

Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

ERNST SUTTER

aus Bühler (Appenzell A.-Rh.)

Springer Basel AG 1943

Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

ERNST SUTTER

aus Bühler (Appenzell A.-Rh.)

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der
Herren Professoren Dr. A. PORTMANN und Dr. R. GEIGY

Basel, den 9. März 1943

Prof. Dr. H. ERLLENMEYER, Dekan

ISBN 978-3-7643-8051-9

ISBN 978-3-0348-7282-9 (eBook)

DOI 10.1007/978-3-0348-7282-9

Separatabdruck aus Denkschrift der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft

Band LXXV, Abh. 1, 1943

Vorbemerkung

Seit mehreren Jahren werden in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel Arbeiten durchgeführt, deren wichtigstes Ziel es ist, die verwandtschaftlichen Beziehungen der vielgestaltigen Gruppen der Vögel durch eingehende Prüfung der Ontogenese, vor allem der post-embryonalen Periode derselben aufzuklären. Es hat sich bei diesem Unternehmen bald gezeigt, dass eine wesentliche Vertiefung der Einsicht in die so umstrittenen Beziehungen der Vogelgruppen nur erreicht werden konnte, wenn sowohl die Ontogenesezustände wie auch die Reifeformen einer neuen vergleichenden Prüfung unterworfen wurden (PORTMANN 1935, 1938, 1942). Die Beobachtungen über den Verlauf und die Gestaltveränderungen der Ontogenese können nur sinnvoll verstanden werden, wenn die morphologische Wertigkeit ontogenetischer Zustände geklärt ist. Diese Klärung ihrerseits ist aber nur möglich, wenn eine vom Urteil über ontogenetische Stadien möglichst unabhängige Rangordnung der adulten Vögel gesichert ist — eine Voraussetzung, die von den gebräuchlichen ornithologischen Systemen nicht in allgemein anerkannter Weise geboten wird. Diese Situation hat uns von den Studien über die Ontogenese immer mehr auch zu Untersuchungen über die Morphologie der Reifeformen geführt.

Unsere Arbeit ging seinerzeit von der Evolutionstheorie als einem fruchtbaren heuristischen Prinzip aus. Im Laufe der Zeit aber hat sich die Arbeitsweise geklärt; sie hat sich von der evolutionistisch gefassten Ausdrucksart frei gemacht und wird jetzt auf der Basis streng morphologischen Vergleichens durchgeführt. Die evolutionistische Deutung erscheint dabei als eine mögliche Interpretation der Ergebnisse, die aber selber von ihr unabhängigen Wert beanspruchen. Unsere besondere Aufmerksamkeit gilt seit einigen Jahren bereits der Cerebralisation der Vögel; wir folgen dabei einem Plane, über den 1942 die ersten Hinweise veröffentlicht worden sind. Diese Studien über Cerebralisation wurden erweitert durch quantitative Untersuchungen über die Ontogenese des Gehirns, über die eine erste Veröffentlichung von PORTMANN und SUTTER 1940 erschienen ist.

Bereits die Ergebnisse unserer vorbereitenden Arbeiten haben die Aufmerksamkeit auf den wenig beachteten Umstand gelenkt, dass die Gruppen der Hühner und der Sperlingsvögel durch ihre sehr ausgeprägten Gegensätze einen günstigen Ausgangspunkt für vergleichende Untersuchungen bieten. Die Hühner, deren Jugendstadien Nestflüchter sind, verkörpern zugleich den rangniedrigsten Vogeltypus unter den bisher zugänglich gewordenen Gruppen, während die Passeres mit ihrer Nesthockerentwicklung eine der ranghöchsten Vogelgruppen darstellen. Als Kriterien der Ranghöhe dient der Cerebralisationsgrad. Es zeigt sich, dass sichere Beziehungen zwischen Ontogenesetypus und Ranghöhe bestehen; es gelingt der Nachweis (PORTMANN 1942), dass für ranghohe Vogeltypen die Ausbildung über Nesthockerzustände obligatorisch ist, während den rangniedrigen Gruppen sowohl Nesthocker- als Nestflüchterstadien als Entwicklungsweg dienen können.

Die Beziehung zwischen Ranghöhe und Ontogenesetypus ist bisher mehr aus vielen wichtigen Zeichen in allgemeiner Weise erschlossen worden; es bedarf zur weiteren Klärung der Zusammenhänge nunmehr eingehenderer Darlegung aller Tatsachen und gründlicher Erörterung der Einzelfragen. Diese Arbeiten sind im Gange und sollen unter dem allgemeinen Titel «Studien zur vergleichenden Morphologie der Vögel» im Laufe der nächsten Jahre erscheinen.

A. PORTMANN

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	VII
Untersuchungs- und Auswertungsmethoden	1
I. Das embryonale und postembryonale Hirnwachstum einiger <i>Phasianidae</i>	7
A. Haushuhn (<i>Gallus gallus</i> L.)	7
1. Material	7
2. Adulthirn	7
3. Der zeitliche Verlauf des Wachstums	8
4. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum	18
5. Die Formänderungen des Gehirns	25
B. Jagdfasan (<i>Phasianus colchicus</i> L.)	28
C. Wachtel* (<i>Coturnix c. coturnix</i> L.)	33
II. Das embryonale und postembryonale Hirnwachstum einiger <i>Passeres</i>	35
A. Star (<i>Sturnus v. vulgaris</i> L.)	35
1. Material	35
2. Adulthirn	36
3. Der zeitliche Verlauf des Wachstums	37
4. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum	46
5. Die Formänderungen des Gehirns	50
B. Amsel (<i>Turdus m. merula</i> L.)	54
C. Rabenkrähe (<i>Corvus c. corone</i> L.)	58
III. Über die stofflichen Veränderungen der Hirnsubstanz während des Wachstums	62
A. Stickstoff und andere Bestandteile der Trockensubstanz	62
B. Über den Wassergehalt	66
C. Vergleich des Trockensubstanzgehaltes bei den <i>Phasianidae und Passeres</i>	68
IV. Vergleich <i>Phasianidae - Passeres</i>	71
A. Das embryonale Wachstum	71
B. Der zeitliche Verlauf des Wachstums	78
C. Die Formänderungen des Gehirns	80
D. Das gesamte Körperwachstum	87
V. Das Hirnwachstum der Haustaube (<i>Columba livia</i> Gm.) im Vergleich zum Hirnwachstum der <i>Passeres</i>	91
Zusammenfassung	96
Literatur	99
Tabellarischer Anhang	103

Einleitung

Die vorliegende Arbeit stellt sich die Aufgabe, das in früheren Veröffentlichungen in grossen Zügen entworfene Bild des Hirnwachstums der Vögel zu erweitern und eine genauere Formulierung der Tatbestände zu versuchen. Um eine solide Grundlage für die vergleichende Betrachtung zu schaffen, wurde das spätere embryonale und gesamte postembryonale Gewichtswachstum des Gesamthirns, der Hemisphären, des Cerebellums, der Corpora bigemina und des Stammrests bei je 3 Vertretern der *Phasianidae* aus der Ordnung der *Galli* (Haushuhn, Jagdfasan, Wachtel) und der *Oscines* aus der Ordnung der *Passeres* (Star, Amsel, Rabenkrähe) untersucht. Neben den eigenen Wägungen standen mir dabei mehrere Gewichtsserien aus dem umfangreichen Analysenmaterial der Basler Zoologischen Anstalt zur Verfügung. Eine ähnliche Bearbeitung hat bis dahin erst das Hühnergehirn durch LATIMER (1925a) erfahren, der das postembryonale Wachstum von 4 Hirnabschnitten beschrieben hat; er bediente sich dabei jedoch einer von der unsrigen etwas abweichenden Trennungsmethode. Weiterhin analysierte KAUFMANN (1927) das postembryonale Wachstum des Gesamtgehirns bei der Haustaube. Das embryonale Hirnwachstum — ebenfalls nur des gesamten Organs — ist durch DUYFF (1939a und b), KAUFMANN (1930) und SCHMALHAUSEN (1926, 1927a) beim Hühnchen und durch KAUFMANN (1930) bei der Taube bekannt geworden. Untersuchungen quantitativer Art über das Gehirn der Sperlingsvögel existieren hingegen nicht.

Auf Grund der Analysenergebnisse sollen zunächst für jede Art der zeitliche Verlauf der Wachstumsvorgänge und die Formwandlungen des Gehirns während des Wachstums beschrieben werden. Weiterhin wird versucht, das Hirnwachstum stets in seiner Beziehung zum gesamten Körperwachstum zu überblicken, zu welchem Zwecke auf den Wachstumsverlauf der wichtigsten Organgruppen und des Körpers in knapper Form eingegangen werden muss. Eine Auseinandersetzung mit den allgemeinen Wachstumsproblemen ist nicht beabsichtigt, hingegen betrachte ich es als eine wesentliche Aufgabe dieser Arbeit, die Aufmerksamkeit der Wachstumstheoretiker in vermehrtem Mass auf die überaus komplexen Verhältnisse bei den Nesthockern zu lenken, die in der Regel unbeachtet bleiben, während das Wachstum des Haushuhns als schlechthin vogeltypisch hingestellt wird.

Die vergleichende Betrachtung des Hirnwachstums der *Phasianidae* und *Passeres* muss davon ausgehen, dass sich die beiden Gruppen in doppelter Hinsicht, sowohl in bezug auf die Ontogenese als auf die Cerebralisationshöhe der Reifeform grundlegend unterscheiden. Es stehen sich das Wachstum von Nestflüchtern mit rangniedrigem Gehirn und von Nesthockern mit ranghohem Gehirn als Komplexe gegenüber, die bei unserem Vergleichspaar nur als Ganzes untersucht werden können. Inwiefern die gefundenen Verschiedenheiten im Hirnwachstum näher mit den Unterschieden der Ontogeneseformen oder des Hirnbaus zusammenhängen, ist hier schwer zu erkennen. Neben der Nestflüchterentwicklung gibt es jedoch bei den rangniedrigen Vögeln auch Gruppen mit Nesthockerentwicklung, wie es bei den Tauben (*Columbae*) zu beobachten ist. Ihr Verhalten gewinnt im Rahmen dieser Arbeit besonders darum an Interesse, weil sie von GADOW (1891—93) gleich den *Galli* der Grossgruppe der *Coraciomorphae* eingeordnet werden und in einer, wenn auch entfernten Formverwandtschaft zu den *Galli* stehen. Die *Columbae* ermöglichen im Vergleich mit den *Passeres* das Studium des Hirnwachstums von Formen mit ähnlichem Ontogenesetypus, aber von unterschiedlicher Ranghöhe. Das Hirnwachs-

tum der Taube ist allerdings noch so ungenügend bekannt, dass dieser Vergleich, welcher der Untersuchung als letztes Kapitel beigelegt wird, nur einen ersten Blick in dieser Richtung zu tun erlaubt.

Bei der Beschreibung des postembryonalen Wachstums werden zur Bezeichnung der Wachstumsabschnitte folgende Begriffe verwendet, die, soweit es sich um neue handelt, in Diskussion mit Herrn Prof. PORTMANN entstanden sind.

1. *postembryonal* bezeichnet den gesamten Abschnitt vom Moment des Ausschlüpfens bis zum Abschluss des Wachstums. Das postembryonale Wachstum der Vögel lässt sich gliedern in einen präjuvenilen und einen juvenilen Abschnitt, wir gehen aus von der Definition des letzteren.

2. *juvenil* ist die Bezeichnung für den Abschnitt, in welchem der flugfähige Jungvogel sich völlig selbständig im arttypischen Biotop erhält und damit in Bau und Lebensweise dem Altvogel weitgehend gleicht. Diese Stufe erreichen die Megapodiden unter den *Galli* bereits am Schlüpftag.

3. *präjuvenil* nennen wir den Abschnitt zwischen der Embryonalperiode und dem juvenilen Abschnitt. Er ist allgemein charakterisiert durch Abhängigkeit vom Altvogel und fehlende oder unvollkommene Flugfähigkeit. Der Nestflüchter steht am Schlüpftag dem Juvenilzustand schon recht nahe, die Veränderungen während der präjuvenilen Phase sind von verhältnismässig geringem Umfang (z. B. Entwicklung der Wärmeregulation, Ausbildung der Flugorgane u. a.), weshalb der Übergang in die juvenile Phase nicht sehr scharf abgesetzt erscheint. Der Hauptanteil des postembryonalen Wachstums fällt bei den *Galli* in den juvenilen Abschnitt. Anders der in extremster Weise abhängige Jugendzustand des Nesthockers, der am Schlüpftag in seinem Bau weit vom Juvenilzustand entfernt ist, sehr rasch heranwächst und am Ende der abhängigen Phase nahezu fertig ausgebildet ist. Der klar abgegrenzte präjuvenile Lebensabschnitt der Nesthocker wird seiner Besonderheit wegen als Präjuvenilzeit bezeichnet. Dieser Begriff tritt an Stelle des Ausdrucks «Postembryonalzeit» (PORTMANN 1938), den wir wegen der zu grossen Ähnlichkeit mit allgemeiner verwendeten Ausdrücken fallen lassen und seine Definition (a. a. O. p. 328) auf den neuen Terminus übertragen.

Herrn Professor Dr. A. PORTMANN, unter dessen Leitung diese Untersuchung ausgeführt wurde, danke ich herzlich für seine grosse Anteilnahme, die reichen Anregungen und die Unterstützung durch Analysenmaterial.

Untersuchungs- und Auswertungsmethoden

Zuerst sei eine genaue Beschreibung der befolgten Präparationsweise gegeben. Der Kopf des frisch getöteten Tieres wurde unmittelbar hinter dem Foramen magnum vom Hals abgetrennt und das Gehirn durch Abtragung der Schädeldecke und Entfernung der Hirnhäute freigelegt. Als Erstes wurden die *Hemisphären* abpräpariert; die Grenze zum Diencephalon ist dorsal und lateral durch den tiefen Sulcus hemisphaericus, ventral durch den als weisse Linie sichtbaren Tractus septo-mesencephalicus gegeben. Diese Grenzlinien umschreiben die von ventro-rostral nach dorso-caudal aufsteigende Schnittfläche, in welcher die Commissura rostralis (= anterior) liegt. Die *Corpora bigemina* sind durch eine gut ausgeprägte, ringförmige Furche, den Sulcus limitans tecti, abgegrenzt. Durch den dieser Furche entlang geführten Schnitt wird ein Stück abgetragen, das ausser der gesamten Tectumformation noch einige tegmentale Kerne enthält, vor allem den Nucleus mesencephalicus, Nucleus isthmi und Nucleus semilunaris. Die *Corpora bigemina* umfassen somit bei dieser Präparationsweise die wichtigsten Endstätten der optischen und statischen Fasern. Das *Cerebellum* wird abgelöst, indem die beiden Stiele, die es mit dem Myelencephalon verbinden, direkt über diesem durchschnitten werden. Zuletzt bleibt eine Hirnpartie zurück, die, nachdem sämtliche Hirnnerven an ihrer Austrittsstelle abgetrennt und die Hypophyse entfernt worden ist, das Diencephalon, die meisten tegmentalen Teile des Mesencephalons und das Myelencephalon enthält. Dieser Hirnteil wird hier nach PORTMANN (1942) als *Stammrest* bezeichnet (Abb. 1).

Die angewandte Trennungsmethode besitzt nicht nur den Vorzug, dass sie am Objekt einfach und rasch durchführbar ist, sie ergibt auch Teile, die funktionell eine Einheit bilden. Auf der einen Seite stehen die drei Integrationsorte: die Hemisphären, die *Corpora bigemina* und das *Cerebellum*, auf der anderen der *Stammrest*, welcher den zentralen Apparat für die elementaren Lebensfunktionen, den «vegetativen» Hirnabschnitt, verkörpert. Die Einbeziehung des Diencephalons in den Komplex des *Stammrests* ist allerdings nicht in allen Teilen gerechtfertigt und stellt in erster Linie eine Konzession an die begrenzten Präparationsmöglichkeiten am frischen Gehirn dar.

Bei den Embryonen wurde in derselben Weise vorgegangen. Die bei der Zerlegung ausfliessende Ventrikelflüssigkeit wurde durch leichtes Abtupfen mit Watte möglichst vollständig entfernt. Ausserdem musste besondere Sorgfalt auf die restlose

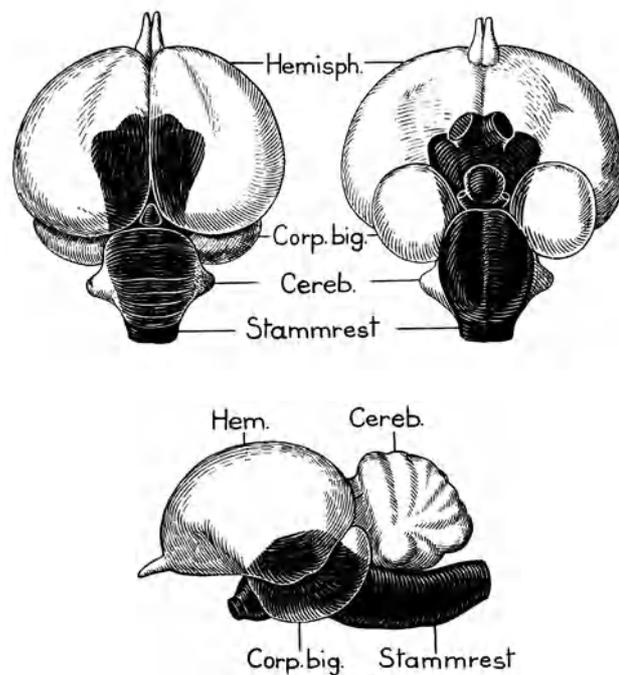


Abb. 1

Adulthirn von *Gallus gallus* L. Die Umrisse des *Stammrests* sind schwarz eingetragen.

Beseitigung der in diesen Stadien sehr voluminösen, aber kaum von der Gehirnmasse sich abhebenden Hirnhäute gelegt werden.

Während der kurzen Zeit zwischen Präparation und Wägung verblieben die Hirnstücke in einer Feuchtkammer. Das Frischgewicht wurde auf einer Analysenwaage (Empfindlichkeit $\frac{1}{10}$ mg) in mg bestimmt und nach dreitägiger Trocknung bei 105° C das Trockengewicht auf 1 bis $\frac{1}{10}$ mg genau ermittelt. Für die Trockengewichtsbestimmungen der Embryonen und der jüngsten Nestlinge wurde die Frischsubstanz gleicher Hirnteile von mehreren Individuen auf einem Wägegläschen gesammelt, um bei den geringen Einzelgewichten wägbare Mengen zu erhalten.

Der Trockensubstanzgehalt wurde in Prozenten des Frischgewichts berechnet und gibt den relativen Anteil der Trockensubstanz am frischen Gehirn an. Der Wassergehalt wird in der Regel nicht besonders angegeben, da seine Werte einfach die Ergänzung des entsprechenden Wertes des Trockensubstanzgehalts zu 100 bilden.

Das spezifische Gewicht beträgt nach Untersuchungen an vier Amselgehirnen bei allen Hirnteilen 1.05, so dass das Frischgewicht annähernd mit dem Volumen übereinstimmt.

Die Wachstumskurven sind mit Hilfe von Mittelwerten (von gleichaltrigen Tieren) oder Gruppenwerten (Mittelwert aus einer 2–3 Alterstage umfassenden Individuengruppe) entworfen. Bei der ungleichen Verteilung des Materials auf verschiedene Altersstadien konnten einigermaßen gleichwertige Mittel- und Gruppenwerte nur in unregelmässigen Abständen erhalten werden, so dass eine Interpolation zwischen diesen Punkten und eine leichte Ausgleichung derselben, beides auf graphischem Wege, unumgänglich war. Im Einzelfall wird angegeben, ob den Tabellen und Kurven gefundene Gruppenwerte, gefundene Mittelwerte oder ausgeglichene Mittelwerte zu Grunde liegen. Vom 12. Tag an beim Star und vom 80. Tag beim Haushuhn muss der Geschlechtsunterschied in Rechnung gestellt werden, weshalb bei diesen Arten die Hirngewichte von Männchen und Weibchen mit verschiedenen Zeichen eingetragen sind. In der Endphase des Wachstums ist bei dem im Vergleich zur grossen individuellen Variation sehr geringen Zuwachs ein exakter Mittelwert nur für wenige gut belegte Stadien feststellbar. Am wenigsten kommt die Variation im Trockensubstanzgehalt und in den Grössenverhältnissen der Hirnteile zum Ausdruck, in denen sich das jugendliche Gehirn noch lange eindeutig vom erwachsenen unterscheidet. Diese Verhältnisse werden von den Mittelkurven getreu wiedergegeben, während für ihre absolute Höhe weniger sichere Anhaltspunkte vorliegen.

Das Wachstum des Gehirns und der Hirnteile muss von zwei verschiedenen Gesichtspunkten aus untersucht werden. Einerseits ist Verlauf und Ausmass des Wachstums in der Zeit zu betrachten, andererseits ist mit besonderen Methoden das Wachstum der Hirnteile untereinander und mit dem Körperwachstum zu vergleichen, also deren «relatives Wachstum» (HUXLEY und TEISSIER 1936) darzustellen.

