vögel und Säuger angewendet worden ist. Als Maß für den Entwicklungsgrad der Integrationsorte dient nicht der eigene Elementarapparat eines jeden Gehirns. Dieser Apparat, den wir als «Stammrest» bezeichnen, ist in den verschiedenen Gruppen einer eigenen Evolution unterworfen: er ist bei gleicher Körpergröße bei verschieden differenzierten Arten verschieden groß. Durch ausgedehnte Messungen bestimmten wir für Vögel wie Säuger jeweils die Gruppe, die den niedrigsten Wert für den Elementarapparat aufweist. Die Beziehung Körpergröße-Stammrest folgt einer einfachen Allometrieregeln. Es läßt sich damit für jede Körpergröße der niedrigste Wert des Stammrestes ermitteln – bei Vögeln findet er sich in der Gruppe der Hühner, unter den Säugern zeigen ihn die Insectivora.

Dieser niedrigste Wert – die Grundzahl – liefert für jedes Körpergewicht die Maßeinheit für die Messung der Integrationsorte. Wir erhalten so Indices, die bei Säugern das Neopallium, das Riechhirn, das Kleinhirn und den Stammrest betreffen, bei Vögeln die Hemisphären, die optischen Zentren (= Mittelhirn), das Kleinhirn und den Stammrest. Die Tab. 1 und 2 bieten eine Übersicht über die Indices, die sich für die höchsten Integrationsorte ergeben: für das Neopallium bei Säugern, für die Hemisphären bei Vögeln und einigen Reptilien. Die exakten Werte, welche die Indexmethode liefert, können durch keine morphologische Untersuchung des Gehirns ersetzt werden. Weder die Gestaltung

Tabelle 1
Indices des Neopalliums (zusammengestellt aus K. Wirz 1950)

Soricidae	0,76						
Erinaceidae	0,77						
Microchiroptera	1,13						
Cricetidae	1,80						
Muridae	1,92						
Sciuridae		5,23					
Hystriidae		7,25					
Dasytus	7 2,82						
Mustelidae			13,2				
Canidae				16,7			
Felidae				18,4			
Ursidae					23,3		
Tragulidae			12				
Suidae			14				
Cervinae						28,2	
Bovidae					20,1		
Giraffidae						29,5	
Procarvia		8,51					
Elephas							70,0
Tapirus			12,6				
Equidae						32,3	
Prosimia			13,5				
Cercopithecidae						38,3	
Ponginae						49,0	
Homo							170,0

Tabelle 2
Hemisphären-Indices bei Vögeln und Reptilien (bei Vögeln Mittelwerte für Gruppen)

	1	4	8	12	16
Psittaci					14,95
Striges					14,53
Corvidae					14,60
Pici					12,53
Paridae				8,06	
Sphenisci				9,31	
Steganopodes				9,71	
Accipitres				8,52	
Gressores			6,85		
Anseres			5,70		
Struthiones			4,27		
Casuarii			4,18		
Ralli			5,54		
Larao-Limicolae			5,16		
Columbae	3,52				
Galli	2,93				
Lacerta agilis	1,0				
Tropidonotus natrix	1,0				

des Vogelhirns noch die des Gehirns der Säuger läßt auch nur entfernt die großen Unterschiede in der Entwicklung von Hemisphären oder Neopallium vermuten, welche die Indices uns aufdecken.

Wir dürfen vom Index nicht mehr erwarten, als er geben kann: er gibt uns Auskunft über die Masse eines Integrationsortes im Vergleich zu der für ein bestimmtes Körpergewicht typischen Masse eines einfacher organisierten Teiles des Hirnstammes. Auf keinen Fall dürfen wir solche Indices als Maß für komplexe Qualitäten, wie Intelligenz, Instinktorganisation, psychische Differenzierung, auffassen. Wohl bringen sie auch diese Qualitäten zum Ausdruck, zudem aber auch die vielen uns noch wenig bekannten physiologischen Leistungen der einzelnen Hirnteile, welche gerade bei Warmblütern so wichtig sind.