Zur Analyse des Wachstums in seinem zeitlichen Verlauf sind die Gewichtskurven ausnahmslos mit logarithmischem Ordinatenmassstab gezeichnet worden. Diese Methode geht ursprünglich aus von der theoretischen Vorstellung, dass die Exponentialkurve die Grundform der Wachstumskurve verkörpere. Obschon es sich herausgestellt hat, dass nur bei wenigen Tiergruppen das Hauptwachstum in dieser Form verläuft, erweist sich die logarithmische Darstellungsmethode unabhängig von allen wachstumstheoretischen Voraussetzungen als überaus vorteilhaft zur Analyse von Wachstumskurven. Wenn auf der Ordinate an Stelle des Gewichts der Logarithmus des Gewichts abgetragen wird, entspricht eine bestimmte Ordinaten-differenz nicht einer Gewichts-differenz, sondern einem Gewichtsverhältnis. Eine Vermehrung des vorhandenen Gewichts um das Doppelte, von 2 g auf 4 g, 200 g auf 400 g oder 25 g auf 50 g ergibt stets dieselbe Differenz, umgekehrt bedeutet eine gleich grosse Steigungshöhe zweier Kurvenabschnitte, dass in beiden Fällen das Anfangsgewicht unabhängig von seinem absoluten Wert dieselbe Vervielfachung erfahren hat. Die logarithmische Wachstumskurve lässt somit als gleich-

wertigen Zuwachs nicht die Vergrößerung um gleichviel Gewichtseinheiten, sondern eine Vermehrung des vorhandenen Gewichts um denselben Faktor erscheinen. Die Grösse des *relativen Zuwachses* (z) ist danach definiert durch die Formel

$$z = \frac{\log y_2 - \log y_1}{\log e} \quad (1)$$

wobei y_1 das Gewicht zu Beginn und y_2 am Ende des untersuchten Wachstumsabschnittes, e die Basis der natürlichen Logarithmen bedeutet. Ich arbeite jedoch nicht mit dieser logarithmischen Grösse, sondern mit einer davon ableitbaren natürlichen Zahl, dem *Vermehrungsfaktor* (q)

$$q = \frac{y_2}{y_1} \quad (2)$$

$$\log q = \log y_2 - \log y_1 = z \cdot \log e \quad (3)$$

Der Vermehrungsfaktor gibt an, um welchen Betrag die Anfangsgrösse vervielfacht wird, und stellt ein klares und leicht verständliches Mass für den relativen Wachstumsertrag dar.

Mit den Formeln (1) und (2) ist erst der relative Ertrag oder die Extensität des Wachstums bestimmt. Das Mass für seine Intensität ist gegeben durch die Grösse des relativen Zuwachses in der Zeiteinheit. Die *relative Wachstumsgeschwindigkeit* (c) (SCHÜEPP 1922) wird nach der Formel von ASKENASY (1880) berechnet:

$$c = \frac{\log y_2 - \log y_1}{(t_2 - t_1) \log e} \quad (4)$$

wobei t_1 das Alter in Tagen zu Beginn und t_2 am Ende des untersuchten Abschnittes bedeutet. (Synonyme: «Wachstumsgeschwindigkeit» ASKENASY 1880, «wahre Wachstumsgeschwindigkeit» SCHMALHAUSEN 1927a, «true rate of growth» BRODY 1927.) Durch Multiplikation mit 100 erhält man die *prozentuelle relative Wachstumsgeschwindigkeit*. Die Formel (4) ergibt nur für exponentielles Wachstum, d. h. bei konstanter Geschwindigkeit im untersuchten Abschnitt, exakte Werte; bei sich verändernder Geschwindigkeit bekommt man Annäherungswerte, die jedoch gut brauchbar sind, wenn der Abschnitt kurz genug gewählt wird. Die relative Wachstumsgeschwindigkeit wird in den logarithmischen Kurven dargestellt durch die Steigung eines Kurvenabschnittes, den Tangens des Steigungswinkels. Aus dem Kurvenverlauf kann ohne weiteres die ungefähre Höhe der Wachstumsgeschwindigkeit abgelesen werden, was die Analyse solcher Wachstumskurven ungemein erleichtert. Dadurch, dass bei der logarithmischen Methode stets der relative statt des absoluten Zuwachses abgetragen wird, können die Kurven grosser und kleiner Organe oder Organteile im gleichen Massstab gezeichnet werden und sind ohne komplizierte Umrechnungen in jeder Beziehung vergleichbar.

Bei der Beschreibung des Wachstums des Gehirns und seiner Teile in der Zeit werden im folgenden ausschliesslich die beiden Grössen des Vermehrungsfaktors und der prozentuellen relativen Wachstumsgeschwindigkeit verwendet, die erstere zur Bestimmung des relativen Wachstumsertrags, die zweite zur Charakterisierung des Wachstumsverlaufs an Hand der Höhe der Intensität und deren Verteilung innerhalb der Wachstumsperiode. Unter den abgekürzten Be-

griffen «Wachstumsertrag» und «Wachstumsgeschwindigkeit» werden stets die obengenannten relativen Grössen verstanden.

Zur Untersuchung des relativen Grössenwachstums bediene ich mich der von HUXLEY (1924) ausgearbeiteten Methode. Im Anschluss an HUXLEY und TEISSIER (1936) wird das Wachstum eines Organs als allometrisch bezeichnet, wenn dieses mit anderer Geschwindigkeit wächst als der gesamte Körper oder als es der Norm entsprechen würde. Dies ist die gewöhnliche Art des relativen Wachstums, mit welcher die das Wachstum begleitenden Proportionsverschiebungen innerhalb des Körpers zusammenhängen. Im seltenen Fall von übereinstimmender Wachstumsgeschwindigkeit spricht man von proportionalem oder isometrischem Wachstum. HUXLEY (1924) fand, dass in der einfachsten, aber weit verbreiteten Form des allometrischen Wachstums die Wachstumsgeschwindigkeit eines Teiles y zu derjenigen der Norm x (gesamter Körper, Vergleichsorgan etc.) in einem konstanten Verhältnis steht, das gleiche gilt für die Grösse des relativen Zuwachses in entsprechenden Zeitabschnitten. Das «Wachstumsverhältnis» oder die «Wachstumskonstante» α wird nach der Formel

$$\alpha = \frac{\log y_2 - \log y_1}{\log x_2 - \log x_1} \quad (5)$$

berechnet. Im Spezialfall des isometrischen Wachstums wird $\alpha = 1$. Aus diesem Befund leitet HUXLEY das *Gesetz der einfachen Allometrie* ab, welches durch die Formel

$$y = bx^\alpha \quad \text{oder} \quad (6)$$

$$\log y = \log b + \alpha \log x \quad (7)$$

ausgedrückt wird. Die Konstante b stellt den Wert von y dar, wenn $x = 1$ ist, und hat für uns keine Bedeutung.

Nach Formel (7) muss bei Auftragung der Logarithmen der Gewichte y des Teils gegenüber den Logarithmen der entsprechenden Gewichte x der Norm eine Gerade entstehen, solange das Wachstumsverhältnis konstant bleibt. Die Neigung der Geraden beträgt für $\alpha = 1$, also bei isometrischem Wachstum 45° . Wächst der Teil stärker als die Norm (positive Allometrie), so ist $\alpha > 1$ und der Neigungswinkel über 45° , wächst der Teil schwächer (negative Allometrie), so ist $\alpha < 1$ und der Neigungswinkel unter 45° .

Wie mit der Wachstumsgeschwindigkeit allein erst die Intensität bestimmt und noch nichts über die Grösse des Wachstumsertrags ausgesagt ist, so wird mit der Wachstumskonstante von HUXLEY erst der Verlauf des allometrischen Wachstums erfasst, ohne dass damit ein direktes Mass für den Umfang der Proportionsverschiebungen gegeben ist. Bei der Bearbeitung des Hirnwachstums der Vögel hat es sich gezeigt, dass gerade dieser Grösse für die vergleichende Betrachtung verschiedener Wachstumstypen grundlegende Bedeutung zukommt. Als Gegenstück zum Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten bilde ich deshalb das Verhältnis der Vermehrungsfaktoren, den *relativen Vermehrungsfaktor*.

$$q_{\text{rel}} = q_y : q_x = \frac{y_2}{y_1} : \frac{x_2}{x_1} \quad (8)$$

Der relative Vermehrungsfaktor gibt an, wievielmals mehr oder weniger das Gewicht des Teiles y gegenüber der Norm x im Vergleichsabschnitt vermehrt wird, ungeachtet des Umstandes, ob die Verschiebung der relativen Grössen nach dem Gesetz der einfachen Allometrie abläuft, oder die Beziehung komplizierter ist. Wie der einfache Vermehrungsfaktor stellt er die natür-

liche Zahl einer aus der logarithmischen Darstellungsmethode abgeleiteten Grösse dar. Logarithmiert ergibt (8)

$$\log q_{\text{rel}} = (\log y_2 - \log y_1) - (\log x_2 - \log x_1). \quad (9)$$

Während das Wachstumsverhältnis den Quotienten aus dem relativen Zuwachs von y und x bildet, ergibt der Logarithmus des relativen Vermehrungsfaktors die Differenz des relativen Zuwachses von y und x , er besagt somit, um wieviel Ordinateneinheiten die Grösse y_2 am Ende des Vergleichsabschnittes von derjenigen Grösse abweicht, die y bei isometrischem Wachstum erreicht hätte. In anderer Formulierung heisst dies, dass die Formverschiebung bestimmt ist durch die Differenz der Wachstumsgeschwindigkeiten und durch die Wachstumsdauer.

Im relativen Vermehrungsfaktor kommt direkt das Verhältnis der verglichenen Formen zum Ausdruck. Es sei

$\frac{y_1}{x_1}$ der Anfangsformquotient und $\frac{y_2}{x_2}$ der Endformquotient.

$$\frac{y_2}{x_2} : \frac{y_1}{x_1} = \frac{y_2}{x_2} \cdot \frac{x_1}{y_1} = \frac{y_2}{y_1} : \frac{x_2}{x_1} = q_y : q_x \quad q_{\text{rel}} = \frac{y_2}{x_2} : \frac{y_1}{x_1} \quad (10)$$

Der relative Vermehrungsfaktor stellt also das Verhältnis der Vermehrungsfaktoren (8) und das Verhältnis der Endform zur Anfangsform (10) dar. Bei isometrischem Wachstum wird $q_{\text{rel}} = 1^1$.

Bemerkungen zu den Abbildungen

Auf sämtlichen Abbildungen mit Darstellungen des Wachstums des Gesamthirns und der Hirnteile sind folgende Signaturen verwendet:

Das Geschlecht der Individuen wird nur angegeben, wenn ein deutlicher Geschlechtsunterschied in den Hirngewichten vorliegt.

Auf den Abbildungen 2, 3, 5, 8, 9, 10, 14, 15, 17, 18, 19, 24, 26, 27, 30, 31, 33, 35, 36, 39, 49 und 50 sind die einzelnen Kurven oder Kurvengruppen auf der Ordinate (bei gleichbleibendem Ordinatenmassstab) gegeneinander verschoben, um Überschneidungen, welche die Übersichtlichkeit beeinträchtigen würden, oder zu grosse Abstände nach Möglichkeit zu vermeiden. In der Regel sind in solchen Fällen mehrere Ordinatenmassstäbe angegeben, und nur wo dies nicht geschehen ist, wird das Ausmass der Verschiebung in der Figurenerläuterung erwähnt.

Bei fast allen Abbildungen, welche den zeitlichen Verlauf des Wachstums darstellen (Abb. 2, 16, 17, 18, 27, 36, 49, mit Ausnahme von Abb. 8), ist das Verhältnis des Gewichtsmassstabs (Ordinate) zum Altersmassstab (Abszisse) für das frühere Wachstum dasselbe; einer Ordinatenstrecke, welche eine Verzehnfachung des Gewichts bedeutet, entspricht auf der Abszisse ein Altersabstand von 20 Tagen. Für die Darstellung des späteren Wachstums gelangt in der Regel ein verkleinerter Altersmassstab zur Verwendung. Auch bei sämtlichen Darstellungen des Hirnwachs-

—•—	● Gesamthirn
—○—	○ Hemisphären
·····	◇ Cerebellum
-----	△ Corpora bigemina
———	□ Stammrest
○◇△□	♂
○◇△□	♀

¹ Herrn Prof. Dr. O. SCHÜEPP bin ich für die Einführung in die mathematischen Auswertungsmethoden, die Überprüfung und Verbesserung der Formeln und seine mannigfaltigen Anregungen zu grossem Dank verpflichtet.

tums in Prozenten des Adultgewichts (Abb. 22, 23, 33, 46) ist das Verhältnis des Ordinaten- zum Abszissenmassstab dasselbe, ebenso bei den Darstellungen der Wachstumsgeschwindigkeit (Abb. 4, 20, 21, 32, 37) und des Trockensubstanzgehaltes (Abb. 5, 24, 25, 34, 41, 42).

Abkürzungen im Text und in den Tabellen

tot	Gesamthirn	Kpr	Körper
Hem	Hemisphären	e	embryonal
Cer	Cerebellum	pe	postembryonal
Big	Corpora bigemina	ad	adult
Str	Stammrest		

Die Altersangaben beziehen sich auf volle Entwicklungstage, gleichviel, ob die Ziffern mit oder ohne Punkt geschrieben sind. Der Schlüpftag erhält die Zahl des letzten Embryonaltages oder die Bezeichnung 0. pe-Tag.

I. Das embryonale und postembryonale Hirnwachstum einiger *Phasianidae*

A. Haushuhn (*Gallus gallus* L.)

1. Material

Zur Untersuchung des embryonalen Wachstums des Haushuhns (*Gallus gallus, domesticus* L.) standen mir 18 Embryonen im Alter von 8—20 Tagen zur Verfügung, die Beschränkung auf diese geringe Zahl war durch die Eierknappheit geboten. Die Eier, die von Hennen bebrütet wurden, wogen durchschnittlich 53 g. Jedes Altersstadium wurde durch zwei Analysen belegt, die Eier dazu so ausgewählt, dass die Summe der Eigewichte für alle Stadien möglichst gleich gross war. Die verwendeten Tiere gehören der weissen Leghornrasse mit einfachem Kamm an.

Für die Darstellung des postembryonalen Wachstums stütze ich mich in erster Linie auf die sorgfältige Untersuchung LATIMER's (1925a), der 100 Tiere, ebenfalls weisse Leghorn, analysiert hatte. Sein Material werde ich in Anpassung an die besondere Fragestellung dieser Arbeit teilweise neu auswerten, was auf Grund seiner nach empirischen Formeln berechneten Mittelwerte geschieht. Diese stimmen mit den gefundenen, die nicht angegeben werden, meist gut überein, soweit dies nach seinen Figuren beurteilt werden kann. In einigen wenigen Fällen, besonders in der Anfangsperiode, kommt es vor, dass die errechnete Mittelkurve offensichtlich von den gefundenen Zahlen abweicht. Solche Stellen machen sich bei der graphischen Untersuchung des relativen Wachstums fast regelmässig im Sinne einer Störung des Kurvenverlaufs bemerkbar, die verschwindet, sobald anstelle der berechneten Werte die aus LATIMER's Figuren entnommenen gefundenen Mittelwerte eingesetzt werden. Jede derartige Korrektur an LATIMER's Material ist im Text ausdrücklich erwähnt. LATIMER's Material darf im allgemeinen als sehr zuverlässig angesehen werden, nur in der Zeit nach dem 120. Tag ist die Zahl der analysierten Tiere zu gering, um den Wachstumsverlauf bei der grossen individuellen Variation klar erkennen zu lassen. Vielleicht würde auch in den ersten 20 Tagen ein grösseres Material etwas veränderte Mittelkurven ergeben.

Weil LATIMER die Hirnteile anders getrennt und auch kein Trockengewicht bestimmt hat, habe ich selbst noch einige Daten gesammelt. Es handelt sich um 6 frischgeschlüpfte Küken, 15 Küken im Alter von 2—40 Tagen, die in der zoologischen Anstalt aufgezogen worden waren, und 30 Junghühner von 90—330 Tagen. Dazu kommen noch Gewichtsanalysen von 10 erwachsenen Hennen ($2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ Jahre alt) und 3 Hähnen ($1\frac{1}{2}$ Jahre alt).

2. Adulthirn

Die mittleren Gewichte des Hirns und der Hirnteile erwachsener Tiere sind im Anhang Tab. I zusammengestellt. Die in der Literatur vorhandenen Einzelangaben sollen hier nicht zusammengetragen werden, und ich beschränke mich darauf, die auf Grund einer anderen Trennungsmethode erhaltenen Zahlen LATIMER's mit den meinigen zu vergleichen. Die Hirngewichte

der 3 Hennen und 3 Hähne von LATIMER (1925a) müssen seinen graphischen Darstellungen entnommen werden, da er in den Tabellen als Endgewicht nirgends das mittlere Adultgewicht, sondern ganz verschiedenartige Werte verwendet.

Das Gesamtgewicht ist in beiden Gruppen fast gleich, auch der Geschlechtsunterschied ist gleich stark ausgeprägt. Dasselbe gilt für das Cerebellum, das in beiden Gruppen auf dieselbe Weise präpariert wurde. Merkwürdigerweise sind die Hemisphärgewichte bei meinen Tieren etwas höher, trotzdem LATIMER die Hemisphären zusammen mit einem Teil des Diencephalons als „Prosencephalon“ vom übrigen Hirn abgetrennt hat, wodurch die Hemisphärenmasse um etwa 100 mg vergrössert sein sollte. Der Unterschied zwischen den Trennungsmethoden ist hier jedoch so unbedeutend, dass er vernachlässigt werden darf, aber im Gebiet des Mittel- und Nachhirns sind die Hirnteile der beiden Gruppen kaum mehr vergleichbar. Im Mesencephalon LATIMER's sind ausser den Corpora bigemina das caudale Diencephalon und die Mittelhirnbasis, also Teile meines Stammrestes, enthalten. Der Medulla oblongata von LATIMER entspricht die caudale Partie des Stammrestes.

3. Der zeitliche Verlauf des Wachstums

Gesamthirn

Die Betrachtung des totalen Hirnwachstums gibt einen guten Überblick über den allgemeinen Wachstumsverlauf des Hühnergehirns und soll die Grundlage für die Darstellung der Besonderheiten der einzelnen Hirnteile bilden. Diese wachsen zwar namentlich in der Embryonalperiode ganz verschieden, aber sie sind doch, wie später gezeigt wird, in ihrem Wachstum aufeinander abgestimmt, und das totale Hirnwachstum ist nicht das Ergebnis unabhängig, sondern koordiniert wachsender Teile. So können an ihm wesentliche Gesetzmässigkeiten abgelesen werden, denen auch das Wachstum der Einzelteile unterstellt ist.

Frischgewicht. Das embryonale Hirnwachstum ist bereits von 3 Autoren an einem grösseren Material untersucht worden. Am wichtigsten sind die Arbeiten von SCHMALHAUSEN (1926, 1927a), welche Hirngewichte vom zweiten Bruttag an für jeden Tag bis zum Schlüpfen enthalten, wobei eine Serie mit und eine andere ohne Ventrikelflüssigkeit gewogen wurde. Die 170 Embryonen stammen zum Teil von gemischtrassigen, zum Teil von Leghorn-Hühnern. Ich verwende nur die verbesserten Zahlen von 1927, muss dann allerdings die Serie ohne Ventrikelflüssigkeit, die nur 1926 gegeben wird, auf die neuen Werte umrechnen. Bei meinen Analysen liess ich stets die Ventrikelflüssigkeit ausfliessen, die andern Autoren sagen darüber nichts aus. KAUFMANN (1930) gibt die Hirngewichte polnischer rebhuhnfarbiger Grünfusshühner vom 7. Tag bis zum Schlüpfen in 2tägigen Abständen, für jedes Stadium untersuchte sie 10 Embryonen. DUYFF (1939 a u. b) wog das Gehirn von 142 Embryonen rosenkämmiger weisser Leghorn im Alter von 9—18 Tagen.

Aus der vergleichenden Darstellung Abb. 8 geht hervor, dass zwischen dem 10. und 18. Bruttag die verschiedenen Autoren zu ähnlichen Ergebnissen kommen, auch meine Werte fügen sich gut ein. Es mag auffallen, dass die Kurven nach SCHMALHAUSEN und DUYFF einige Unregelmässigkeiten aufweisen, die nicht unerwähnt bleiben dürfen, weil sie mit einer viel diskutierten Eigenart des embryonalen Wachstums beim Huhn in Zusammenhang stehen. Sämtliche Untersuchungen über das Körperwachstum ergaben nämlich periodisch auftretende Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit, selbst wenn mit sehr grossem Material gearbeitet wurde; es ist aber immer noch eine Streitfrage, ob diese auch im Individualwachstum vorkommen oder auf die Variation der Einzelwerte zurückzuführen sind. Wesentlich für die Beurteilung der Abweichungen ist der Umstand, dass die Wachstumsdepressionen durch nachfolgendes ge-

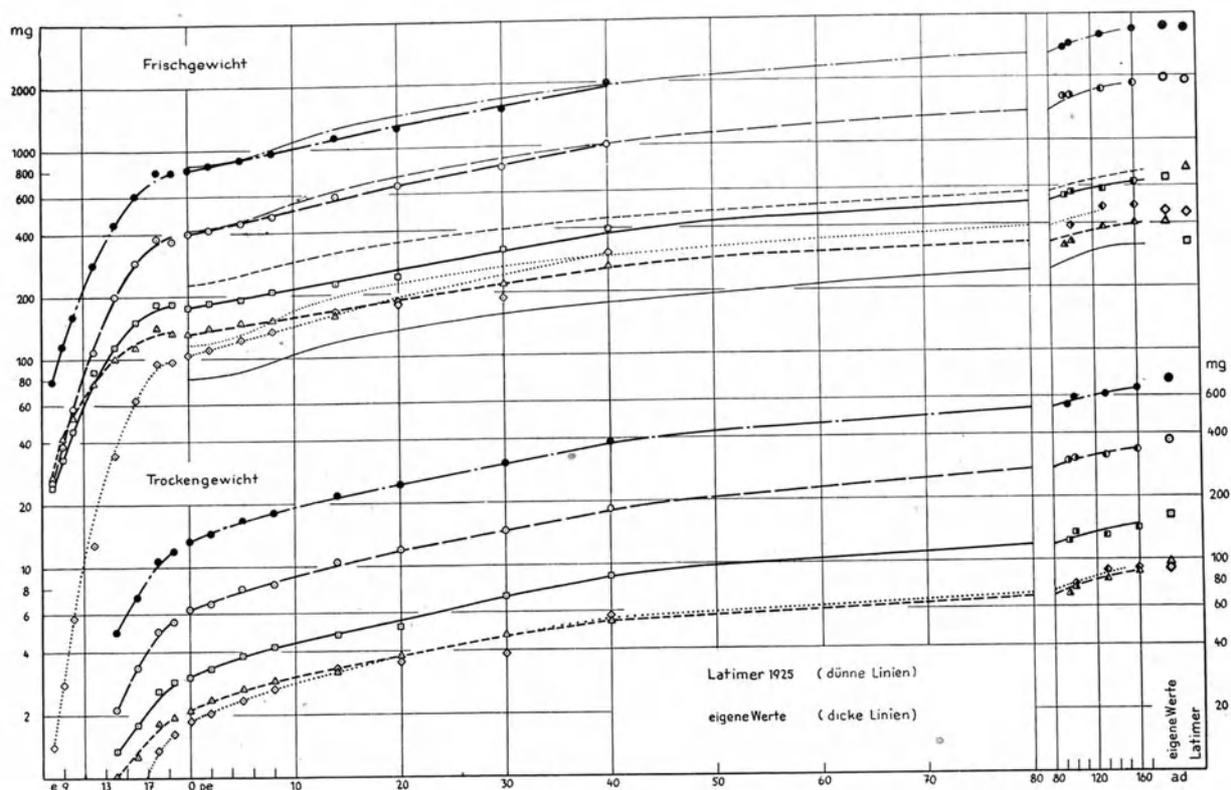


Abb. 2

Gallus gallus L. Frisch- und Trockengewichtwachstum des Gehirns. Die Punkte bezeichnen gefundene Mittelwerte. Zum Vergleich sind die nach den Formeln von LATIMER (1925a) berechneten Frischgewichtskurven beigegefügt. Wo sich die beiden Kurven decken, ist nur diejenige nach LATIMER eingetragen.

steigertes Wachstum in kurzer Zeit wieder ausgeglichen werden, und somit der Gesamtverlauf der Wachstumskurve von diesen temporären Veränderungen nicht beeinflusst wird. Auf solche mit den Schwankungen des Körperwachstums in Zusammenhang stehende Unregelmässigkeiten des Hirnwachstums soll hier nicht eingegangen werden.

In der Zeit vom 7.—10. Tag weichen die Zahlen der Autoren stärker voneinander ab. Bei SCHMALHAUSEN fällt der grosse Unterschied zwischen den Werten mit und ohne Ventrikel-flüssigkeit auf; die letzteren stimmen mit meinen Zahlen überein, die ersteren sind wesentlich höher, was auch für die Zahlen von DUYFF und KAUFMANN gilt. Für die Zeit vom 19. Tag bis zum Schlüpftag gehen die Angaben ebenfalls stark auseinander, wahrscheinlich sind diejenigen KAUFMANN'S am zuverlässigsten. SCHMALHAUSEN hält seine Werte von älteren Embryonen wegen zu geringer Analysenzahl nicht für ganz sicher, dasselbe gilt für meine Werte. Es ist bedauerlich, dass das Wachstum gerade in dieser interessanten Entwicklungsphase, während der Vorbereitung des Schlüpfaktes, so ungenügend untersucht ist.

Werden die Ergebnisse aller Autoren zusammengekommen, so kann folgendes über das embryonale Hirnwachstum ausgesagt werden. Die Wachstumsgeschwindigkeit, welche anfänglich (7. Tag) ausserordentlich hoch ist, sinkt kontinuierlich ab. Die Regelmässigkeit wird nur einmal unterbrochen; nach dem 18. Tag etwa erscheint das Wachstum viel stärker verlangsamt als vorher. Die auffällige Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit vor dem Schlüpfen ist bei SCHMALHAUSEN, wo sie am wenigsten deutlich ist, erst nach dem 19. Tag zu beobachten, bei KAUFMANN schon nach dem 17. Tag; bei meinen Embryonen verändert sich das Hirngewicht vom 18. Tag bis zum Schlüpfen, wohl zufälligerweise, überhaupt nicht (vgl. Anhang Tab. IV).

Das regelmässige Absinken der Wachstumsgeschwindigkeit mit zunehmendem Alter ist von mehreren Autoren genau analysiert worden. MURRAY (1926) entdeckte, dass beim Hühnerembryo die Logarithmen des Körpergewichts proportional den Logarithmen des Alters ansteigen, woraus folgt, dass das Verhältnis zwischen dem relativen Zuwachs des Körpergewichts und der relativen Alterszunahme konstant ist. SCHMALHAUSEN (1927 a) formulierte dieselbe Beziehung unabhängig von MURRAY in etwas anderer Weise und leitete daraus sein Wachstumsgesetz ab, welches besagt, dass die Wachstumsgeschwindigkeit im umgekehrt proportionalen Verhältnis zur verfloßenen Zeit, d. h. zum Alter herabsinke, oder dass das Produkt aus Wachstumsgeschwindigkeit und Alter einen konstanten Wert aufweise. Das Gesetz gilt auch für das Wachstum der Organe mit der Modifikation, dass die Konstante nicht über die ganze Embryonalperiode gleich sein müsse, und, wenn eine Änderung eintritt, diese stets sprunghaft und nicht allmählich erfolge. Für das Gehirn fand SCHMALHAUSEN eine erste Konstante vom 2.—5. Tag und eine zweite vom 5.—21. Tag.

Die Analyse der Beziehungen zwischen Hirnwachstum und Alter erfolgt am einfachsten mittels der graphischen Methode. Werden die Logarithmen der Hirngewichte gegen die Logarithmen des Alters aufgetragen, so entsteht eine Gerade, wenn die Wachstumsgeschwindigkeit umgekehrt proportional zum Alter absinkt. Die Neigung der Geraden wird bestimmt durch die relative Höhe der Wachstumsgeschwindigkeit. Eine Änderung des Neigungswinkels ergibt sich aus dem sprunghaften Übergang zu beschleunigtem oder verlangsamtem Wachstum unter Beibehaltung der Proportionalität zum Alter. Diese Darstellungsart geht auf die gleiche Formel zurück, welche HUXLEY (1924) für die einfache Allometrie abgeleitet hat (pag. 4), wobei das Alter in Tagen die Vergleichsnorm darstellt. Ein Blick auf Abb. 3 zeigt, wie überaus klar das Hirnwachstum in dieser Darstellungsweise zu übersehen ist. Die Werte von SCHMALHAUSEN, KAUFMANN und DUYFF ordnen sich vom 5.—17./19. Tag, also fast während der ganzen Embryonalperiode, zu einer einzigen Geraden, deren Neigungswinkel bei den 3 verschiedenen Serien sehr gut übereinstimmt. Nur in den letzten paar Tagen ist das Verhältnis verändert im Sinne einer erheblichen Verminderung des Hirnwachstums. Der Übergang zu dieser Phase erfolgt bei KAUFMANN, vielleicht auch bei DUYFF, am 17. Tag und bei SCHMALHAUSEN zwischen dem 19. und 20. Tag. Bei meinen eigenen Werten ist der Neigungswinkel der Geraden etwas grösser als bei den anderen Serien.

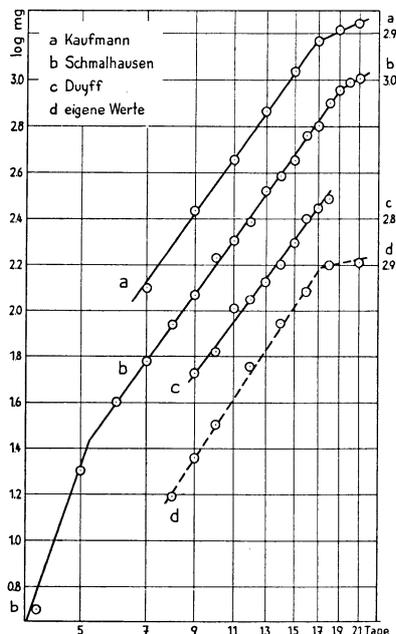


Abb. 3

Gallus gallus L. Embryonales Wachstum des Gesamthirns als Funktion des Alters. Logarithmische Koordinaten.

Das embryonale Hirnwachstum nach dem 5. Tag kann auf Grund dieser Vergleiche in zwei Wachstumsabschnitte vom 5.—18. und 18.—21. Tag gegliedert werden. Jeder dieser Abschnitte ist charakterisiert durch eine konstante Beziehung zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Alter, die Änderung am 18. Tag besteht in einer Verlangsamung des Wachstums.

Der letzte Wachstumsabschnitt bereitet den Übergang vor zum postembryonalen Wachstum, welches noch langsamer verläuft und sich damit vom embryonalen Wachstum deutlich unterscheidet. Die Hirnmasse wird vom 8. e-Tag bis zum Schlüpftag 10.5 mal, vom Schlüpftag bis zum Erreichen der Adultnorm noch 4.3 mal vermehrt. Die absolute Zunahme beträgt zwar im erstgenannten Abschnitt nur 731 mg gegen 2656 mg im zweiten, wenn aber die Dauer der Abschnitte eingerechnet wird, ergibt sich vom 8.—21. e-Tag ein Tagesdurchschnitt von 56.2 mg und in der Postembryonalperiode ein solcher von 16.5 mg. Selbst in den ersten 30 Tagen, solange die Küken noch am stärksten wachsen, liegt der mittlere Tageszuwachs von

29 mg bedeutend unter dem embryonalen Wert. Die Wachstumsleistung ist somit in der Embryonalperiode nicht nur in relativen, sondern auch in absoluten Zahlen ausgedrückt viel grösser als nachher, ein Umstand, der für die Beurteilung des postembryonalen Wachstumsabschnittes beim Huhn von entscheidender Bedeutung ist (vgl. Abb. 2 u. 4).

Von einzelnen Besonderheiten des postembryonalen Hirnwachstums ist vor allem die Wachstumsdepression in den ersten 5 Tagen nach dem Schlüpfen hervorzuheben, welche LATIMER gefunden hat, und die durch eine Periode verhältnismässig starken Wachstums vom 5.–30. Tag abgelöst und gewissermassen ausgeglichen wird. Es scheint ohne weiteres verständlich, dass die tiefgreifende Umstellung der Lebensweise nach dem Schlüpfen von einer Hemmung des Wachstums begleitet wird. Es ist jedoch zu bedenken, dass abnorme Hemmungserscheinungen in dieser kritischen Periode besonders häufig auftreten und das Bild fälschen könnten, andererseits ist es gerade in einer solchen Übergangszeit schwierig, die Grenze zwischen krankhaft und normal zu ziehen. Wenn ich in meinem Material nur die gesunden Küken berücksichtige, finde ich auffallenderweise kein Absinken der Wachstumsgeschwindigkeit nach dem Schlüpfen, obschon sie im Körpergewicht gegenüber den Küken von LATIMER etwas im Rückstand sind. Dieses Verhalten sei vorderhand lediglich als Tatsache gegeben, bis die dringend wünschbare Nachprüfung an umfangreicherem Material eine Entscheidung zulässt. Es fällt weiterhin auf, dass meine Hirngewichte während des ganzen ersten Monats von denen LATIMER'S abweichen, später aber mit diesen gut übereinstimmen. Vielleicht ist dies darauf zurückzuführen, dass LATIMER anfänglich stets die grössten Küken zur Analyse ausgewählt hat.

Der Geschlechtsunterschied macht sich im Hirnwachstum etwa vom 80. Tag an bemerkbar, ungefähr zur gleichen Zeit, wenn er in der Kurve des Körpergewichts sichtbar wird.

Das Wachstum des Totalhirns soll nach LATIMER im Alter von 150 Tagen beendet sein. Das trifft aber sicher nicht zu, denn das Hirngewicht meiner 16 Junghähne von 160 Tagen liegt noch 200 mg unter der Adultnorm, und auch das Hirn der gleichaltrigen Jungtiere von LATIMER wiegt 100 mg weniger als dasjenige seiner Alttiere. Es ist anzunehmen, dass mit 150–160 Tagen etwa 95% des Adultgewichts erreicht sind und dass der Zuwachs der letzten 5% ausserordentlich langsam vonstatten geht. Vergleichsweise sei beigefügt, dass das Längenwachstum des Körpers nach LATIMER (1924) bis zum Alter von 300 Tagen andauert, wobei die Zunahme nach dem 120./140. Tag ebenfalls sehr gering ist.

Das Material von LATIMER wurde noch daraufhin geprüft, ob die Wachstumsgeschwindigkeit in derselben gesetzmässigen Weise mit zunehmendem Alter abnimmt wie bei den Embryonen. Das Ergebnis ist negativ. In der doppelt logarithmischen Darstellung entsteht keine Gerade, sondern eine Kurve, es besteht somit keine einfache Proportionalität zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Alter. Die Abweichung ist jedoch nicht gross, denn die Kurve überwölbt eine vergleichsweise eingezeichnete Gerade, welche die Punkte vom 30. und 150. Tag verbindet, nur wenig, und die Gleichgewichtskonstante sinkt in diesem Zeitraum bloss von 0.44 auf 0.34. Aus diesem Grunde erleichtert diese Darstellung doch den Überblick über das postembryonale Hirnwachstum. Die Wachstumskurve lässt deutlich eine Dreiteilung erkennen: am Anfang ge-

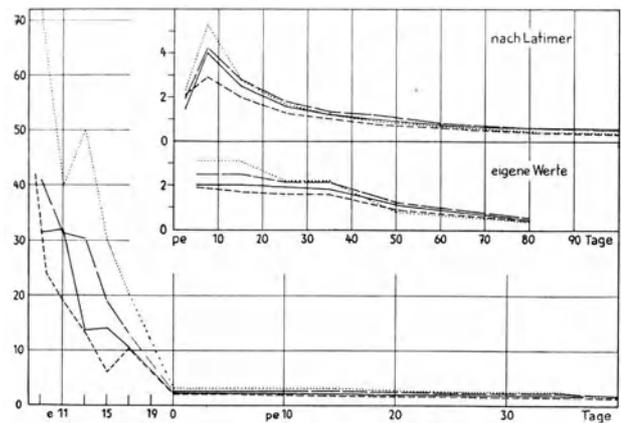


Abb. 4

Gallus gallus L. Embryonale und postembryonale Wachstumsgeschwindigkeit des frischen Gehirns, berechnet nach den gefundenen Mittelwerten. Die postembryonalen Werte sind unten im gleichen Maßstab wie die embryonalen, oben in vergrössertem Ordinaten- und verkleinertem Abszissenmaßstab wiedergegeben.

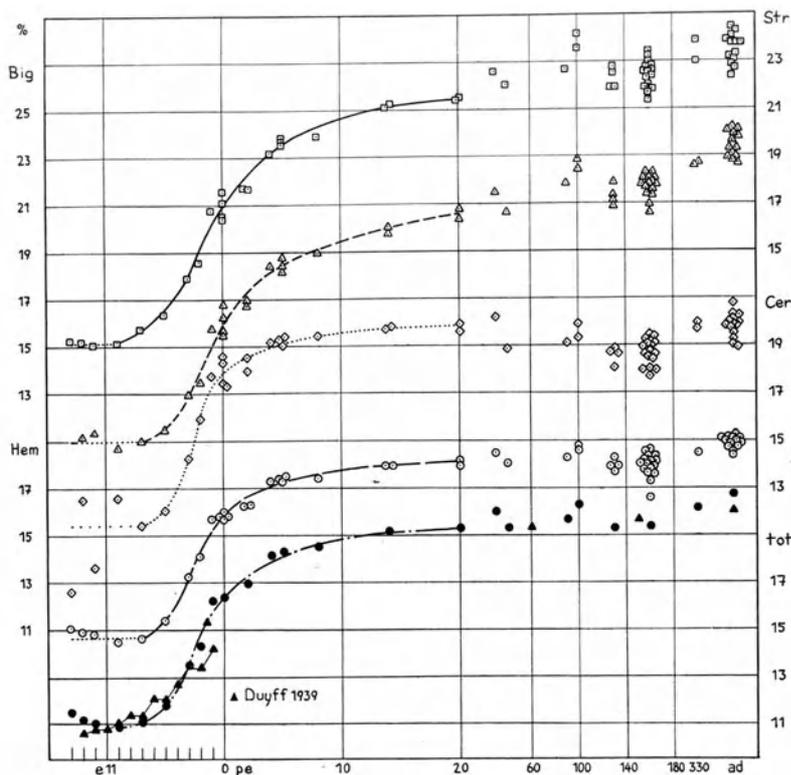


Abb. 5

Abb. 5

Gallus gallus L. Embryonaler und postembryonaler Trockensubstanzgehalt des Gesamthirns und der Hirnteile. Eigene Einzelwerte und Mittelwerte von DUYFF (1939b) für das Gesamthirn. (Vgl. Abb. 42.)

tums ist von DUYFF (1939b) genau untersucht worden, wogegen über die Verhältnisse nach dem Schlüpfen ausser einigen Einzelangaben nichts vorliegt.

In der Embryonalperiode stimmen meine Werte ziemlich gut mit denjenigen von DUYFF überein, dessen Bestimmungsmethode der meinigen überlegen ist (Vacuumtrocknung über Schwefelsäure, Verwendung grösserer Proben). Vom 9.—14. Tag steigt nach DUYFF der Trockensubstanzgehalt von 10.61% auf 11.36%, also ganz unbedeutend; meine Zahlen schwanken vom 8.—14. Tag um einen Mittelwert von 11.1%. Nach dem 14. Tag beginnt er in beiden Serien kräftig zu steigen, bei mir etwas mehr als bei DUYFF. Der Gesamtkörper verhält sich nach HAARDICK (1941) gleich.

Es muss noch erwähnt werden, dass DUYFF grosses Gewicht auf die Unregelmässigkeiten in der Zunahme des Trockensubstanzgehaltes legt. Er findet stets dann geringe oder keine Zunahme, wenn das Frischgewicht nach einer Depression sehr rasch anwächst. Die Schwankungen der relativen Zuwachsgrösse der Frischsubstanz wären in erster Linie auf verschieden starke Wasserzunahme zurückzuführen, während die Trockensubstanz sehr regelmässig wächst. Diese Beziehungen gehen aus den Herz- und Leberanalysen sehr klar hervor. DUYFF unterlässt es aber, darauf hinzuweisen, dass sie für das Gehirn nicht gelten, was allerdings in seiner graphischen Darstellung durch eine fehlerhafte Eintragung etwas verwischt wird. Beim Gehirn treten die Unregelmässigkeiten merkwürdigerweise nicht an denselben Tagen wie bei den andern Organen auf, was als Anzeichen einer gewissen Unabhängigkeit des Hirnwachstums Beachtung verdient.

In diesem Zusammenhang sei noch daran erinnert, dass nach POHLMANN (1919) der Wassergehalt der Muskulatur in den letzten zwei Tagen vor dem Schlüpfen beträchtlich zunimmt, verursacht durch die Aufnahme der Amnion- und Allantoisflüssigkeit, des Dottersacks und des extraembryonalen Blutkreislaufs in den Körper. Auch das subcutane Bindegewebe fand ich in diesem Alter auffallend stark gequollen vor. Es ist nicht bekannt, ob

ringes Wachstum bis zum 5. Tag, im mittleren Teil zunächst eine Beschleunigung und dann vom 10. Tag an langsame Abnahme der Geschwindigkeit, bis am 30. Tag eine weitere Verlangsamung eintritt. In diesem letzten Teil verläuft dann die Kurve in der beschriebenen Weise sehr regelmässig bis zum Schluss. Die Knickstelle am 30. Tag trennt das raschere Wachstum der präjuvenilen Phase vom verlangsamten späteren Wachstum und scheint einen wirklichen Wendepunkt zu bezeichnen, während den auffälligen Änderungen am Anfang, die mit der Wachstumsdepression nach dem Schlüpfen und deren Ausgleich zusammenhängen, keine besondere Bedeutung zukommt.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt. Die Veränderung des Trockensubstanzgehalts des Hühnergehirns während des embryonalen Wach-

noch weitere Organe von dieser Flüssigkeitsinfiltration betroffen werden, jedenfalls bleibt das Gehirn, entgegen der Vermutung von LATIMER (1928), davon völlig unberührt. Der Wassergehalt des gesamten Körpers bleibt vom 18.—20. Tag konstant oder nimmt etwas zu (HAARDICK 1941).

Nach dem Schlüpfen nimmt der Trockensubstanzgehalt bis etwa zum 14. Tag weiterhin stark zu, wenn auch nicht mehr so stark wie vorher. Er liegt dann dem Adultwert sehr nahe, doch dauert es noch lange, wahrscheinlich über ein Jahr, bis dieser erreicht ist, wofür auch die zwei Analysen von DUYFF vom 60. und 150. Tag sprechen. Das schliesst aber nicht aus, dass einzelne Werte schon vom 30. Tag an im Adultbereich liegen. Zwischen den 1 $\frac{1}{2}$ -, 2 $\frac{1}{2}$ - und 3 $\frac{1}{2}$ -jährigen Alttieren wurden keine Unterschiede im Trockensubstanzgehalt gefunden. Dass DUYFF's Adultwert niedriger ist als meiner, dürfte auf die verschiedene Trocknungsweise zurückzuführen sein.

Aus der Veränderung des Trockensubstanzgehalts kann ohne weiteres abgeleitet werden, dass das Trockengewicht bis zum 14. e-Tag ungefähr gleich und später verhältnismässig stärker als das Frischgewicht zunimmt, die Gewichtskurve also bei ähnlichem Verlauf etwas steiler ansteigt (Abb. 2). Der einzige, dafür um so auffallendere Unterschied gegenüber meiner Frischgewichtskurve liegt in dem ziemlich ausgeglichenen Übergang vom embryonalen zum postembryonalen Wachstum. Aus dem Verlauf der Trockengewichtszunahme würde man nie darauf schliessen, dass bei denselben Embryonen das Frischgewicht vom 18.—21. Tag überhaupt nicht zunimmt. Es erhebt sich die Frage, wie die Trockengewichtskurve aussehen würde, wenn das Frischgewicht meiner Tiere wie in den andern Serien zugenommen hätte.

Über die Wachstumsdauer kann nichts ausgesagt werden, ich muss mich mit der Feststellung begnügen, dass im Alter von 160 Tagen etwa 90% des Adultgewichts vorhanden sind. Um den Stand des Wachstums am Ende des 11. Monats zu bestimmen, genügen die zwei Tiere, die mir zur Verfügung standen, nicht. Die individuelle Variation ist so gross, dass nur anhand einer möglichst gleichmässigen und umfangreichen Serie entschieden werden könnte, wie lange noch ein Unterschied gegenüber den Adultwerten besteht.