Daß wir für ein Gehirn mehrere Indices, und zwar für funktionell sehr verschiedenwertige Teile bestimmen können, erlaubt die Aufstellung von Indexgruppen, und damit einen viel intensiveren Vergleich der Cerebralisation, als es bisher möglich gewesen ist. Durch die Indexgruppen lassen sich besonders deutlich die Evolutionsstufen charakterisieren. Wir stellen in Tab. 3 einige derartige Beispiele zusammen.

Tabelle 3
Indexgruppen für Vögel

	Stammrest	Mittelhirn	Kleinhirn	Hemisphäre
<i>Jynx torquilla</i>	1,21	0,82	0,86	4,625
<i>Dryobates medius</i>	1,56	1,04	1,63	11,04
<i>Muscicapa striata</i>	1,13	0,84	0,97	4,28
<i>Parus major</i>	1,44	1,17	1,09	8,92
<i>Larus ridibundus</i>	1,42	1,25	1,70	5,36
<i>Fratercula artica grabae</i>	2,03	1,15	2,48	7,57

Ähnliches leisten die Indexgruppen für die Charakteristik von Typen wie die Tag- und Nachtraubvögel, die sich beide durch hohe Augenorganisation und -größe auszeichnen. Die Indices sprechen deutlich von der völlig verschiedenen zentralen Organisation:

	Stammrest	Mittelhirn	Kleinhirn	Hemisphäre
<i>Accipiter nisus</i>	1,86	1,49	1,69	5,40
<i>Asio otus</i>	2,48	0,86	1,51	14,22

Bei ähnlicher Kleinhirnmasse sind die Anteile des Stammrestes bei den zwei Gruppen auffällig verschieden, außerdem ist der Kontrast der Mittelhirnindices und der der Hemisphären in seinem Antagonismus aufschlußreich.

Tabelle 4
Indexgruppen für Säuger (Mittel für Gruppen nach K. Wirz 1950)

		Neopallium-I.	Riechhirn-I.	Cerebral-I.	Stammrest-I.
Nager	Muridae	1,92	0,638	0,61	1,28
	Cavioidea	7,00	1,28	1,72	2,95
Hasen	Oryctolagus	4,60	0,77	1,29	2,82
	Lepus	5,10	0,81	1,34	2,67
Subungulata	Procavia	8,5	1,58	1,74	2,82
	Elephas	70,0	1,36	30,20	9,95
Unpaarhufer	Tapiridae	12,6	1,82	2,92	3,20
	Equidae	32,3	1,65	5,34	6,82
Paarhufer	Suidae	14,1	1,15	2,34	3,44
	Cervinae	28,2	2,30	4,00	6,26

Die Beispiele für Säuger (Tab. 4) zeigen eindrücklich, wie verschiedenes Niveau der Differenzierung wir vergleichen, wenn wir Ratten und Meer-schweinchen nebeneinander verwenden; die Indices für Kaninchen und Hasen machen auf einen wenig beachteten Unterschied aufmerksam und belegen die Möglichkeiten der feineren Nuancierung von Differenzierungsstufen, die sich durch Indexgruppen ergeben.

Die Bedeutung des Riechhirnanteils der Säuger läßt sich drastisch demonstrieren, wenn der Index des Riechhirnes in % des Neopallium-indexes ausgedrückt wird; die Tab. 5 bietet so eine erwünschte Präzision für die bei Säugern so wichtige Unterscheidung von archaischen makrosmatischen und evoluierten mikrosmatischen Typen.