Tabelle 1

Gallus gallus L. Vermehrungsfaktoren des Hirnfrischgewichts und des Körpergewichts

Altersabschnitt	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr
e 2 — 21					3240 ¹	21000 ¹
8 — 21	15.8	74.3	4.81	7.3	10.4	23.8
pe 0 — 20	1.65	1.85	1.43	1.49	1.61	3.2
20 — 40	1.55	1.56	1.38	1.44	1.51	2.55
40 — 60	1.28	1.17	1.20	1.24	1.24	1.8
60 — ad	1.43	1.30	1.32	1.40	1.42	4.5
0 — ad	4.86	4.39	3.15	3.74	4.28	65
Nach LATIMER (1925 a):	Prosenc.	Cer	Mesenc.	Med. obl.	tot	Kpr
0 — ad	4.66	3.84	3.26	4.05	4.11	70

(Neuberechnung nach LATIMER'S mittleren Adultwerten; seine Vermehrungsfaktoren sind nach Hirngewichten der alten Hähne berechnet und darum mit den meinigen nicht vergleichbar.)

¹ Nach Zahlen von SCHMALHAUSEN (1927 a).

Stammrest (und Oblongata)

Frischgewicht. Zu Beginn der Untersuchung, beim 8tägigen Embryo, beträgt das Gewicht des Stammrests im Mittel 24.1 mg und liegt nur 1.2 mg unter dem Gewicht der Hemisphären und 3 mg unter demjenigen der Corpora bigemina. Die drei Hirnteile sind in diesem Stadium fast gleich schwer und zeigen damit vollkommen andere Grössenverhältnisse als im fertigen Gehirn. Betrachtet man das Wachstum vom Endzustand aus und gibt die Grösse des Hirnteils in Prozenten seines Adultgewichts an (prozentualer Endgewichtanteil), so lauten diese Zahlen am 8. Tag für den Stammrest 3.7, für die Corpora bigemina 6.6, für die Hemisphären nur 1.3 und für das Cerebellum sogar bloss 0.3 (Abb. 46). Neben der absoluten Grössenzunahme gehören die Proportionsverschiebungen zu den wichtigsten Leistungen des Wachstumsprozesses; in der Regel werden sie durch ungleiches Wachstum der Teile hervorgebracht, was auch für unser Objekt zutrifft. Es gilt also, die Besonderheiten im Wachstum der einzelnen Hirnteile im Hinblick auf die Gegebenheiten der Anfangs- und Endgrösse darzustellen. Sobald diese Grundlagen gegeben sind, können die Formänderungen und damit das Problem des unproportionalen (allometrischen) Wachstums im Zusammenhang dargestellt werden.

Im Hinblick auf die Fragestellung liegt der Ausgangspunkt der Wachstumsuntersuchung recht spät, denn die Formänderungen sind in der frühen Embryonalzeit am bedeutendsten. Um dem Mangel an quantitativen Angaben über die Entwicklung der Hirnteile vor dem 8. Embryonaltag einigermassen abzuhelfen, versuchte ich anhand einiger freipräparierter Gehirne verschiedenaltiger Embryonen die relative Grösse der Hirnteile abzuschätzen (Abb. 6 und 7). Auf die früheste Entwicklung gehe ich aus verschiedenen Gründen nicht ein und stelle an den Anfang das Gehirn eines 2¹/₂tägigen Embryos, an dem Hemisphären und Corpora bigemina sich bereits deutlich abheben. Hier macht der Stammrest (also Rhombencephalon, basa-

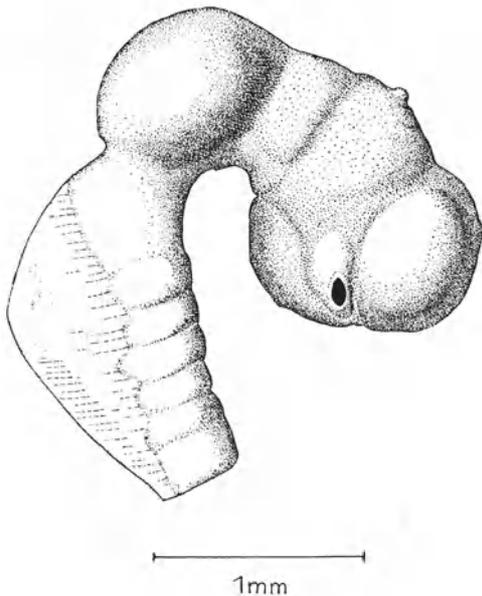


Abb. 6

Gallus gallus L. Hirn eines 2¹/₂ Tage alten Embryos.

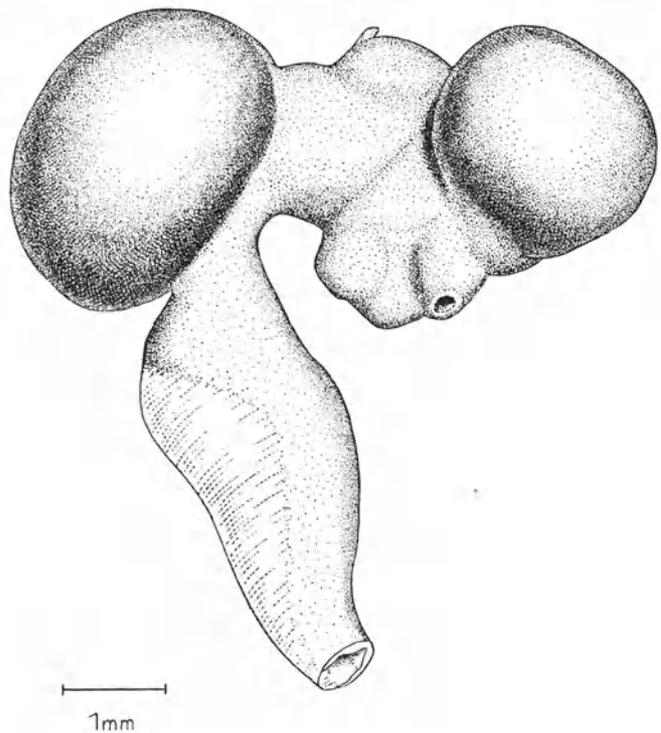


Abb. 7

Gallus gallus L. Hirn eines 5 Tage alten Embryos.
Zeichnungen von Frl. L. Kammüller.

les Mesencephalon und Diencephalon) weitaus den grössten Teil der Hirnmasse aus. Erst vom 3.—4. Tag an werden die Halbkugeln der Corpora bigemina und die Hemisphären im Verhältnis zum übrigen Gehirn immerzu grösser. Da die Wanddicke der Hirnteile sehr ungleich ist, kann ohne exakte Messungen nicht festgestellt werden, zu welchem Zeitpunkt die Stammrestmasse von der Masse eines andern Hirnteils übertroffen wird.

Der Befund, dass der Stammrest am Anfang sowohl relativ im Vergleich zum Endgewicht als auch absolut am grössten ist, drängt zur Vermutung, dass er unter allen Hirnteilen die geringste Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen müsse. Die Analysen bestätigen diese Annahme nur für die Zeit bis zum 9. e-Tag, später ist die Wachstumsgeschwindigkeit der Corpora bigemina noch geringer als beim Stammrest. Dieses unerwartete Ergebnis wird sich erklären, sobald im nächsten Abschnitt die etwas ungewöhnliche Wachstumsweise der Corpora bigemina beschrieben wird.

Zu den Einzelwerten der Wachstumsgeschwindigkeit (Abb. 4) sei bemerkt, dass ich das Analysenergebnis vom 12. Tag für fehlerhaft halte und der Auffassung bin, dass die Wachstumsgeschwindigkeit gleichmässig absinkt. Diese Annahme wird sich später sogar begründen lassen. Dass die Gewichte vom 19.—21. Tag nicht der Norm entsprechen können, ist bereits früher erörtert worden.

Am Schlüpftag gleicht das Grössenverhältnis der Hirnteile schon weit mehr dem Adultzustand, aber immer noch sind Stammrest und Corpora bigemina relativ grösser als die andern. Es bedarf aber nur noch geringer Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit der Hirnteile, um die endgültigen Proportionen herzustellen.

Da wir für die vergleichende Untersuchung des postembryonalen Wachstums auf die Angaben LATIMER'S angewiesen sind, muss noch geprüft werden, inwiefern das Wachstum der Oblongata dem Stammrestwachstum entspricht. Aus der Vermehrungszahl der Oblongata ergibt sich, dass diese etwas stärker wächst als der Stammrest. Da die Vermehrungszahlen von Mesencephalon und Corpora bigemina identisch sind, ist anzunehmen, dass die vordere Hälfte des Stammrests wie die Corpora bigemina, die hintere Hälfte wie die Oblongata wächst. Die Vermehrungszahl für den Stammrest liegt in der Tat genau in der Mitte zwischen den beiden andern.

Nach LATIMER dauert das Wachstum der Oblongata länger als bei den übrigen Hirnteilen. Es soll bis zum Alter von 300 Tagen noch ganz schwach zunehmen. Nachdem ich seine Angabe über die Wachstumsdauer des Gesamthirns in Frage gestellt habe, ist es schwierig, zu beurteilen, inwieweit auch diese Feststellung davon betroffen wird, und das eigene Material ermöglicht mir nicht, einen Entscheid zu treffen. Es sei erwähnt, dass LATIMER in der längeren Wachstumsdauer der Oblongata eine Entsprechung zum langdauernden Rückenmarkwachstum sieht. Neben der längeren Wachstumsdauer zeichnet sich das Rückenmark gegenüber dem Gehirn durch ausserordentlich ergiebigen postembryonales Wachstum aus, sein Vermehrungsfaktor beträgt nach LATIMER 19. Im Hinblick darauf verdient der Befund, dass die Oblongata bedeutend stärker als der übrige Stammrest wächst, besondere Aufmerksamkeit. Wir dürfen wohl darin eine Verwandtschaft zum Rückenmarkwachstum erblicken. Noch andere Beobachtungen sprechen für eine gewisse Annäherung des Oblongatawachstums an den Wachstumstypus des Rückenmarks, aber die Vergleichsergebnisse sind bei der ungenügenden Kenntnis des späteren Wachstums noch zu unsicher.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt. Vom 8.—12. e-Tag beträgt der mittlere Trockensubstanzgehalt des Stammrests 11.16% und unterscheidet sich darin nicht wesentlich von den anderen Hirnteilen, beginnt aber früher als bei diesen, nämlich bereits vom 12. Tag an, zuzunehmen. Ausserdem vermehrt der Stammrest seine Trockensubstanz in den folgenden 3 Wochen relativ am meisten. Dazu ist zu bemerken, dass der Stammrest trotzdem nicht immer den höchsten Trockensubstanzgehalt aufweist, da dieser beim Cerebellum vor-

übergehend viel stärker zunimmt und vom 18. e- bis 4. pe-Tag den ersteren übertrifft. Beim Stammrest erfolgt die Zunahme viel ausgeglichener. Wenn auch der Trockensubstanzgehalt anfänglich rasch ansteigt, so ist doch am 14. e-Tag der Abstand von der besonders hohen Adultnorm ziemlich beträchtlich. Die Differenz wird erst spät ausgeglichen, da das Trockengewicht nach dem 14. Tag nur wenig stärker wächst als das Frischgewicht.

Corpora bigemina (und Mesencephalon)

Frischgewicht. Die Corpora bigemina sind am 8. und 9. e-Tag mit 27 und 41 mg schwerer als Hemisphären oder Stammrest. Beim $2\frac{1}{2}$ tägigen Embryo sind die Verhältnisse wesentlich anders, indem sich dieser Hirnteil sowohl gegenüber dem Diencephalon als dem Rhombencephalon als viel kleiner erweist. In den folgenden Stadien vergrößert er seine Proportionen ständig und muss, verglichen mit dem Stammrest, ausserordentlich rasch wachsen. Das Ende dieses Abschnittes mit beschleunigtem Wachstum fällt auf den 9. e-Tag und konnte durch die Gewichtsanalysen gerade noch erfasst werden. Zu diesem Zeitpunkt sind die Corpora bigemina in quantitativer Hinsicht weiter als alle andern Hirnteile entwickelt und wachsen in der Folgezeit stets am schwächsten. Der Vermehrungsfaktor ist dementsprechend niedrig, 4.8 in der Embryonalperiode und 3.2 für das nachembryonale Wachstum. Den Vorsprung gegenüber den andern Hirnteilen büssen sie aber erst 20–30 Tage nach dem Schlüpfen ein.

Das Mesencephalon LATIMER'S scheint gleich zu wachsen wie die Corpora bigemina, die Vermehrungszahl ist für beide dieselbe. LATIMER gibt als Wachstumsdauer 170 Tage an, also mehr als für Hemisphären und Cerebellum und weniger als für die Oblongata. Er bringt die lange Wachstumsdauer in Zusammenhang mit der Zugehörigkeit des Mesencephalons zum Hirnstamm. Auch hier glaube ich, dass die Zeitangabe von LATIMER etwas zu niedrig ist, halte es aber nicht für ausgeschlossen, dass auch bei längerer Wachstumsdauer die von ihm gefundenen relativen Verschiedenheiten der Hirnteile bestehen bleiben.

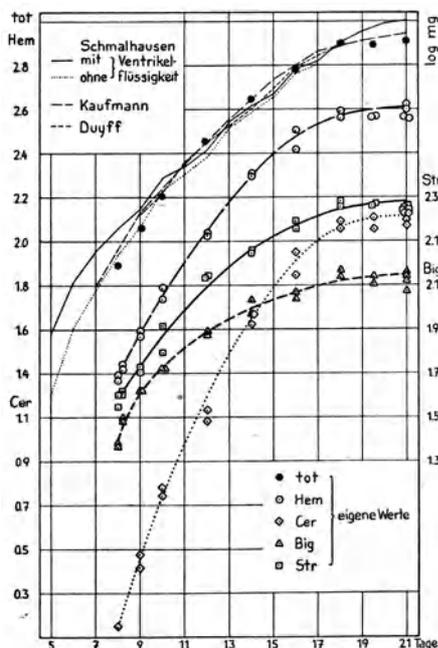


Abb. 8

Gallus gallus L. Embryonales Wachstum des Gesamthirns (Mittelwerte) und der Hirnteile (Einzelwerte), Frischgewicht.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt. Der Trockensubstanzgehalt fängt vielleicht vom 12. Tag, mit Sicherheit erst vom 14. Tag an deutlich zu steigen (Abb. 5). Die Zunahme ist zuerst geringer als beim Stammrest und verläuft vom 16. Tag an ungefähr gleich wie bei diesem. Am 14. pe-Tag ist die Differenz gegenüber der Adultnorm bei beiden gleich.

Die Hirnteile mit ausgesprochen hohem adultem Trockensubstanzgehalt erwerben diese Eigenschaft zum grösseren Teil im späten Wachstum, was zur Folge hat, dass die Unterschiede zwischen Stammrest und Corpora bigemina einerseits und Hemisphären und Cerebellum andererseits in der Anfangszeit der Postembryonalperiode noch wenig ausgeprägt sind.

Es wurde bisher noch zu wenig betont, dass Stammrest und Corpora bigemina, die oft unter dem Begriff des Hirnstamms zusammengefasst werden, einige gemeinsame Züge aufweisen, in denen sie sich vom Wachstum der andern Hirnteile wesentlich unterscheiden. Ganz allgemein können die beiden durch ihre relativ geringe Wachstumsgeschwindigkeit charakterisiert werden. Diese Eigenschaft ist zur Zeit

des intensivsten Wachstums am deutlichsten ausgeprägt. Dazu ist allerdings eine Einschränkung anzubringen; wie bereits erörtert wurde, ist die Wachstumsgeschwindigkeit nur beim Stammrest von Anfang an gering, während die Corpora bigemina erst sekundär, nach einem früh abgeschlossenen Abschnitt beschleunigten Wachstums, zu diesem Wachstumstypus übergehen. Die geringe Wachstumsgeschwindigkeit steht in Korrelation zu einem hohen Anfangsgewicht, wie es entweder primär in der Anlagegrösse vorliegt oder sekundär auf den Beginn des langsamen Wachstumsabschnittes hin geschaffen wird. Geringe Vermehrungszahl und Abnahme des Anteils am Gesamtgehirn sind weitere Begleiterscheinungen dieses Wachstumstypus. Dazu kommen in der postembryonalen Periode die erwähnten Besonderheiten der späten Veränderungen des Trockensubstanzgehalts, die vielleicht eine Erklärung geben könnten für die von LATIMER beobachtete längere Wachstumsdauer.

Cerebellum

Frischgewicht. Auf frühen Entwicklungsstadien ist das Cerebellum weitaus der kleinste Hirnteil. Es wird als einfache Platte angelegt und behält diese Form bis zum 7. Tag bei, ohne dass sie ihre Proportionen gegenüber dem Myelencephalon auffallend verändern würde. Erst beim 7—8tägigen Hühnchen beginnt sie sich emporzuwölben und in ein typisches Vogelcerebellum umzuwandeln. Unsere Darstellung erfasst also bei diesem Hirnteil alle wesentlichen Wachstumsvorgänge. Am 8. Tag ist das Cerebellum noch so klein, dass sein Gewicht kaum exakt festgestellt werden kann. Die gefundene Zahl, 1.4 mg, gibt nur die Grössenordnung an. Das Cerebellum ist am Anfang nicht nur absolut, sondern auch relativ im Vergleich mit dem Adultgewicht viel kleiner als die anderen Hirnteile (Abb. 42). Da es aber weitaus am stärksten wächst, ist es bereits am 18. e-Tag dem Adultgewicht näher als die Hemisphären, am 10. pe-Tag übertrifft es darin den Stammrest und mit 20—30 Tagen auch das Mesencephalon. Von da an ist die Wachstumsgeschwindigkeit nicht mehr höher als bei den Hemisphären und nach dem 40. Tag sogar geringer als beim Stammrest. Mit diesem Alter muss der Abschnitt des beschleunigten Wachstums als abgeschlossen betrachtet werden. Das Wachstum ist bis dahin so weit gefördert worden, dass das Cerebellum, obwohl die Wachstumsintensität nachlässt, am 130. Tag das Adultgewicht erreicht hat (LATIMER). Auch nach den eigenen Analysen muss vermutet werden, dass dieser Hirnteil relativ früh aufhört zu wachsen. In den Vermehrungsfaktoren spiegelt sich die Wachstumsweise des Cerebellums sehr eindrücklich (Tab. 1). LATIMER'S Wert ist geringer, weil sein Cerebellumgewicht vom Schlüpfstag höher liegt als bei mir.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt. Die Eigenart des Cerebellumwachstums kommt in der Zunahme des Trockensubstanzgehalts besonders klar zum Ausdruck. Vom 14. e-Tag an — vorher ist bei der Kleinheit des Cerebellums kein brauchbarer Wert zu erhalten — steigt er so rapid, dass er am 18. e-Tag höher als bei irgend einem anderen Hirnteil liegt. Bereits 4 Tage nach dem Schlüpfen treten die Werte in den unteren Streubereich der Adultwerte ein, steigen im Mittel bis zum 14. Tag noch etwas an und bleiben dann lange Zeit in dieser Höhe stehen, ohne dass das Adultmittel ganz erreicht würde. Dementsprechend steigt die Trockengewichtskurve anfangs viel steiler an als die Frischgewichtskurve und verläuft dann vom 14. pe-Tag an parallel zu ihr.

Hemisphären (und Prosencephalon)

Frischgewicht. Beim 8tägigen Embryo sind die Hemisphären noch 1.7 mg leichter als die Corpora bigemina und nur 1.2 mg schwerer als der Stammrest. Nach zwei Tagen haben sie die ersteren überholt und wachsen in der Folge rasch zu ihrer dominierenden Stellung

empor. Der Vermehrungsfaktor (Tab. 1) ist lange nicht so hoch wie beim Cerebellum. Das frühembryonale Wachstum ist aus dem Vergleich von Präparaten allein nicht ganz leicht zu beurteilen. Beim $2\frac{1}{2}$ tägigen Embryo (Abb. 6) scheinen die Corpora bigemina und die Hemisphären nahezu gleich gross zu sein. Am 5. Tag (Abb. 7) und später sind die ersteren zu mächtigen, dünnwandigen Blasen entwickelt, denen die Hemisphären an Umfang nachstehen. Da die Hemisphärenwände jedoch wesentlich dicker sind und bereits ventrikelnwärts vorzuwachsen beginnen, ist der Unterschied der Massen wohl gering. Wenn diese Annahme richtig ist, sich also das Massenverhältnis zwischen Corpora bigemina und Hemisphären vom 3. bis 9. Embryonaltag nicht oder nur wenig verschiebt, muss für beide Hirnteile während dieser Zeit dieselbe Wachstumsgeschwindigkeit angenommen werden. Die Analysen vom 8. und 9. Tag ergaben tatsächlich für beide Teile eine gleich grosse relative Zunahme. Nach dem 9. Tag ist die Parallelität im Wachstum aufgehoben.