Der Igel zeigt das Extrem der bisher untersuchten makrosmatischen

Tabelle 5
Riechhirnindex in % des Neopalliumindexes (nach K. Wirz 1950)

	über 100	20	15	10	5	1	unter 1
Erinaceidae	234,0						
Talpidae	123,0						
Dasybus	135,0						
Muridae		32,8					
Cavioidea			18,2				
Hyaenidae				14,0			
Canidae					10,1		
Felidae					5,9		
Procavia			18,6				
Elephas						1,3	
Tapirus				14,4			
Equus					5,1		
Cercopithecidae							0,59
Ponginae							0,08
Homo							0,29

Säuger, das andere Extrem, das vom Schimpansen (nicht vom Menschen!) repräsentiert wird, dürfte bei einer ponderalen Analyse des Cetaceenhirns noch übertroffen werden.

Besonders aufschlußreich ist der Vergleich der Hemisphärenindices bei verschiedener Körpergröße, den wir bei Vögeln durchgeführt haben. Während in einzelnen Gruppen diese Indices bei verschiedener Körpermasse einander nahe bleiben (z. B. bei Enten und Raubvögeln), so steigen sie bei andern in sehr verschiedenem Maße an. Wählen wir je 2 Vertreter mit verschiedenem Körpergewicht, die derselben Ordnung angehören, so finden wir für Vögel folgende Extreme (Tab. 6):

Tabelle 6

Ordnung	Art	Körpergewicht g	Index der Hemisphären
Entenvögel	<i>Anas crecca</i>	300	5,47
	<i>Cygnus olor</i>	11 000	5,16
Raubvögel	<i>Falco tinnunculus</i>	230	8,24
	<i>Aquila chrysaetos</i>	5 300	8,64
Hühner	<i>Coturnix coturnix</i>	85	2,36
	<i>Pavo cristatus</i>	3 500	3,74
Rallen	<i>Porzana porzana</i>	80	3,88
	<i>Porphyrio porphyrio</i>	500	7,86
Reiher	<i>Ixobrychus minutus</i>	136	4,52
	<i>Leptoptilus crumeniferus</i>	6 200	14,22
Ruderfüßer	<i>Phalacrocorax carbo</i>	2 200	7,08
	<i>Pelecanus onocrotalus</i>	9 000	12,07
Papageien	<i>Melopsittacus undulatus</i>	37	7,40
	<i>Ara ararauna</i>	850	28,02

Evolution der Körpergröße bedeutet also bei den einzelnen Gruppen etwas sehr verschiedenes hinsichtlich der Hemisphärenausbildung. Im einen Fall vergrößern sich die Hemisphären proportional dem gesteigerten Gewicht (Enten, Raubvögel), in andern Gruppen (so im Extrem bei Rallen, Ruderfüßern, Papageien) wird die Hemisphärengröße bei zunehmender Körpergröße weit über den Wert hinaus erhöht, der bei völliger Entsprechung genügen müßte. Die Säuger zeigen Entsprechendes: das Gehirn der Marder z. B. nimmt mit steigendem Körpergewicht sehr viel mehr zu als etwa das gleich großer Nager, z. B. von verschiedenen Arten der Eichhörnchen:

	Körpergewicht	Hirngewicht
Hermelin	350	5,9
Europäisches Eichhörnchen	350	6,2
Edelmarder	1600	21
Javahörnchen	1400	12

Die Bedeutung dieser Steigerung kennen wir noch nicht; doch mahnen uns die Indexwerte eindrucklich daran, daß die Größenzunahme des Gehirns noch eine Reihe ungelöster Probleme aufgibt. Die Indexmethode erlaubt uns aber auch, diese Probleme präziser zu stellen und die für ihre Beantwortung geeigneten Gruppen zu finden.