Das Wachstum nach dem Schlüpfen wird am besten durch den Vermehrungsfaktor charakterisiert, der nach meinen Werten berechnet 4.86, nach LATIMERS Werten 4.66 beträgt; die Hemisphären nehmen also, wie LATIMER feststellte, in der Postembryonalperiode von allen Hirnteilen am meisten zu. Nach LATIMER hört ihr Wachstum am 150. Tag auf, trotzdem, wie er selbst bemerkt, das Adultgewicht etwas über dem erreichten Mittelwert liegt; bei seinen 150—300 Tage alten Junghühnern ist jedoch keine Tendenz zur Erhöhung des Hemisphärengewichts zu erkennen. Nach meinen Analysen ist das Wachstum am 160. Tag sicher nicht zu Ende, dagegen haben die Hemisphären eines 330 Tage alten Huhnes die Adultnorm erreicht.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt. Der Trockensubstanzgehalt der Hemisphären steigt vom 14. e-Tag an gleichmässig, bis nach dem 14. pe-Tag die Zunahme fast aufhört (Abb. 5 und 42). Die Werte liegen nur wenig unter dem Adultmittel; trotzdem scheint dieses nicht früher als beim Stammrest oder den Corpora bigemina erreicht zu werden, die doch eine viel grössere Differenz zu überwinden haben. Ausserdem ist es sehr bemerkenswert, dass während der Zeit, in der die Hauptmasse, nämlich $\frac{2}{3}$ des Hemisphärengewichts, aufgebaut wird, der Wassergehalt gleich bleibt, während er doch im allgemeinen während des Wachstums abnimmt. Diese Erscheinung verdient um so mehr hervorgehoben zu werden, als der Wassergehalt dabei auf einem so geringen Niveau, nur 1% über dem Adultwert, stehen bleibt. Vielleicht ist ein solches Verhalten nur möglich, wenn das Wachstum so überaus langsam fortschreitet, wie es hier der Fall ist. Aus dem Befund, dass der Wasser- resp. Trockensubstanzgehalt konstant bleibt, folgt, dass Trockengewicht und Frischgewicht, besser Trockensubstanz und Wasser, relativ gleich stark zunehmen. Dies gilt für die Hemisphären etwa vom 14. bis mindestens 160. pe-Tag. Die Angleichung an den adulten Trockensubstanzgehalt erfolgt spät.

Der ganze Wachstumsverlauf der Hemisphären erweist sich als ähnlich ausgeglichen wie beim Stammrest und frei von plötzlichen Änderungen des Verlaufs, wie sie beim Cerebellum oder den Corpora bigemina auftreten. Betrachten wir das Hemisphärenwachstum vom Adultzustand aus als von dem Ziel, auf das es hingerichtet ist, so zeigt sich eine gewisse Verwandtschaft mit dem Cerebellum: beiden ist gemeinsam die geringe Anfangsgrösse, die hohe Wachstumsgeschwindigkeit und die Zunahme des relativen Anteils am Totalhirn.

4. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum

Embryonales Wachstum

Totalhirn. Die Proportionsverschiebungen während der Embryonalzeit sind von SCHMALHAUSEN (1925b) und KAUFMANN (1930) beim Hühnchen genau untersucht und ausführlich beschrieben worden. Die Grösse des Anlagematerials ist beim Hirn sehr bedeutend, nach SCHMAL-

HAUSEN beträgt das relative Gewicht am 2. e-Tag 17⁰/₀, nimmt dann zu und erreicht ein Maximum von 30⁰/₀ am 4. e-Tag. Von da an wächst das Gehirn stets langsamer als der Gesamtkörper, und das relative Gewicht nimmt dauernd ab, bis am Schlüpftag der Hirnanteil noch 2,6⁰/₀ (KAUFMANN 3,2⁰/₀, LATIMER 2,7⁰/₀, eigene 2,6⁰/₀) beträgt. Der auffallend grosse Hirnanteil bei Embryonen ist somit weniger das Ergebnis eines gesteigerten Wachstums als einer aussergewöhnlich grossen Anlage. Aus der Zusammenstellung der Vermehrungsfaktoren des Hirns und des Körpers in Tab. 1 ergibt sich für das Gehirn im Abschnitt vom 8. bis 21. Embryonaltag ein 2.3 mal kleinerer Wachstumsertrag, während das relative Gewicht dabei von 5.9⁰/₀ auf 2.6⁰/₀ herabsinkt.

Der Verlauf des allometrischen Wachstums beim Hühnchen ist von TEISSIER (1937) auf Grund des Zahlenmaterials von SCHMALHAUSEN (1926) dargestellt worden. TEISSIER konnte zeigen, dass das Wachstum sämtlicher Organe vom 5. bis 20. e-Tag dem Gesetz der einfachen Allometrie folgt und durch ein- bis zweimalige Änderung der Wachstumskonstante in 2 bis 3 Abschnitte gegliedert ist. Bemerkenswerterweise geschehen die Änderungen gemeinsam an bestimmten Tagen, am 9./10. und 15./16. Tag, die TEISSIER als «stades critiques» bezeichnet. Er weist darauf hin, dass NEEDHAM (1932) auch für die chemischen Bestandteile einfaches allometrisches Wachstum in 2 bis 3 Abschnitten gefunden hat, die ebenfalls durch die genannten Alterstage begrenzt werden. Die Befunde TEISSIER's wurden anhand der verbesserten Zahlen von SCHMALHAUSEN (1927a) überprüft, wobei sich für einzelne Kurven ein abweichender Verlauf ergab, während die zeitliche Übereinstimmung in bezug auf die Änderungen der Wachstumskonstante bestätigt werden konnte. Auch für das Gehirn kam ich zu anderen Ergebnissen als TEISSIER, so dass eine genaue Analyse des Wachstumsverhältnisses des Hirns zum Körper unter Einbeziehung der Serien DUYFF, KAUFMANN, SCHMALHAUSEN und der eigenen nicht überflüssig ist.

Die Beziehungen zwischen dem embryonalen Wachstum des Totalhirns und des Körpers lassen sich annäherungsweise durch 3 bis 4 Allometrieformeln beschreiben, welche jedesmal 3 bis 6 Tage Geltung haben. Ich unterscheide nach dem 5. Tag folgende Allometrieabschnitte (Abb. 9):

- 1) 5.—9. Tag, Wachstumskonstante 0.83—1.03. Das Gehirn wächst beinahe so rasch wie der Körper
- 2) 9.—15./18. Tag, Wachstumskonstante 0.65—0.77. Das Hirnwachstum ist gegenüber dem Körperwachstum verlangsamt.
- 3) 15./17.—18./19. Tag, Wachstumskonstante wieder etwas höher: 0.91—1.10.
Der 3. Abschnitt ist nur bei den Serien DUYFF und SCHMALHAUSEN deutlich vom 2. abgetrennt, während der Wert von α bei den Serien von KAUFMANN und mir vom 9.—17./18. Tage unverändert bleibt und nachher sofort zum geringen Werte des 4. Abschnittes absinkt.
- 4) 17./19.—21. Tag, Wachstumskonstante etwa 0.45. Das Hirnwachstum ist stark vermindert.

Im Hinblick auf die Methode ist ganz allgemein festzustellen, dass die Punkte nie zu einer idealen Geraden ausgerichtet sind. Die graphischen Darstellungen zeigen aber klar, dass die Interpretation der Punktreihen durch Geraden von allen Möglichkeiten, die Einzelwerte in

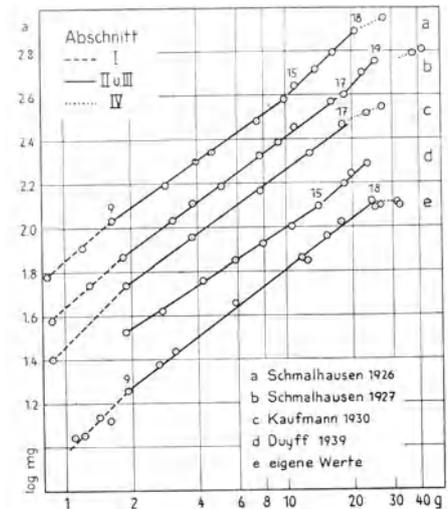


Abb. 9

Gallus gallus L. Embryonales Wachstum des Gesamthirns, Hirngewicht als Funktion des Körpergewichts, logarithmische Koordinaten. a—d Mittelwerte, e Einzelwerte. Der Ordinatenmaßstab gilt für die Serie a, die Serien b bis e sind um je 0.2 Einheiten nach unten verschoben. Die Ziffern über einzelnen Punkten bezeichnen das Alter der wichtigsten Stadien.

vereinfachter Weise zusammenfassen, als die natürlichste erscheint. Bei der Ungenauigkeit der einzelnen Werte ist es oft schwierig, eine Neigungsänderung entweder überhaupt zu erkennen, was besonders am Anfang oder am Ende der Fall ist, oder dann ihren Beginn zu bestimmen, so dass das gleiche Material sehr verschieden ausgelegt werden kann. Hier wie in allen quantitativen Untersuchungen wirkt die Variabilität des embryonalen Materials erschwerend, welcher Nachteil nur durch eine sehr grosse Analysenzahl aufgehoben werden könnte. Wenn somit die Analyse des vorliegenden Materials zum vornherein keine exakten Resultate ergeben kann, so vermag sie uns doch eine im wesentlichen gesicherte Vorstellung über die wichtigsten Beziehungen zwischen Hirn- und Körperwachstum zu verschaffen. Gerade der Umstand, dass die verschiedenen Serien, die alle einzeln untersucht wurden, voneinander abweichen, ermöglichte ein sorgfältiges Abwägen der Resultate und führte zu aufschlussreichen Einblicken in die Bedingtheiten der Allometrieabschnitte.

Zunächst muss beachtet werden, dass eine Änderung der Wachstumskonstante im Verhältnis des Hirns zum Körper nicht nur als Veränderung des Hirnwachstums gegenüber dem Körperwachstum aufgefasst werden kann. Wenn wir dem letzteren nicht zum vornherein den Rang einer absoluten Norm einräumen, muss mit der Veränderlichkeit beider Vergleichsteile gerechnet werden. Dies setzt die Untersuchung ihres Wachstums auf einer gemeinsamen Basis voraus, welche jede Abweichung von einem regelmässigen, als Grundtypus angenommenen Wachstumsverlauf erkennen lässt. Eine solche übergeordnete, ausserhalb des Körpers gelegene Norm ist beim Hühnerembryo im gesetzmässigen Absinken der Wachstumsgeschwindigkeit in der Zeit gegeben. Für das Gehirnwachstum wurden im untersuchten Bereich der Embryonalzeit 2 durch eine konstante Relation von Wachstumsgeschwindigkeit und Alter charakterisierte Abschnitte gefunden, einen ersten vom 5.—17./19. Tag und daran anschliessend einen zweiten bei verminderter Geschwindigkeit bis zum Schlüpfstag. Hervorzuheben ist dabei die Übereinstimmung der aus den verschiedenen Serien erhaltenen Geraden in bezug auf den Neigungswinkel.

Das Körperwachstum, auf dieselbe Weise analysiert, verhält sich weniger einheitlich, indem die verschiedenen Serien mehr voneinander abweichen und zudem vor dem 18. Tag in der Relation von Wachstumsgeschwindigkeit und Alter zweimal eine Änderung auftritt. Der Übergang des 1. in den 2. Abschnitt fällt bei allen Serien auf den 9. Tag und ist verbunden mit einer relativen Beschleunigung des Körperwachstums, d. h. die Wachstumsgeschwindigkeit sinkt nicht mehr im gleichen Verhältnis zum zunehmenden Alter ab wie vorher. Etwa um den 15. Tag wird das Verhältnis im Sinne einer Verlangsamung verändert, aber nicht bei allen Serien gleichzeitig und im gleichen Ausmass, in meiner Serie anscheinend gar nicht. Vergleichsweise sei auf die grosse Serie von MURRAY (1926) hingewiesen, der anhand von 650 Wägungen ebenfalls eine Änderung am 9. und eine kaum merkbare am 15. Tag findet. Seine Werte liegen in der doppelt logarithmischen Darstellung einer Geraden sehr nahe. In diesem Zusammenhang sei gegenüber DUYFF (1939a), der diese Darstellungsmethode verwirft, festgehalten, dass die periodischen Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit auch bei doppelt logarithmischer Auftragung als beidseitige Abweichungen vom Mittelwert zur Geltung kommen und es lediglich besonders klar sichtbar wird, wie wenig sie den Gesamtverlauf des Wachstums beeinflussen.

Die Veränderungen im Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper sind nun ohne weiteres verständlich: Am 9. Tag muss der Wert der Wachstumskonstante absinken, weil der Körper relativ stärker, das Hirn noch wie vorher wächst. Am 15. Tag wird die Wachstumskonstante erhöht, denn bei immer noch gleichbleibendem Hirnwachstum nimmt das Körperwachstum ab. Am 18. Tag sinkt die Konstante wieder, der Körper wächst wie vorher oder etwas schwächer, aber die Herabsetzung der Konstante ist in diesem Abschnitt ganz deutlich eine Konsequenz des verringerten Hirnwachstums.

Zu den einzelnen Serien ist noch folgendes zu bemerken:

Serie SCHMALHAUSEN (1927 a): Änderungen des Körperwachstums ca. 9. und 16. Tag; die Werte vom 20. und 21. Tag liegen offensichtlich zu hoch, wahrscheinlich weil SCHMALHAUSEN den inneren Dotter mitgewogen hat. Sie müssten in diesem Fall um 5–7 g vermindert werden, was beim Vergleich mit dem Hirnwachstum zu berücksichtigen ist. Die Verlangsamung des Hirnwachstums fällt zwischen den 19. und 20. Tag. Annähernd dieselben Daten bezeichnen die Änderungen der Relation des Hirnwachstums zum Körperwachstum. In der Serie 1926 verhält sich das Gehirn gleich, während das Körperwachstum bereits am 14. Tag verlangsamt ist und dementsprechend der 3. Allometrieabschnitt früher beginnt. Nebenbei sei erwähnt, dass die Hirngewichte mit Ventrikelflüssigkeit für den 1. Allometrieabschnitt einen α -Wert ergeben, der niedriger ist als im 2. Abschnitt, was darauf zurückzuführen ist, dass der relativen Zunahme der Hirnwände eine relative Abnahme des Ventrikelhohlraums gegenübersteht.

Serie DUYFF: Das Körperwachstum geht am 15./16. Tag relativ stark zurück, was sich im Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper klar bemerkbar macht. Im übrigen fällt diese Serie auf durch einen niedrigen α -Wert im 2. Abschnitt, der dadurch zu erklären ist, dass bei gleich starkem Hirnwachstum gegenüber den anderen Serien der Körper etwas stärker wächst. Dieses neue Beispiel für eine Veränderung des Körperwachstums ohne Beeinflussung des Hirnwachstums ist äusserst bemerkenswert; offenbar variiert das Wachstum gewisser anderer Organgruppen viel mehr als dasjenige des Gehirns.

Serie KAUFMANN: Die Intensität des Körperwachstums nimmt vom 15. Tag an kontinuierlich stärker ab, als es der Norm entsprechen würde, das Hirnwachstum ist vom 15. Tag an leicht, vom 17. Tag an eindeutig vermindert. Ein 3. Allometrieabschnitt ist nicht zu beobachten.

Meine Serie unterscheidet sich durch den hohen Wert der Wachstumskonstante im 2. Abschnitt von den anderen, diesmal aber nicht wegen Unterschieden im Körperwachstum, sondern wegen des relativ stärkeren Hirnwachstums. Da sich das Körperwachstum vom 9.—18. Tage nicht verändert, fällt der 3. Allometrieabschnitt aus. Es muss bemerkt werden, dass meine Serie und die von KAUFMANN denen von DUYFF und SCHMALHAUSEN nicht gleichwertig zur Seite gestellt werden dürfen, da bei der hohen Variabilität des Materials die Auswertung um so unsicherer wird, je grösser der Altersabstand zwischen den einzelnen Mittelwerten ist. Dass bei den ersteren gerade der kürzeste Allometrieabschnitt nicht nachgewiesen werden kann, ist darum leicht verständlich.

Die Beziehung von Hirn- und Körperwachstum folgt also dem Prinzip der einfachen Allometrie, d. h. die Wachstumsgeschwindigkeit des Gehirns steht zu derjenigen des Gesamtkörpers abschnittsweise in einem konstanten Verhältnis. Durch die dreimalige Änderung der Wachstumskonstante erweist sich aber die Beziehung als ziemlich kompliziert.

Im speziellen Fall des Hühnerwachstums kann die Konstanz der Wachstumsverhältnisse innerhalb des Körpers von der allgemeineren Beziehung abgeleitet werden, dass bei Organen und Gesamtkörper eine Proportionalität zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Alter besteht. Diese wiederum lässt eine Gliederung des Wachstums beim Hirn in 2 und beim gesamten Körper in 3 Abschnitte erkennen, wobei die Änderungen im Wachstumsverlauf unabhängig voneinander erfolgen. Hirn und Gesamtkörper sind in dieser Hinsicht zwei verschiedenen Wachstumstypen zugeordnet, und die Darstellung des Hirnwachstums als Funktion des Körperwachstums ergibt deshalb keine Vereinfachung, sondern eine Komplikation, indem nun 4 Abschnitte auftreten. Der Unterschied zwischen Hirn und Gesamtkörper sagt wenig aus, solange nicht das Wachstum der einzelnen Organe bekannt ist, die in ihrer Gesamtheit den Verlauf des Globalwachstums bestimmen.

Nach dem Material von SCHMALHAUSEN (1927 a) ergeben sich in der Darstellung des Organwachstums als Funktion des Alters folgende Wachstumstypen für den Abschnitt vom 8.—21. Tag: zwei Abschnitte beim Auge, drei bei Lunge, Herz, Leber, Muskelmagen und Hinterextremität. Die letztgenannten Organgruppen stimmen mit dem Gesamtwachstum am besten überein, was auch mit den Beobachtungen DUYFF's (1939 a) in Einklang steht, dass Herz und Leber die Wachstumsschwankungen des Körpers genau mitmachen, während ihnen das Gehirn weniger oder gar nicht folgt. Gegenüber den anderen Organen fällt das Hirn durch seinen verhältnismässig einfachen Wachstumstypus auf.

Als allgemeines Ergebnis der vergleichenden Untersuchung des Hirn- und Körperwachstums ist die Unabhängigkeit der beiden Wachstumsabläufe hervorzuheben sowie der Umstand, dass das Körperwachstum einen zusammengesetzten Wachstumstypus darstellt, was bei dessen Verwendung als Norm zu berücksichtigen ist.

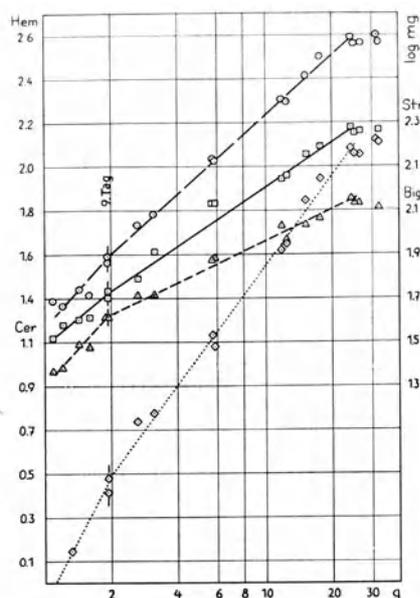


Abb. 10

Gallus gallus L. Embryonales Wachstum der Hirnteile als Funktion des Körperwachstums, 8.—21. Embryonaltag. Einzelwerte, logarithmische Koordinaten.

Hirnteile. Vorgängig der Besprechung der einzelnen Hirnteile muss noch einmal daran erinnert werden, dass meine Serie in zweierlei Hinsicht von den übrigen abweicht: die Werte der Wachstumskonstante liegen im 1. und 2. Allometrieabschnitt über dem Mittel, und der 3. Allometrieabschnitt ist nicht ausgebildet.

Die Eigenart der Hirnteile kommt in Abb. 10 klar zum Ausdruck. Im 1. Abschnitt wächst das Cerebellum fast doppelt so rasch als der Körper, und auch im 2. Abschnitt übertrifft es dessen Wachstumsgeschwindigkeit noch erheblich und vergrößert damit seinen Anteil am Gesamtkörper bis zum 18. e-Tag. Sämtliche übrigen Hirnteile verlieren an relativer Grösse. Vom 8.—9. Tag scheinen zwar Hemisphären und Corpora bigemina etwas rascher als der Körper zu wachsen, weil aber meine α -Werte gegenüber der Serie SCHMALHAUSEN allgemein zu hoch sind, ist dieses Ergebnis nicht sicher. Wichtiger ist die Übereinstimmung zwischen Hemisphären und Corpora bigemina, die im folgenden Abschnitt nicht mehr besteht. Während das Gesamthirn am 9. Tag keine Wachstumsänderung erkennen lässt, tritt eine solche innerhalb des Gehirns, bei den Corpora bigemina auf, und zwar auffallenderweise gleichzeitig mit der Wachstumsänderung anderer Organe und des Gesamtkörpers. Vom 9.—18. Tag ist nicht mehr die Wachstumskonstante des Stammrests, sondern die-

jenige der Corpora bigemina die geringste. Die Abnahme der relativen Grösse ist somit bei den letzteren am stärksten, weniger stark beim Stammrest und nur gering bei den Hemisphären. Aus der Darstellung geht ausser diesen Beziehungen auch deutlich hervor, dass der Anteil von Cerebellum und Hemisphären am Gesamthirn steigen muss, denn beide nehmen stärker zu als dieses. Für den Stammrest gilt das Gegenteil. Die Corpora bigemina wachsen vom 8.—9. Tag stärker, nachher viel schwächer als das gesamte Hirn.

Über den letzten Abschnitt kann leider auf Grund meiner Zahlen nichts ausgesagt werden. Das Gesamthirn zeigt in diesem Abschnitt grosse Ähnlichkeit mit dem postembryonalen Wachstum, was möglicherweise auch für die Hirnteile gilt.

Postembryonales Wachstum

Nach dem Schlüpfen wächst das Gehirn bedeutend langsamer als der Körper, und sein relatives Gewicht geht von 2.6 % auf 0.17 % (LATIMER 0.14 %) zurück. Im gesamten ist der Wachstumsertrag des Hirns 15 mal kleiner als derjenige des Körpers.

Um das Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper zu bestimmen, benutzte ich zuerst die Tabellen von LATIMER (1925 a), auf welchen für die Körpergewichte zwischen 37 und 2600 g von 100 zu 100 g die Hirngewichte angegeben sind. Bei doppelt logarithmischer Auftragung entstehen mehr oder weniger regelmässige Kurven, die manchmal eine Strecke weit sich einer Geraden annähern. Das Wachstumsverhältnis ändert sich also dauernd, und es liegt keine einfache Allometrie vor. Nach diesem negativen Ergebnis versuchte ich dieselbe Darstellung mit einem etwas veränderten Zahlenmaterial. Anstatt wie LATIMER die Tiere nach dem Körpergewicht zu ordnen, und für jede Gewichtskategorie das mittlere Hirngewicht zu berechnen, ordnete ich die Tiere nach dem Alter und suchte zu jedem Stadium das mittlere Hirn- und das mittlere Körpergewicht. LATIMER gibt für das letztere keine Tabelle, sodass ich es seiner

Fig. 1 (1924) entnehmen musste. Das Ergebnis ist überraschend: es entstehen sehr schöne Geraden mit nur einer oder zwei Knickstellen.

Warum wirkt sich diese veränderte Berechnung der Zahlen so drastisch aus? Mit der Antwort auf diese Frage muss eine Kritik an der verbreiteten Methode verbunden werden, bei der Untersuchung des Wachstums das Material nach dem Körpergewicht zu ordnen. LATIMER hält diese Methode für besonders vorteilhaft, weil sie die Unterschiede zwischen Entwicklungsalter und absolutem Alter und später auch die Geschlechtsunterschiede ausgleiche. Es soll nicht untersucht werden, wie weit dies tatsächlich zutrifft, denn selbst im günstigsten Fall kann dadurch die Verwendung solcher Wachstumskurven für das spätere Wachstum nicht gerechtfertigt werden. Das ist leicht zu zeigen an Hand eines Vergleichs des Gewichtwachstums von Hirn und Körper. LATIMER selbst gibt an, dass das Gehirn nach dem 150. Tag nicht mehr wächst; nach meinen Beobachtungen nimmt es höchstens noch 5% zu. Das Körpergewicht beträgt am 150. Tag im Mittel 1400 g und wächst das ganze erste Jahr weiter bis auf maximal 2100 g. Die alten Tiere sind bis 2600 g schwer, wobei die Zunahme in erster Linie auf Fetteinlagerung beruht und nicht als Wachstum zu bewerten ist, was auch aus dem Längenwachstum ersichtlich wird, das mit 300 Tagen abgeschlossen ist. Bei der Darstellung der Hirngewichte als Funktion der Körpergewichte nach den Tabellen von LATIMER entsteht eine Kurve, die bis zum Körpergewicht von 1200 g ziemlich gut und bis 1600 g etwas verwischt ein wirkliches Wachstumsverhältnis wiedergibt. Bis 2100 g gibt sie die Verteilung fertiger Hirngewichte auf wachsende Jungtiere verschiedenen Gewichts und bis 2600 g dasselbe für Alttiere, wobei am Ende der Kurve die schwersten alten Hähne stehen. Dass eine solche gemischte Kurve nicht nach der Formel der einfachen Allometrie berechnet werden kann, darf nicht verwundern. Beim Haushuhn sind in Zusammenhang mit der Domestikation die Verhältnisse etwas unübersichtlich, es zeigt sich aber doch, dass während des eigentlichen Wachstums einfache Allometrie vorliegt und es ist anzunehmen, dass auch die Grössenvariation von Hirn und Körper ausgewachsener Tiere einer solchen folgt. Das reine Wachstum wird namentlich in der Spätphase von der individuellen Grössenvariation verschleiert und ist nur zu erkennen, wenn zur Untersuchung Mittelwerte verwendet werden, die an einem genügend zahlreichen, nach dem Alter geordneten Material gewonnen worden sind. Diese Methode empfiehlt sich auch darum, weil die Variationsbreite der Hirngewichte geringer als diejenige der Körpergewichte gleichaltriger Tiere ist. Bei einem weit unter der Norm liegenden Körpergewicht ist oft das Hirn dem Alter entsprechend absolut normal ausgebildet.

Bevor das Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper besprochen werden kann, muss wie vorher eine knappe Charakteristik des Wachstums in der Zeit gegeben werden. Die doppelt logarithmische Darstellung ergibt für Hirn und Körper flache Kurven. Das Hirn wächst vom 1.—5. Tag wenig, vom 5.—30. Tag relativ stark und nach dem 30. Tag wieder schwächer, wie ausführlich geschildert worden ist. Auch das Körpergewicht nimmt am Anfang schwach und unregelmässig zu. Da im Schlüpfgewicht von LATIMER das Gewicht des inneren Dotters enthalten ist, ersetze ich seinen Wert von 37 g durch denjenigen von 33 g. Der durch die Umstellung der Lebensweise nach dem Schlüpfen verursachte Rückschlag ist anscheinend erst am 20.—40. Tag wieder ganz ausgeglichen und die Wachstumsgeschwindigkeit nimmt bis dahin leicht zu. Das weitere Wachstum verläuft überaus gleichmässig unter kontinuierlicher Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit bis zum 120. Tag, worauf das Wachstum mit noch weiter verminderter Intensität fortgesetzt wird.

Die Beziehungen zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Alter sind nicht durch eine konstante Funktion wiederzugeben. Infolge dieser Komplikation ist der zeitliche Verlauf des Wachstums weniger gut zu überblicken, und die Vorteile der körpereigenen Norm kommen diesmal voll zur Geltung, indem die Darstellung des Hirnwachstums als Funktion des Körperwachstums eine erhebliche Vereinfachung bringt (Abb. 11).

Der relativ hohe Wert der Wachstumskonstante im 1. postembryonalen Allometrieabschnitt ist vor allem Ausdruck des stärkeren Hirnwachstums, und seine nachfolgende Herabsetzung beruht auf einer Verminderung desselben. Unsere Aufmerksamkeit gilt zunächst dem 1. postembryonalen Allometrieabschnitt vom Schlüpftag bis zum 30. Tag. Vom nachfolgenden unterscheidet er sich durch erheblich höhere Wachstumskonstanten, gegenüber dem vorhergehenden letzten embryonalen Abschnitt der Serie KAUFMANN ist er hingegen nicht verändert und kann mit diesem zu einem einzigen Abschnitt vereinigt werden. Das bedeutet, dass in einer Zeit recht unregelmässigen Wachstums das Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper konstant bleibt. Vorläufig hat dieser Befund nur Geltung für die Serie KAUFMANN bis zum Schlüpftag und für die Serie LATIMER nach diesem, und vielleicht ist die gute Übereinstimmung der Wachstumskonstanten nur ein Zufall. Soviel darf aber wohl ausgesagt werden, dass das Wachstumsverhältnis vom 18.—21. Embryonaltag durch einen Wert von derselben Grössenordnung wie im postembryonalen Wachstum der vier ersten Wochen bestimmt wird, und sicher stets mehr dem postembryonalen als dem embryonalen Verhältnis vor dem 18. Tag gleicht. Vielleicht steht dieser Befund in Zusammenhang mit der Verlängerung der Brutdauer beim Haushuhn gegenüber der wildlebenden Stammform um 2 Tage.

In der Postembryonalperiode ist die Allometrie stets eine negative und der Anteil des Gehirns am Körpergewicht wird immer kleiner. Im 1. Abschnitt sinkt dieser nicht so stark, dagegen nimmt er im 2. Abschnitt rapid ab, da das Hirnwachstum gegenüber dem Körper noch viel mehr verlangsamt ist als später. Nach dem 170. Tag steht das Hirnwachstum bei weiterer Zunahme des Körpergewichts beinahe still, so dass das relative Hirngewicht weiterhin beträchtlich zurückgeht. Die Unterschiede im Wachstum der einzelnen Hirnteile kommen in dieser Darstellung sehr klar zur Geltung und bedürfen keiner näheren Beschreibung, zumal im nächsten Kapitel genauer darauf eingegangen wird.

Die Oblongata-Werte scheinen sich der gegebenen Interpretation nicht gut zu fügen, denn sie liegen vom 60.—100. Tag sämtlich unterhalb der eingezeichneten Geraden. Auf Fig. 5 von LATIMER (1925) fand ich, dass gerade zu dieser Zeit die meisten Individualwerte über der Mittelkurve liegen, diese also etwas zu tief verläuft. Auch die Mittelwerte vom 5.—10. Tag scheinen ungenau und wurden von mir nach sorgfältigem Vergleich der einzelnen Punkte in LATIMER's Darstellungen neu berechnet.

Nebenbei sei noch erwähnt, dass das Wachstum des Rückenmarks in die gleichen Allometrieabschnitte wie beim Gehirn gegliedert ist. Um dies zu erkennen, dürfen auch hier vom 10.—40. Tag nicht die von LATIMER berechneten Mittelwerte verwendet werden. Dessen Mittelkurve liegt dort nämlich überhaupt neben den Einzelwerten, und es ist auffallend, wie klar das Bild in der graphischen Darstellung wird, sobald die Einzelwerte selber berücksichtigt werden.

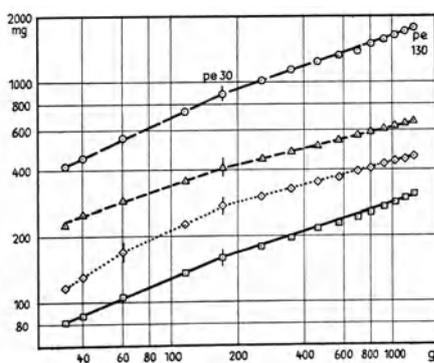


Abb. 11

Gallus gallus L. Postembryonales Wachstum der Hirnteile als Funktion des Körperwachstums nach Werten von LATIMER (1924 und 1925 a), 0.—130. pe-Tag. Logarithmische Koordinaten.

Ausser dem Körpergewicht kann auch die Körperlänge als Norm genommen werden. Das Ergebnis ist, abgesehen von der grösseren Steilheit der Geraden, fast dasselbe: zwei Allometrieabschnitte vom 1.—ca. 30. Tag und ca. 30. Tag bis vielleicht zum Wachstumsabschluss. Das Cerebellum nimmt wiederum dieselbe Ausnahmestellung ein, indem das Wachstumsverhältnis erst vom 40. Tag an unverändert bleibt. Die Verwendung der Körperlänge erweist sich als sehr vorteilhaft, da sie in ihrer Unabhängigkeit vom momentanen Ernährungszustand der Individuen ein viel besseres Mass für die Körpergrösse darstellt als das Gewicht. Ausserdem gibt ihre Zunahme nur die wirkliche und nicht auch die durch Verfettung erzeugte scheinbare Vergrösserung des Körpers an. Das zeigt sich namentlich darin, dass das Wachstumsverhältnis vom 30. Tag bis zum Wachstumsende nicht oder höchstens sehr wenig verändert wird, was auf ähnliche Wachstumsdauer und Übereinstimmung im Wachs-

tumsverlauf von Hirngewicht und Körperlänge schliessen lässt. Da ich die Körperlänge bei meinem Material nicht bestimmt hatte, muss ich mich im allgemeinen auf die Verwendung der mittleren Körpergewichte als Norm beschränken.

5. Die Formänderungen des Gehirns

Neben dem relativen Gewicht in bezug auf den Endzustand bildet der Formunterschied gegenüber diesem ein sehr wichtiges Kriterium zur Beurteilung des Entwicklungsstandes, ob nun vom Gesichtspunkt des rein formalen Vergleichs ausgegangen wird oder von der Vorstellung, dass mit der zunehmenden Annäherung an die Proportionen des erwachsenen Organs eine entsprechende Entwicklung in funktioneller Hinsicht verbunden sei. Daraus ergibt sich die Aufgabe, Verlauf und Ausmass der Formveränderungen namentlich im Hinblick darauf zu untersuchen, wann die wesentlichen Bildungsprozesse abgeschlossen sind und das Gehirn in bezug auf seine Form erstmals als adultähnlich bezeichnet werden darf.

Zur Untersuchung der Formveränderungen des Gehirns ist am besten eine Norm zu verwenden, die dem Gehirn selbst entnommen ist und von der sich nur noch die speziellen Eigenarten der Teile abheben. Als Vergleichsbasis wählen wir das Wachstum des Stammrests. Es eignet sich dazu wegen seines gleichmässigen Verlaufs sehr gut, welcher Vorzug beim Star noch viel auffälliger zur Geltung kommt als beim Huhn. Ausserdem darf der Stammrest als derjenige Hirnteil betrachtet werden, der bei Hühner- und Sperlingsvögeln am ähnlichsten ausgebildet ist, was sich, wie noch gezeigt wird, auch in seinem Wachstumsverlauf auswirkt. Das Gesamthirn kommt als Norm nicht in Frage, weil es ein zusammengesetztes Wachstum aufweist, das dem Hemisphärentypus sehr nahe steht.

Anhand der Darstellungen des Hirnwachstums als Funktion des Stammrestwachstums (Abb. 14, 15) und der Proportionsverschiebungen zwischen dem Stammrest und den übrigen Hirnteilen (Abb. 12, 13) versuchen wir nun die Formveränderungen während des Wachstums zu verfolgen. Zur Auswertung des Materials ist zu bemerken, dass in Abb. 14 u. 15 beim Entwurf der Geraden die Werte vom 12. e-Tag nicht berücksichtigt worden sind, da das Gewicht des Stammrests in diesem Alter offensichtlich zu hoch liegt. Vom 18. Tag bis zum Schlüpftag ergibt die Darstellung eine Diskontinuität, weil in meinem Material der Stammrest am 18. Tag zufälligerweise etwas schwerer ist als am Schlüpftag. Die Verhältnisse der Postembryonalperiode lassen sich auf Grund meiner Werte nur annäherungsweise beschreiben, während die Zahlen von LATIMER eine genauere Analyse ermöglichen. Da seine Oblongata etwas rascher wächst als der Stammrest, sind die Wachstumskonstanten für die Serie LATIMER etwas geringer. Ausserdem ist daran zu erinnern, dass die Mittelwerte für die Oblongata nicht immer genau sind, was sich nun in der Darstellung bemerkbar macht. Im Interesse des späteren Vergleichs muss ich jedoch in erster Linie die eigenen Zahlen verwenden.

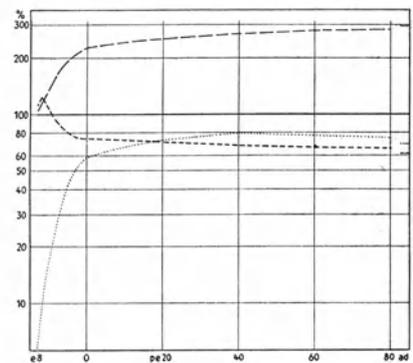


Abb. 12

Gallus gallus L. Verlauf der Formänderungen des Gehirns. Frischgewicht von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina in % des Stammrestgewichts, ausgeglichene Mittelwerte. Logarithmischer Ordinatenmaßstab.

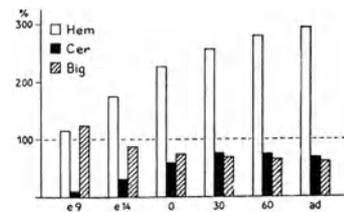


Abb. 13

Gallus gallus L. Die Formänderungen des Gehirns. Frischgewicht von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina in % des Stammrestgewichts.

Das Wachstum der Corpora bigemina ist in 3 Abschnitte zu gliedern. Vom 8.—9. e-Tag nehmen sie so stark zu wie die Hemisphären und erreichen am 9. e-Tag gegenüber dem Stammrest ihre maximale relative Grösse. Darauf schlägt die positive Allometrie um in eine negative und in der ganzen folgenden Embryonalzeit ist die Wachstumsgeschwindigkeit wesentlich geringer als beim Stammrest. Am Schlüpftag wird die Wachstumskonstante etwas erhöht und der Unterschied zum Stammrest verringert, das Wachstum bleibt aber negativ allometrisch. Die relative Grösse dieses Hirnteils nimmt somit vom 9. e-Tag an ständig ab.

Das Wachstum des Cerebellums lässt sich ebenfalls in 3 Abschnitte gliedern. Am 8. e-Tag ist das Cerebellum überaus klein, nimmt aber im untersuchten Abschnitt der Embryonalzeit mehr zu als irgend ein anderer Hirnteil und steigert somit seine relative Grösse sehr rasch. Nach dem Schlüpfen ist der Wert der Wachstumskonstante etwas verringert, aber immer noch höher als bei den Hemisphären. Erst nach dem 20. pe-Tag, wenn das Grössenverhältnis zum Stammrest bereits dem Adultzustand entspricht, wird das Cerebellumwachstum stärker verlangsamt. Die Wachstumskonstante nimmt bis zum 30. oder 40. Tag kontinuierlich ab und bleibt dann auf einem Wert stehen, der nicht viel über demjenigen der Corpora bigemina liegt. Das Cerebellum wächst nun langsamer als der Stammrest, und sein relatives Gewicht, das bis dahin stets zugenommen hat, beginnt nach Erreichen eines Maximums abzusinken. Der postembryonale Wachstumsverlauf des Cerebellums unterscheidet sich damit in bemerkenswerter Weise von demjenigen der anderen Hirnteile.

Die Hemisphären wachsen bedeutend regelmässiger als Cerebellum und Corpora bigemina und lassen nur zwei Allometrieabschnitte erkennen. Die Differenz zwischen der embryonalen und der etwas niedrigeren postembryonalen Wachstumskonstante ist geringer als bei den andern Hirnteilen. Die Hemisphären wachsen stets stärker als der Stammrest, und ihr relatives Gewicht nimmt somit dauernd zu; auch nach dem Schlüpfen ist die Zunahme noch ziemlich beträchtlich.

Bei der vergleichenden Betrachtung aller drei Kurven fällt der bedeutende Unterschied der Wachstumsgeschwindigkeiten in der Embryonalzeit auf. Cerebellum und Hemisphären weisen stark positive, die Corpora bigemina stark negative Allometrie auf. Das ändert sich nach dem Schlüpfen grundsätzlich. Die Wachstumskonstante ist bei Hemisphären und Cerebellum herabgesetzt, bei den Corpora bigemina erhöht, allgemein ist eine Annäherung an den Wert 1 des isometrischen Wachstums erfolgt. Da über die Zeit vom 18.—21. e-Tag nichts ausgesagt werden kann, muss die Frage offen gelassen werden, ob die Änderung bereits am 18. e-Tag oder erst am Schlüpftag stattfindet. Schon aus dem Neigungswinkel der Geraden ist abzulesen, dass die Unterschiede im Wachstum der Hirnteile und damit die

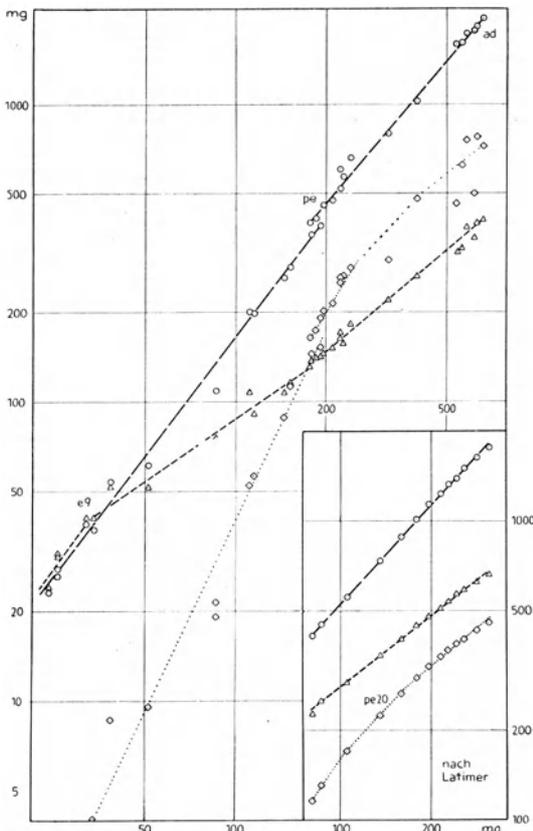


Abb. 14

Gallus gallus L. Wachstum von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina als Funktion des Stammrestwachstums, Frischgewicht. Einzelwerte (e) und gefundene Mittelwerte (pe), logarithmische Koordinaten. Die Cerebellumwerte sind um den Faktor 1.59 vergrössert eingetragen.

Zum Vergleich das postembryonale Wachstum von Prosencephalon, Cerebellum und Mesencephalon als Funktion des Medulla oblongata-Wachstums nach LATIMER (1925 a).

Proportionsverschiebungen in der Embryonalzeit viel grösser sein müssen als nachher.

Das Ausmass der Proportionsverschiebungen hängt weniger vom Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten ab, das durch die Wachstumskonstante α angegeben wird, als vom Verhältnis der Wachstumserträge der verglichenen Teile im untersuchten Abschnitt, dargestellt durch den «relativen Vermehrungsfaktor» (vgl. p. 4). Dieser wird nach Formel (8) aus dem Verhältnis der Vermehrungsfaktoren des Hirnteils y zur Norm x gebildet, wobei als Norm der Stammrest verwendet wird. Die Bedeutung dieses Faktors sei an einem Beispiel erläutert: Vom 8.—21. e-Tag beträgt der Vermehrungsfaktor des Stammrests 7.3 und der Hemisphären 15.8. Die Verhältniszahl, der relative Vermehrungsfaktor, erhält den Wert **2.16** und sagt aus, dass die Vermehrung des Hemisphärenengewichts um das 2.16-fache die Vermehrung des Stammrestgewichts übertrifft. Die Hirnform verändert sich dabei im Sinne einer Vergrösserung des Hemisphärenanteils; am 8. e-Tag beträgt das Hemisphärengewicht $105\%^{2}$ des Stammrestgewichts, am 21. e-Tag $227\%^{2}$. Der Wert der Endform des Vergleichsabschnittes verhält sich zu demjenigen der Anfangsform wie **2.16 : 1**; der relative Vermehrungsfaktor gibt also, wie Formel (10) zum Ausdruck bringt, direkt den Umfang der Formänderung an.