Wir haben jüngst (1951) auf einen weiteren Problemkreis hingewiesen, der durch die exaktere Bestimmung der Cerebralisation geklärt wird: es ist die umstrittene Zuordnung der Ontogenesetypen zum allgemeinen Differenzierungsgrad, eine Beziehung, die für unsere Vorstellungen über die Evolution der Gruppen bedeutungsvoll ist. Hier sei nur das allgemeine Ergebnis kurz skizziert:

Bei Beginn unserer Cerebralisationsstudien hatten wir bereits den Nachweis erbracht (*Portmann* 1939), daß die zwei typischen Jugendformen der Warmblüter, Nestflüchter und Nesthocker, in den verschiedenen Klassen der Warmblüter ganz verschiedene morphologische Wertigkeit besitzen: bei Vögeln ist der reptilienartige Nestflüchter die ursprüngliche, der Nesthocker die evoluierte Jugendgestalt; bei Säugern ist es umgekehrt. Diese Zusammenhänge sind früher ausführlich dargestellt worden. Die Tab. 7 stellt die Verhältnisse für alle Amniota nochmals zusammen.

Säuger		B Nestflüchter A Nesthocker	↑ Evolutionsrichtung
Vögel	B Nesthocker A Nestflüchter		
Reptilien	Primärer Nestflüchter		

Wir vergleichen die Indices des jeweils wichtigsten Integrationsortes, des Neopalliums bei Säugern und der Hemisphären bei Vögeln, mit den typischen Ontogenesezuständen und finden, daß in beiden Gruppen die Arten mit höchsten Indices den Ontogenesezustand B aufweisen: Nesthocker bei Vögeln, Nestflüchter bei Säugern (wir sehen vom Menschen ab), in beiden Gruppen aber treten bei niedrigem Indexwert beide Ontogenesetypen nebeneinander auf.

Diese Tatsachen lassen nur einen Schluß zu: Bei Vögeln wie bei Säugern ist auf niedrigen Cerebralisationsstufen bereits die Evolution vom archaischen zum höheren Ontogenesetypus vollzogen worden. Anders gefaßt: die Evolution der Ontogeneseform geht bei Warmblütern der höheren Cerebralisation voraus. Diese *Regel der evolutiven Präzedenz der Ontogenese* ist für ein gesamtes Bild der Gruppenevolution sehr

wichtig, macht sie doch wahrscheinlich, daß die höheren Ontogenesetypen eine der Voraussetzungen für die höchsten Stufen der cerebralen Evolution darstellen. Diese Feststellung, die erst durch die Indexmethoden einen größeren Grad der Sicherheit erlangt, geht Hand in Hand mit der neuerdings von paläontologischer Seite hervorgehobenen Tatsache, daß auch die allgemeine Evolution der äußeren Körpergestalt und der Körpergröße jeweils in jeder Warmblütergruppe der höheren Cerebralisation vorausgehen (*T. Edinger, 1950*).

Die Indexmethoden für die exaktere Bestimmung der Cerebralisation ermöglichen schon in ihrer jetzigen Form einen präziseren Vergleich von verwandten Arten hinsichtlich der Differenzierungshöhe. Sie bieten so eine wichtige Grundlage für die Erörterung der Evolutionsprobleme. Wir sind uns darüber klar, daß diese Methoden sich der Sonderart des Nervensystems der einzelnen Gruppen anpassen müssen und daß jede schematische Übertragung gefährlich wäre.

Dieses Abstimmen unserer Methoden auf die Eigenart anderer Gruppen ist im Gange. Bereits sind erste Schritte zur Untersuchung der Arthropoden getan, und schon seit zwei Jahren sind Arbeiten im Gange, die dasselbe für Mollusken leisten sollen. Erst vor wenigen Monaten sind auch die einleitenden Vorarbeiten begonnen worden, die zur quantitativen Erfassung der Hirnzentren bei Cephalopoden führen sollen. Die Cerebralisationsstudien bilden eine Basis für die vergleichende Physiologie und Psychologie, für die Evolutionsforschung wie für die Genetik. Sie dürfen als ein wichtiges Glied biologischer Grundlagenforschung aufgefaßt werden.