Die Werte der relativen Vermehrungsfaktoren sind in Tab. 2 zusammengestellt. Der unterschiedliche Umfang der embryonalen und postembryonalen Formveränderungen kommt auffällig zur Geltung. Noch deutlicher wird er in der Gegenüberstellung der 10 letzten Embryonal- und 10 ersten Postembryontage. Wird diese abschnittsweise Berechnung des relativen Vermehrungsfaktors für die gesamte Wachstumsperiode durchgeführt und damit das Ausmass der

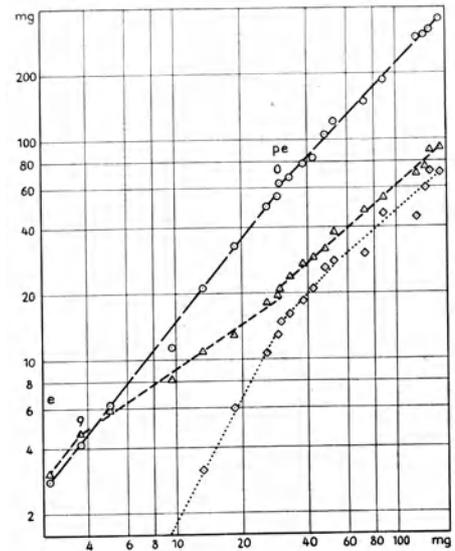


Abb. 15

Gallus gallus L. Wachstum von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina als Funktion des Stammrestwachstums, Trockengewicht. Gefundene Mittelwerte, logarithmische Koordinaten. Die Cerebellumwerte sind um das 1.26fache verkleinert eingetragen.

Tab. 2

Gallus gallus L. Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum
Relativer Vermehrungsfaktor

Altersabschnitt	Hem	Cer	Big
e 8 — 21	2.16	10.02	0.66
pe 0 — 20	1.10	1.24	0.96
20 — 40	1.08	1.08	0.96
40 — 60	1.03	0.94	0.97
60 — ad	1.06	0.93	0.94
0 — ad	1.30	1.18	0.84
e 10 — 20	1.78	4.61	0.64
pe 0 — 10	1.05	1.11	0.99

² Diese Werte können als prozentuale Formquotienten bezeichnet werden (vgl. p. 5).

Proportionsverschiebungen auf eine bestimmte Zeiteinheit bezogen, so ist damit ein relatives Mass für den Allometriegrad des Wachstums gegeben. Wie im folgenden gezeigt wird, kommt man dabei zu aufschlussreichen Einblicken in die Wachstumsvorgänge, schwierig wird erst der exakte Vergleich des allometrischen Wachstums verschiedener Arten.

Die Analyse der derart gebildeten Reihe führt zunächst zu einer scharfen Trennung zwischen dem embryonalen und postembryonalen Wachstum. Das erstere ist charakterisiert durch einen sehr hohen Allometriegrad, der sich aus dem raschen embryonalen Wachstum und der grossen Differenz der Geschwindigkeiten ergibt. Ein Blick auf Abb. 12 und 13 zeigt, dass bis zum Schlüpftag die wesentlichsten Formveränderungen vollzogen sind und das Gehirn einen ersten Grad von Adultähnlichkeit erreicht. Nicht nur im Formzustand, sondern auch im Wachstumsverlauf ist der Schlüpftag deutlich markiert durch die Veränderung der Wachstumskonstanten, Herabsetzung der Geschwindigkeit und Verminderung des Allometriegrades. Die Untersuchung des postembryonalen Wachstums ergibt bis zum 20./40. Tag etwas grössere Formverschiebungen als in der späteren Zeit. Die Hemisphären vergrössern ihren Anteil in dieser Zeit noch relativ stark, vor allem aber nimmt das Cerebellum stark zu, erreicht sein maximales relatives Gewicht und geht am 30./40. Tag über in die Phase des verlangsamten Wachstums. Es wird somit um den 20./40. pe-Tag eine Stufe erreicht, auf der das Gehirn in bezug auf die Proportionen dem Endzustand sehr nahe kommt, im Gewicht aber erst ein Drittel bis die Hälfte vorhanden ist. Die genaue zeitliche Festlegung ist wegen der geringen Analysenzahl nicht möglich, nach den Zahlen von LATIMER wäre der Abschnitt auf die ersten 3—4 Wochen zu begrenzen. Das spätere Wachstum ist durch einen sehr geringen Allometriegrad, durch eine gleichsinnige Veränderung der Proportionen und geringe Wachstumsgeschwindigkeit gekennzeichnet.

Das Hirnwachstum des Haushuhns kann somit in 3 Abschnitte gegliedert werden, die stufenweise zu einer Annäherung an den adulten Formzustand führen, wobei der Allometriegrad jedesmal um einen wesentlichen Schritt zurückgeht.

B. Jagdfasan (*Phasianus colchicus* L.)

Im Anschluss an die Darstellung des Hirnwachstums beim Haushuhn sollen noch kurz die Verhältnisse bei einigen anderen Arten aus der Familie der *Phasianidae* besprochen werden. Es handelt sich dabei weniger um eine exakte Analyse der feineren Unterschiede, als um die Ermittlung der gemeinsamen Züge, durch welche das Hirnwachstum der *Phasianidae* über Grössen- und Gattungsunterschiede hinweg charakterisiert werden kann. Eine kritische Prüfung des Haushuhnwachstums drängt sich schon darum auf, weil es nicht ausgeschlossen ist, dass die Domestikation eine Veränderung der Wachstumsweise bewirkt hat. Als Vergleichsformen dienen in erster Linie Jagdfasan und Wachtel.

Aus dem Material der Basler Zoologischen Anstalt standen mir Hirngewichtsbestimmungen von je 2 Fasanenembryonen im Alter von 13 und 18 Bruttagen, von 4 frischgeschlüpften Küken und 28 Jungvögeln zur Verfügung, die allerdings zum Teil nach der früheren Methode (PORTMANN und SUTTER 1940) ausgeführt worden sind.

Der Jagdfasan steht an Körpergrösse dem Haushuhn etwas nach, dagegen ist sein Gehirn um 0.32 g schwerer, wovon allein 0.26 g auf die Hemisphären entfallen. Während beim Fasan das Gehirn 0.32% des Körpergewichts ausmacht, sind es beim Haushuhn nur 0.17%. Wenn auch allgemein mit steigender Körpergrösse die relative Hirngrösse abnimmt, so übersteigt die Differenz zwischen Haushuhn und Fasan doch weit das gewöhnliche Mass, wie es etwa durch das Verhältnis von Fasan zu Auerhuhn oder Pfau (Tab. 9) gegeben ist. Die geringe relative Hirngrösse des Haushuhns kann nur auf die Einflüsse der Domestikation zurückgeführt werden, durch die offenbar das Körpergewicht stärker als das Hirngewicht gesteigert worden ist, wie

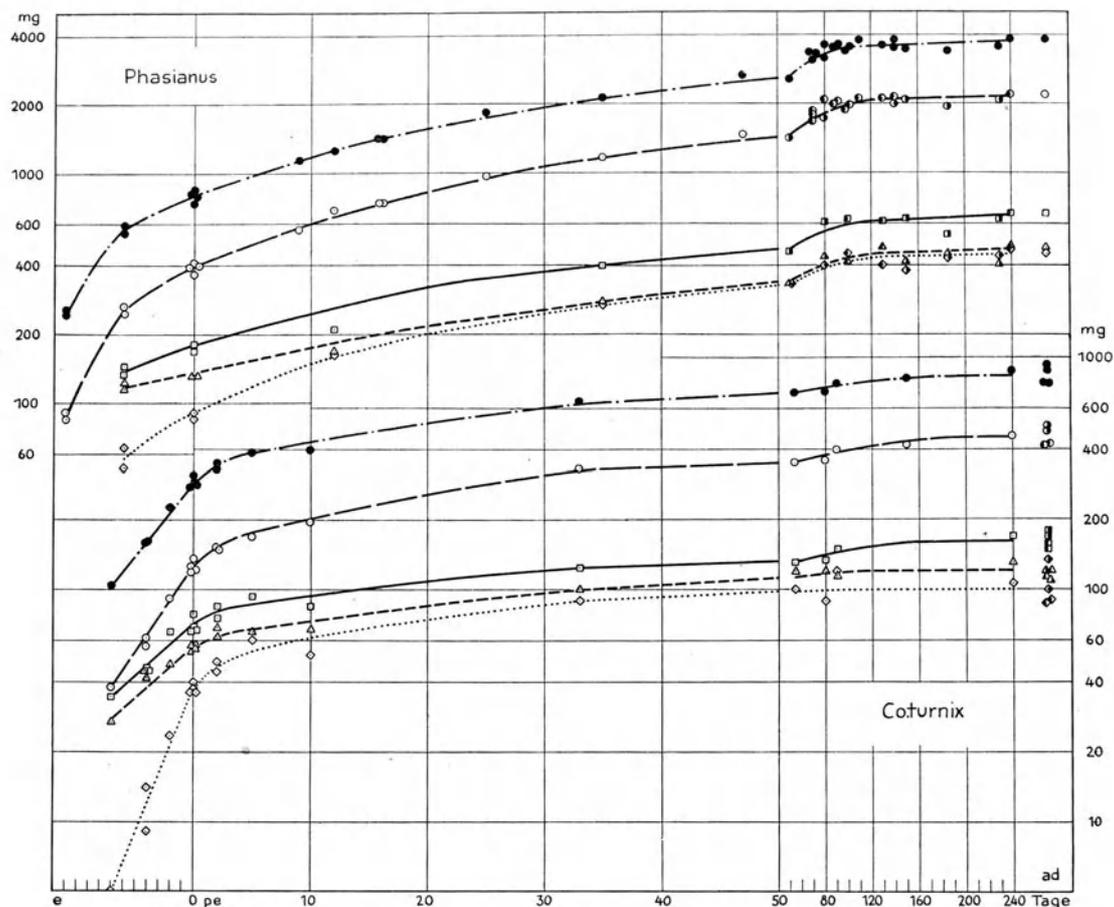


Abb. 16

Phasianus colchicus L. und *Coturnix c. coturnix* (L.). Embryonales und postembryonales Frischgewichtwachstum des Gesamthirns und der Hirnteile. Einzelwerte.

allgemein bei domestizierten Tieren eine viel grössere Variation des Körpergewichts als des Hirngewichts gefunden wird. Dass auch der Unterschied in der relativen Hemisphärengrösse zwischen Haushuhn und Fasan mit der Domestikation zusammenhängt, ist nicht gesagt, denn es gibt viele Wildhühner mit verhältnismässig kleineren Hemisphären als beim Haushuhn. Beim Vergleich von Fasan und Haushuhn ist also zu berücksichtigen, dass das letztere kein harmonisch vergrössertes Wildhuhn darstellt und sein Gehirn im Grunde einem kleineren Körper, etwa von der Grössenordnung eines Fasans, zugeordnet ist. Erst eine solche Form würde in den Proportionen der noch um $\frac{1}{4}$ kleineren Stammform, dem Bankivahuhn, entsprechen.

Die Besonderheiten des embryonalen Wachstums beim Fasan werden am besten verständlich, wenn von den Verhältnissen am Schlüpfstag ausgegangen wird. Das Fasanenküken ist entsprechend dem Eigewicht von 30.5 g bedeutend kleiner als das Hühnchen, sein Gehirn ist aber gleich gross wie bei diesem. Dazu kommt die Verschiedenheit der Brutdauer (beim Fasan 24–25 Tage gegenüber 20–21 beim Haushuhn). Aus diesen Angaben ist leicht abzuleiten, dass der Fasanembryo nicht besonders rasch heranwächst, denn für eine geringere Zunahme steht eine längere Entstehungszeit zur Verfügung. Wie SCHMALHAUSEN (1931) auf Grund eines Formvergleichs der Embryonen festgestellt hat, verläuft auch die Differenzierung beim Fasan langsamer. Wenn man den Altersunterschied von Embryonen gleichen Entwicklungsgrades bestimmt, ergibt sich nach der ersten Woche ein Entwicklungsabstand von 1 und zuletzt von etwa 3 Tagen,

d. h., dass 1 Tag beim Huhn etwa 1.15 Tage beim Fasan entsprechen. Nach Berücksichtigung dieser zeitlichen Verschiebung ist das embryonale Hirnwachstum des Fasans kaum mehr vom Hühnchen zu unterscheiden. Bis zum Schlüpfen ist auf entsprechenden Entwicklungsstadien nicht nur das Gesamtgewicht des Gehirns gleich, sondern auch die Grössenverhältnisse der Hirnteile sind dieselben (Anhang Tab. V). Das Hirnwachstum der beiden Arten unterscheidet sich somit hauptsächlich in der Wachstumsgeschwindigkeit (Tab. 3). Das raschere Wachstum des Haushuhns scheint ein Erbstück der Stammform zu sein, wie aus der noch kürzeren Brutdauer des Bankivahuhns von 19 Tagen zu schliessen ist.

Tab. 3

Phasianidae. Wachstumsgeschwindigkeit

	Altersabschnitt	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr
	embryonal						
<i>Gallus</i>	11 ¹ / ₂ — 15 ¹ / ₂	26.2	41.4	11.4	16.1	21.0	27.1
<i>Phasianus</i>	13 — 18	21.3	—	—	—	16.7	18.8
<i>Coturnix</i>	10 — 15	17.4	31.0	11.4	12.6	15.4	16.8
	postembryonal						
<i>Gallus</i>	0 — 30	2.6	2.6	1.9	2.3	2.4	5.5
<i>Phasianus</i>	0 — 30	3.2	3.1	2.0	2.3	2.8	7.2
<i>Coturnix</i>	0 — 30	3.0	2.8	1.8	1.8	2.5	8.9

Während im untersuchten Abschnitt der Embryonalzeit das Hirngewicht der beiden Arten im gleichen Mass vermehrt wird, nimmt das Körpergewicht des Fasans viel weniger zu als beim Haushuhn. Bei diesem wächst der Körper bedeutend rascher als das Gehirn, beim Fasan ist der Unterschied zwischen Hirn- und Körperwachstum geringer und der Hirnanteil am Schlüpftag infolgedessen grösser. In dieser Verschiedenheit der Wachstumsverhältnisse von Hirn und Körper liegt der Hauptunterschied zwischen dem embryonalen Hirnwachstum von Haushuhn und Fasan. Die Werte der Wachstumskonstante sind in Tab. 4 zusammengestellt, bei allen 3 Formen ist das spätembryonale Wachstum nicht berücksichtigt (vgl. Abb. 43).

Tab. 4

Phasianidae. Vergleich des embryonalen Hirn- und KörperwachstumsWachstumskonstante α

	Altersabschnitt	Hem	tot
<i>Gallus</i>	9 — 18	0.91	0.77
<i>Phasianus</i>	13 — 18	1.13	0.89
<i>Coturnix</i>	10 — 15	1.04	0.92

Auch in der Postembryonalperiode verläuft das Hirnwachstum der beiden Arten im grossen und ganzen recht ähnlich (Abb. 16). Die Unterschiede, welche diesmal in einer anderen Richtung liegen, sind zwar nicht unbedeutend, aber auch nicht von prinzipieller Natur. Die Länge der Wachstumsperiode scheint mit derjenigen des Haushuhns übereinzustimmen. Auch die Wachstumsgeschwindigkeit ist von derselben Grössenordnung und wie beim Haushuhn nach dem 30.

pe-Tag stärker verlangsam; der Stammrest verhält sich in beiden Fällen gleich, während mehrere Teile des Fasanengehirns etwas rascher wachsen als beim Huhn. Die geringe Differenz mag auf den ersten Blick unwesentlich erscheinen, erweist sich jedoch bei genauerer Prüfung als die Folge einer interessanten Eigenart des Fasanenhirns, die noch deutlicher wird, wenn ausser der Wachstumsintensität noch der Wachstumsertrag, dargestellt durch den Vermehrungsfaktor, verglichen wird, wie es in Tab. 5 geschehen ist.

Tab. 5

Phasianidae. Postembryonaler Vermehrungsfaktor des Hirnfrischgewichts und des Körpergewichts

	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr
<i>Gallus</i>	4.86	4.39	3.15	3.74	4.28	65
<i>Phasianus</i>	5.65	4.90	3.45	3.70	4.75	62
<i>Coturnix</i>	3.57	2.70	2.14	2.32	2.88	21

Im Gegensatz zur Gleichartigkeit des Stammrestwachstums fällt auf, dass beim Fasan namentlich die Hemisphären ihre Masse stärker vermehren. Eine Erklärung dafür findet sich in dem Umstand, dass am Schlüpftag Hirngewicht und Hirnproportionen der beiden Arten fast identisch, aber beim erwachsenen Vogel etwas verschieden sind (Tab. 6). Das Fasanengehirn ist vor allem durch verhältnismässig grosse Hemisphären ausgezeichnet. Dieses charakteristische Merkmal ist am Schlüpftag in keiner Weise angedeutet und wird ausschliesslich in der späteren Zeit ausgebildet.

Tab. 6

Phasianidae. Gewicht der Hirnteile in % des Stammrestgewichts

	Schlüpftag			Adult		
	Hem	Cer	Big	Hem	Cer	Big
<i>Gallus</i>	227	59	74	295	69	62
<i>Phasianus</i>	216	51	76	330	67	71
<i>Coturnix</i>	180	53	80	278	62	74

Demgegenüber verdient das Verhalten des Stammrests hervorgehoben zu werden, der bei beiden Arten absolut gleichsinnig heranwächst und damit seine Eignung als Vergleichsnorm sowohl im wachsenden wie im adulten Gehirn in überzeugender Weise dartut.

Es stellt sich nun die Frage, ob in bezug auf die Formänderungen das Wachstum des Fasanenhirns sich in derselben Weise wie beim Huhn gliedern lässt. Ein Vergleich der Tabellen 6, 7 und 8 lässt eine prinzipielle Übereinstimmung der beiden Arten erkennen. Für das embryonale Wachstum, dessen Allometriegrad beim Fasan nicht durch Zahlen belegt werden kann, ist eine Übereinstimmung mit dem Huhn anzunehmen. Am Schlüpftag steht das Fasanenhirn dem Adultzustand nicht ganz so nahe wie beim Huhn, und der Allometriegrad des postembryonalen Wachstums liegt etwas höher. Die Differenz zum Haushuhnverhalten ist aber nicht gross. Ziemlich deutlich ist im Hirnwachstum des Fasans die 2. Formstufe abgesetzt, welche etwa am 20.—30. Tag erreicht wird und das noch stärker allometrische, relativ rasche Anfangswachstum von dem mit nur geringen Formänderungen verbundenen und viel langsameren späteren Wachstum trennt. Hervorzuheben ist die beim Fasan besonders deutlich zu beobachtende Eigenart der Hemisphären, ihren Anteil am Gesamthirn nach dem Schlüpfen verhältnismässig stark zu vergrössern.

Zu Tab. 7 sei noch bemerkt, dass die Wachstumskonstanten für das gesamte Wachstum vom Schlüpftag bis zum Adultzustand berechnet worden sind und möglicherweise Mittelwerte einiger aufeinanderfolgender Allometrieabschnitte darstellen, was mangels genügenden Materials nicht ermittelt werden konnte. Die erhaltenen Werte geben immerhin einen guten Anhaltspunkt für den Vergleich der verschiedenen Arten und für die Bestimmung der Variationsbreite dieser Werte innerhalb der Gruppe.

Tab. 7

Phasianidae. Vergleich des postembryonalen Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum
Wachstumskonstante α

	Hem	Cer	Big
<i>Gallus</i>	1.20	1.12	0.87
<i>Phasianus</i>	1.32	1.21	0.95
<i>Coturnix</i>	1.52	1.19	0.91

Tab. 8

Phasianidae. Vergleich des postembryonalen Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum
Relativer Vermehrungsfaktor

	Hem	Cer	Big
<i>Gallus gallus</i> L.	1.30	1.18	0.84
<i>Numida meleagris</i> L.	1.14	1.16	0.76
<i>Phasianus colchicus</i> L.	1.53	1.32	0.93
<i>Chrysolophus amherstiae</i> (Leadb.) .	1.55	1.55	0.92
<i>Coturnix c. coturnix</i> L.	1.54	1.16	0.92

Zum Schluss sei noch einmal an die merkwürdige Erscheinung erinnert, dass einem überaus ähnlichen Hirnwachstum der verglichenen Arten sowohl in der Embryonalzeit wie nach dem Schlüpfen ein Körperwachstum von sehr verschiedenem Ausmass gegenübersteht. Die Feststellung, dass das Gehirn des erwachsenen Huhns im Verhältnis zur Körpergrösse bedeutend kleiner sei als bei gleich grossen wildlebenden Hühnervögeln, ist nun dahin zu erweitern, dass

Tab. 9

Phasianidae. Vergleich von Hirn- und Körpergewicht verschieden grosser Arten

	Körpergewicht		Hirn in % des Körpergewichts	
	Schlüpftag g	Adult g	Schlüpftag	Adult
<i>Pavo cristatus</i> L. ♂	50.1	3 — 4000	2.75	0.21
<i>Tetrao urogallus</i> L. ♀		2000		0.28
<i>Gallus gallus</i> L.	31.5	2050	2.57	0.17
<i>Numida meleagris</i> L.	23.1	1200	4.05	0.30
<i>Phasianus colchicus</i> L.	19.4	1200	4.12	0.32
<i>Chrysolophus amherstiae</i> (Leadb.) . .	16.9	700	4.65	0.44
<i>Coturnix c. coturnix</i> L.	4.6	95	6.28	0.88

sich diese Besonderheit bereits auf sehr frühen Entwicklungsstadien auszubilden beginnt. Schon beim 8tägigen Embryo beträgt der Anteil des Gehirns am Körpergewicht bloss 5.9% und beim 11¹/₂tägigen 5.1% gegen 6.6% beim 13tägigen Fasanenembryo. Im Laufe des embryonalen Wachstums nimmt die Differenz immer mehr zu und ist am Schlüpftag schon beinahe so gross wie bei den erwachsenen Tieren (Tab. 9).