Zusammenfassung

Es wird für Vögel und Säuger eine Bestimmung von Indices dargestellt, welche eine günstigere Repräsentation des Cerebralisationsgrades ergibt als die weitverbreitete Methode von *E. Dubois*. Diese neuen Indices beruhen auf dem Massenvergleich der Integrationsorte mit einem als Einheit dienenden Elementarapparat, der einem Teil des Hirnstammes entspricht. Die Indexgruppen, die so für jede Art gebildet werden, erlauben eine gute Nuancierung der Cerebralisation. Es wird der Nachweis erbracht, daß die Größenzunahme der höheren Integrationsorte bei den verschiedenen Gruppen der Warmblüter in verschiedenen Proportionen vor sich geht. Der Vergleich der Ontogenesetypen mit dem Grad der Cerebralisation zeigt für Vögel und Säuger die evolutive Präzedenz des Ontogenesetypus: zuerst bildet sich die besondere Ontogenese der höheren Gruppe, erst nachher folgt die Cerebralisation.

Résumé

Présentation d'une méthode de détermination de l'indice de cérébralisation chez l'oiseau et le mammifère, qui donne une idée plus juste du degré de cérébralisation que la méthode généralement employée de *E. Dubois*. Ces nouveaux indices sont calculés en comparant la masse des lieux d'intégration à celle d'un système élémentaire pris comme unité, ce dernier correspondant à un fragment du tronc cérébral. Les séries d'indices, qui peuvent être calculés pour chaque espèce animale, permettent de nuancer très finement le degré de cérébralisation. On a pu prouver ainsi que l'augmentation volumétrique des points d'intégration supérieurs dans les diverses espèces d'animaux à sang chaud se fait selon des proportions différentes bien déterminées. En comparant les types ontogéniques avec le degré de cérébralisation chez l'oiseau et le mammifère, on peut observer d'abord l'évolution du type ontogénique: le type ontogénique supérieur précède toujours le développement de la cérébralisation.

Riassunto

L'autore descrive una propria determinazione di indici per gli uccelli ed i mammiferi, la quale permette una migliore rappresentazione del grado di cerebralizzazione che non il comune metodo di *E. Dubois*. I nuovi indici sono determinati in base al confronto della massa dei punti di integrazione con quella di un'apparato elementare rappresentante l'unità, il quale corrisponde ad una parte del tronco cerebrale.

I gruppi di indici così determinati per ogni specie, permettono una determinazione migliore del grado di cerebralizzazione. L'autore prova che l'aumento volumetrico dei punti superiori di integrazione nei singoli gruppi di mammiferi si svolge in proporzioni diverse. Il confronto dei tipi di ontogenesi con il grado di cerebralizzazione mostra per gli uccelli ed i mammiferi una precedenza evolutiva del tipo di ontogenesi: in primo luogo si sviluppa l'ontogenesi particolare dei gruppi superiori e solo dopo ne segue la cerebralizzazione.

Summary

A method of determination of indices for birds and mammals is shown which gives a better representation of the degree of cerebralisation than the much used method of *E. Dubois*. These new indices depend on a comparison of the mass of the integration regions with that of an elementary apparatus which serves as a unit, corresponding to a part of the brain stem. The index groups, which are thus made for every type, make it possible to distinguish nuances of cerebralisation. Proof is given that

the increase in size of the higher integration regions in the different groups of the warmblooded animals occurs in different proportions. The comparison of ontogenetic types with the degree of cerebralisation shows, for birds and mammals, an evolutive precedence of the ontogenetic types: first the particular ontogenesis of the higher groups is built up, and only after that follows the cerebralisation.

Dubois, E.: Bull. Soc. Anthropol. Paris **1897**, 4, 8. – *Edinger, T.:* Experientia **6**, 7 (1950). – *Lapicque, L.:* Bull. Soc. Anthropol. Paris **1907**, 5, 8. – *Portmann, A.:* Rev. Suisse de Zool. **1939**, 46. – *Portmann, A.:* Alauda **1946/47**, 14 u. 15. – *Portmann, A.:* Rev. Suisse de Zool. **1951**, 58. – *Sholl, D.:* Proc. R. Soc. B. **135** (1948). – *Wirz, K.:* Acta Anatomica **1950**, 9, 1/2.