Um die Ausnahmestellung des Haushuhns deutlicher zu machen, sind auf der Tabelle neben den Zahlen für Fasan und Wachtel noch solche von einigen anderen Arten beigelegt, welche die Erscheinung der Abnahme des relativen Hirngewichts mit zunehmender Körpergrösse sowohl beim Altvogel wie beim Eintagsküken dokumentieren. Sogar beim Pfau wurde in beiden Stadien ein relativ grösseres Gehirn als beim Huhn gefunden. Das gesteigerte Körperwachstum des Haushuhns ist zweifellos eine Folge der Domestikation, und besonders auffallend ist dabei, dass die Veränderung der Hirn-Körper-Relation gegenüber der Wildform im wesentlichen schon auf frühen Embryonalstadien vollzogen ist. Aus dieser Erkenntnis folgt, dass das Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper beim Haushuhn nicht der Norm seiner wildlebenden Verwandten entsprechen kann. Im übrigen scheint aber das Hirnwachstum, wie aus dem Vergleich mit dem Fasan hervorgeht, absolut gruppentypisch zu verlaufen. Diese Feststellung gilt sehr wahrscheinlich auch für die Wachstumsgeschwindigkeit, denn die Brutdauer des Bankivahuhns von nur 19 Tagen deutet darauf hin, dass das embryonale Wachstum der Kammhühner allgemein etwas rascher abläuft als bei den eigentlichen Fasanen.

C. Wachtel (*Coturnix c. coturnix* L.)

Das Analysenmaterial setzt sich zusammen aus einem Embryo vom 10. und je zwei vom 13. und 15. Bruttag, vier Exemplaren vom Schlüpftag, 19 im Alter von 2—250 Tagen sowie vier Altvögeln.³

Das Hirnwachstum der Wachtel verdient ganz besonderes Interesse im Hinblick auf den Vergleich der *Phasianidae* mit den *Passeres*, weil diese Phasianidenart im Körpergewicht einem mittelgrossen Singvogel entspricht. So kann eher ermittelt werden, was im Wachstumsverlauf physiologisch, grössenmässig bedingt und was von systematischer Wertigkeit ist.

Das Hirngewicht der erwachsenen Wachtel (Anhang Tab. III) ist, wie es der Regel entspricht, im Vergleich zum Körpergewicht bedeutend höher als bei den grösseren Arten (Tab. 9). In den Proportionen gleicht das Wachtelgehirn dem Fasanen- oder Hühnergehirn bis auf die etwas geringer ausgebildeten Hemisphären. Nach LAPIQUE und GIRARD (1906) besitzen allgemein kleine Arten relativ kleinere Hemisphären, was somit auch für die *Phasianidae* gilt.

Die Embryonalperiode dauert durchschnittlich 17 Tage. In dieser kurzen Zeit wird ein Körper aufgebaut, der am Schlüpftag im Verhältnis zum Endgewicht beträchtlich grösser ist als bei den bisher untersuchten Formen (Tab. 11). Auch das Gehirn des frischgeschlüpften Kükens (Anhang Tab. VI) ist ausserordentlich gross, sowohl im Hinblick auf den Anteil am Körpergewicht (Tab. 9), wie im Vergleich zur Adultgrösse (Tab. 11). Im untersuchten Abschnitt der Embryonalperiode, vom 10.—15. Tag, ist trotzdem die Wachstumsgeschwindigkeit nicht grösser als beim Fasan.

Das postembryonale Hirnwachstum ist am auffälligsten dadurch gekennzeichnet, dass die Annäherung an das Adultgewicht früher als bei den grossen Arten erfolgt (Abb. 16). Das Körpergewicht entspricht nach HEINROTH (1924—1933) schon mit 50 Tagen dem Adultwert, während das Hirngewicht zu diesem Zeitpunkt noch 16% unter dem Endgewicht liegt. Bei einem 3 Monate

³ Für die Überlassung von Eiern und Jungvögeln danke ich Herrn Privatdozent Dr. H. Hediger, Verwalter des Tierparks Dählhölzli in Bern, bestens.

alten Jungvogel fehlen zur Adultnorm noch 8%, das Gehirn 5 Monate alter Jungwachteln ist dagegen nur noch an dem etwas niedrigeren Trockensubstanzgehalt vom Adulthirn zu unterscheiden.

Der Trockensubstanzgehalt verändert sich während des Wachstums in der gleichen Weise, wie es beim Haushuhn beschrieben wurde. Auch am Schlüpftag gleichen sich die Zahlen der beiden Formen, ungeachtet des Umstandes, dass der Aufbau des Wachtelgehirns massenmässig relativ weiter fortgeschritten ist. Der Stand des Trockensubstanzwachstums der verschiedenen Hirnteile am Schlüpftag ist für sämtliche untersuchten Hühnervögel überaus ähnlich und bildet ein bezeichnendes Merkmal der ganzen Gruppe, wie Tab. 10 zeigt; besonders auffällig ist dabei der grosse Vorsprung des Cerebellums. Beim Vergleich der verschiedenen Zahlenreihen in Tab. 10 ist zu berücksichtigen, dass die Werte der drei letzten Arten infolge geringer Analysenzahl weniger genau sind als beim Haushuhn.

Tab. 10

Phasianidae. Trockensubstanzgehalt des Gehirns am Schlüpftag

	Hem	Cer	Big	Str	tot
<i>Gallus gallus</i> L.	15.8	17.9	16.0	16.9	16.4
<i>Phasianus colchicus</i> L.	15.9	18.7	15.9	16.7	16.4
<i>Chrysolophus amherstiae</i> (Leadb.)	15.3	17.0	14.8	16.3	15.7
<i>Coturnix c. coturnix</i> L.	15.3	19.5	14.6	15.4	15.7

Über den Verlauf des relativen Wachstums in der Embryonalzeit ist zu bemerken, dass die Hirnform im gleichen Sinne verändert wird wie bei Fasan und Huhn und dass auch das Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper demjenigen des Fasans entspricht (Tab. 4 und Abb. 43). Bei aller Ähnlichkeit tritt aber doch ein beträchtlicher Unterschied hervor: die Hemisphären sind während der ganzen untersuchten Entwicklungszeit, am deutlichsten jedoch am Schlüpftag, im Verhältnis zu den anderen Hirnteilen relativ kleiner als bei den Vergleichsarten (Tab. 11)

Tab. 11

Phasianidae. Gewicht der Hirnteile und des Körpers am Schlüpftag in % ihrer Adultgewichte

	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr
<i>Gallus</i>	20.5	22.8	31.8	26.7	23.4	1.5
<i>Phasianus</i>	17.7	20.5	29.0	27.0	21.1	1.6
<i>Coturnix</i>	28.0	37.0	46.7	43.2	34.7	4.8

ausgebildet. Es hat den Anschein, als seien sie zugunsten des überaus stark geförderten Wachstums des Hirnstamms zurückgeblieben. Dementsprechend nehmen die Hemisphären in der Postembryonalperiode bedeutend mehr zu als die anderen Hirnteile. Im Wachstumsverhältnis der Hemisphären zum Stammrest kommt das klar zum Ausdruck (Tab. 7). Der Grad der Formänderung nach dem Schlüpfen ist jedoch nicht grösser als beim Fasan, wie ein Vergleich der relativen Vermehrungsfaktoren (Tab. 8) zeigt. Es kommt allerdings auf ganz verschiedene Art zu dieser Übereinstimmung der relativen Vermehrungsfaktoren. Die relative Hemisphärengrösse des Fasans entspricht am Schlüpftag der Norm beim Haushuhn, liegt aber im Adultzustand darüber; bei der Wachtel liegt der Wert am Schlüpftag beträchtlich unter dieser Norm, und

auch im erwachsenen Gehirn sind die Hemisphären etwas kleiner als beim Huhn (Tab. 6). Die verhältnismässig bedeutende Veränderung der relativen Hemisphärengrösse nach dem Schlüpfen ist bei der Wachtel darum auffälliger, weil Cerebellum und Corpora bigemina wenig vom Stammrestwachstum abweichen. Bei anderen Arten ist die Differenz zwischen den relativen Vermehrungsfaktoren der Hemisphären und des Cerebellums nie so gross.

Zur Untersuchung der zeitlichen Verteilung der Proportionsverschiebungen reicht das Material nicht aus.

Zusammenfassend ergibt sich für die Wachtel gegenüber Fasan und Haushuhn in bezug auf das Massenwachstum ein noch stärkeres Überwiegen des embryonalen und geringere Ergiebigkeit des postembryonalen Wachstums, ähnliche Wachstumsgeschwindigkeit in den untersuchten Abschnitten und kürzere Wachstumsdauer. Das embryonale Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper gleicht demjenigen des Fasans. Mit Ausnahme einer Besonderheit des Hemisphärenwachstums verlaufen auch die Prozesse der Formänderung weitgehend gleichartig. Der Allometriegrad ist in der Embryonalzeit sehr hoch und nach dem Schlüpfen, wenn das Gehirn dem adulten Formzustand schon recht nahe kommt, wesentlich geringer. Die Hemisphärenentwicklung ist am Schlüpftag etwas im Rückstand.

II. Das embryonale und postembryonale Hirnwachstum einiger *Passeres*

A. Star (*Sturnus v. vulgaris* L.)

1. Material

Der Star (*Sturnus v. vulgaris* L. *Sturnidae*) hat ein Körpergewicht von 75—85 g. Die Jungen schlüpfen nach einer Brutdauer von $12\frac{1}{2}$ —13 Tagen und verlassen die Nisthöhle am 19.—21. Postembryonaltag in flugfähigem Zustand, werden aber noch eine Woche lang von den Eltern geführt, bevor sie sich selbständig zu ernähren vermögen.

Das Untersuchungsmaterial setzt sich zusammen aus 21 Embryonen vom 8.— $12\frac{1}{2}$. Bruttag, 10 eben geschlüpfte Jungen, 76 Nestlingen von 1—21 Tagen und 60 Jungvögeln im Alter von 22—330 Tagen. Zur Bestimmung der Adultnorm wurden 12 ♂ und 13 ♀ verwendet.

Das Alter der Nestlinge wurde auf Grund des Extremitätenmasses und der Länge der Schwingen und Steuerfedern festgelegt, wozu ich mir die Unterlagen durch eine genaue Untersuchung des Körperwachstums mehrerer Starenbruten im Freien sowie einiger im Laboratorium der Zoologischen Anstalt grossgezogener Tiere verschaffte. Die Altersangaben beziehen sich somit stets auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium und nicht auf das meist ungenau bekannte wirkliche Alter. Wenn das Schwingenwachstum mit 35—40 Tagen abgeschlossen ist, beginnt in wenigen Tagen die Mauserung des Gross- und Kleingefieders, deren Stand bis zu ihrer

Beendigung im Alter von 130—140 Tagen gute Anhaltspunkte für die Altersbestimmung der im Freien erlegten Tiere bietet. Bei den aufgezogenen Vögeln wurde festgestellt, dass die Mauser innerhalb der biologischen Variationsbreite in strenger Abhängigkeit vom Alter abläuft und die Jahreszeit nur insofern berücksichtigt werden muss, als der Mauserbeginn für die Jungen der 2. Brut eine Woche früher anzusetzen ist. Ein fortlaufender Vergleich der Käfigvögel mit freilebenden Tieren ergab bei beiden Gruppen einen völlig gleichartigen Verlauf des Gefiederwechsels. Ein weiteres Kriterium für die Ermittlung des Alters bietet der Pneumatisierungsgrad der Schädeldecke, die erst im Alter von etwa 200 Tagen die letzten Spuren des jugendlichen Zustandes verliert. Die Altersbestimmung wird dadurch erleichtert, dass die Jungen der ersten Brut in einem sehr weiten Gebiet innerhalb weniger Tage schlüpfen, und dass auch die Zweitbrutvögel zum grössten Teil annähernd gleichaltrig sind. Der Star hat sich als ein überaus günstiges Objekt zur Untersuchung des präjuvenilen und juvenilen Wachstums erwiesen, denn er ist einerseits einfach aufzuziehen und in Gefangenschaft leicht zu halten, andererseits können auch unter natürlichen Bedingungen herangewachsene Jungtiere verwendet werden, deren Alter mit hinreichender Genauigkeit bestimmbar ist. Der dadurch ermöglichte Vergleich von Laboratoriums- und Freilandtieren liess erkennen, dass das Hirnwachstum in der Gefangenschaft absolut arttypisch abläuft.

2. Adulthirn

Die Untersuchungen am adulten Gehirn ergeben neben den ziemlich gut gesicherten Mittelwerten einen Einblick in die individuellen Verschiedenheiten, von deren Ausmass man sich anhand der Angaben über die mittlere Abweichung der Einzelwerte eine Vorstellung machen kann (Anhang Tab. VII). Wie beim Huhn ist auch beim Star der Geschlechtsunterschied deutlich ausgeprägt. Das Hirngewicht des Weibchens ist etwa 6% kleiner als beim Männchen. Im einzelnen ist die Differenz nicht für alle Hirnteile genau gleich gross, doch scheint es sich dabei um zufällige Abweichungen zu handeln. Der Gewichtsunterschied des Gehirns entspricht ziemlich genau dem Unterschied des Körpergewichts. Die untersuchten Weibchen wogen durchschnittlich 75 g und die Männchen 82 g, und der Anteil des Gehirns am Körpergewicht betrug bei den ersteren 2.30% und bei den letzteren 2.26%, ist also annähernd gleich gross. Es sei bei dieser Gelegenheit noch auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die einer exakten Berechnung des relativen Hirngewichts in Prozenten des Körpergewichts entgegenstehen. Während das Hirngewicht als weitgehend unveränderlich angenommen werden darf, ist es bekannt, dass das Körpergewicht der Vögel nicht nur in Abhängigkeit vom momentanen Ernährungszustand der Individuen sehr verschieden sein kann, sondern auch im Jahreslauf regelmässigen periodischen Schwankungen unterliegt. Durch diese Erscheinung wird schon die Bestimmung der Norm zu einem Problem, und die Angaben der verschiedenen Autoren über das mittlere Körpergewicht des Stares gehen ziemlich auseinander. Der Geschlechtsunterschied, welcher hier vor allem zur Diskussion steht, ist jedoch stets von derselben Grössenordnung. NIETHAMMER (1938) gibt für Weibchen ein Gewicht von 76 g und für Männchen 80 g, und HICKS (1934), der in den Vereinigten Staaten 38000 Staren im Laufe des Winters gewogen hatte, 80.3 und 84.7 g. Auf Grund der Gewichtsangaben von NIETHAMMER ist mit meinen mittleren Hirngewichten beim Weibchen ein relatives Hirngewicht von 2.28% und beim Männchen von 2.31% zu berechnen und nach den Zahlen von HICKS 2.15% und 2.19%. Da das Körpergewicht in der Regel im Winter am höchsten ist, dürften die Zahlen von NIETHAMMER und mir, die in verschiedenen Jahreszeiten gewonnen wurden, der wirklichen Norm näher kommen.

Ausser dem Grössenunterschied wurde auch in bezug auf den Trockensubstanzgehalt eine Geschlechtsdifferenz gefunden, die sich jedoch nicht als signifikant erwies.

3. Der zeitliche Verlauf des Wachstums

Gesamthirn

Vor der Besprechung der einzelnen Hirnteile sollen einige allgemeinere Erscheinungen anhand einer Darstellung des totalen Hirnwachstums betrachtet werden. Gleichzeitig wird aus diesen Ausführungen hervorgehen, welch dürftiges und unvollständiges Bild entstehen würde, wenn nur der Wachstumsverlauf des ganzen Gehirns bekannt wäre. Die einzelnen Teile des Starengehirns weisen so ausgesprochene Eigenheiten auf, dass ohne ihre Berücksichtigung das totale Wachstum nie voll verständlich wird. Aus diesen Gründen kann es sich im folgenden nur um eine vorläufige Orientierung handeln.

Frischgewicht (Abb. 17, Tab. 12, Anhang Tab. XI). Im gesamten untersuchten Abschnitt der Embryonalperiode, vom 8. Tag bis zum Schlüpfen, scheint das Hirngewicht mit derselben Geschwindigkeit zuzunehmen. Wie bei dem verhältnismässig kleinen Material nicht anders erwartet werden kann, ergibt die Berechnung der Wachstumsgeschwindigkeit für die einzelnen Tagesabschnitte jedesmal eine mehr oder weniger grosse Veränderung, die aber als zufällige Abweichung von einem Mittelwert aufzufassen ist. Die Feststellung einer konstanten embryonalen Wachstumsgeschwindigkeit während der 5 letzten Bruttage erstreckt sich auch auf die einzelnen Hirnteile und den gesamten Körper und dürfte für den Wachstumstheoretiker von Interesse sein, selbst wenn sie vielleicht bloss eine vereinfachte Vorstellung der wirklichen Verhältnisse vermittelt (Abb. 20, 21). Ganz besonders ist noch hervorzuheben, dass nicht einmal vor dem Schlüpfen das Wachstum verlangsamt wird, ja sogar, dass umgekehrt die Werte, soweit sie vom Mittel abweichen, eher auf eine geringe Beschleunigung hinweisen. Auch nach dem Schlüpfen ist nicht wie bei den Phasianiden eine Hemmung, sondern ein starker Aufschwung des Wachstums zu beobachten. Dies gilt allerdings nur für Hemisphären und Cerebellum, deren Verhalten den

Typus des totalen Hirnwachstums bestimmt. Die Wachstumsgeschwindigkeit steigt während des 1. pe-Tages rapid an, bleibt dann zwischen dem 2. und 8. Tag auf der erreichten Höhe stehen und sinkt darauf rasch ab. Entsprechend der postembryonal gesteigerten Intensität ist der Wachstumsertrag in den 4 ersten Tagen nach dem Schlüpfen ebenso gross wie in den 5 letzten Embryonaltagen, vom Schlüpftag bis zum 7. pe-Tag bereits doppelt so gross als im erwähnten embryonalen Abschnitt. Das spätere embryonale Wachstum ist somit weniger ergiebig als das postembryonale. Nehmen wir, um eine Vergleichsbasis zu schaffen, den Formzustand der be-

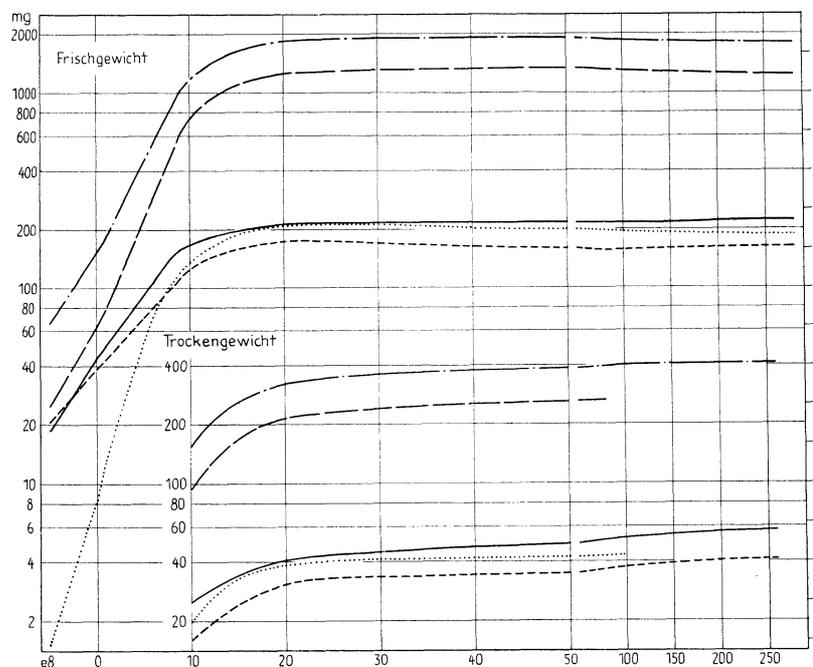


Abb. 17

Sturnus v. vulgaris L. Embryonales und postembryonales Frisch- und Trockengewichtwachstum des Gesamthirns und der Hirnteile. Ausgeglichene Mittelwerte.

ginnenden Aufwölbung des Cerebellums, also das Stadium des 7.—8. e-Tages, als Ausgangspunkt, so stellen wir fest, dass beim Star der Hauptteil der Hirnmasse in der Postembryonalzeit aufgebaut wird, während bei den Hühnervögeln der Zuwachs in der Embryonalzeit weit überwiegt.

Das spätere Wachstum des Starengehirns verläuft überraschend. Nach dem 18. Tag, wenn das mittlere Adultgewicht erreicht ist, nimmt das Frischgewicht immer noch weiter zu, bis es am 40.—50. Tag mit 1894 mg 6% über den Adultwert gestiegen ist. Darauf sinkt das Hirngewicht im Laufe von etwa 8 Monaten langsam zum Adultwert ab. Werden die beiden Bestandteile des Frischgewichts, Trockensubstanz und Wasser, gesondert untersucht, so ergibt die Trockensubstanz eine S-förmig ansteigende und das Wasser eine über ein Maximum verlaufende Kurve. Dieses Maximum tritt beim totalen Hirn am 30. pe-Tag auf. Zuerst, bis zum 40. Tag, übertrifft die Trockensubstanzzunahme noch die Wasserabnahme, so dass das Frischgewicht weiter ansteigt; dann halten sich beide Vorgänge die Waage, weshalb das Frischgewicht bis zum 50. Tag unverändert bleibt. Schliesslich ist bis zum Wachstumsende der Wasserverlust stets grösser als der Trockensubstanzgewinn, und das Frischgewicht nimmt ab. Das Maximum ist somit auf ein Übermass an Wasser zurückzuführen. Das intensive postembryonale Wachstum führt beim Star zur Ausbildung eines Gehirns, das am 18. Tag noch einen relativ hohen Wassergehalt aufweist und gleichzeitig bereits $\frac{3}{4}$ der späteren Trockensubstanzmenge enthält, was zusammen ein Frischgewicht von der Höhe der Adultnorm ergibt. Seiner Zusammensetzung nach gleicht dieses Gehirn aber dem erwachsenen Organ noch nicht. Zunächst geht das Wachstum eine Zeitlang in derselben Richtung, unter Vermehrung von Trockensubstanz und Wasser, weiter, bis ein Maximum erreicht ist und darauf das Gehirn an Wasser zu verlieren beginnt. Dieser Wachstumsmodus unterscheidet sich in bemerkenswerter Weise von den beim Haushuhn beobachteten Verhältnissen, wo bis zum 160. Tag sowohl Wasser wie Trockensubstanz regelmässig zunehmen und die Herabsetzung des Wassergehalts durch eine gegenüber dem Trockensubstanzwachstum verminderte Wasserzunahme bewirkt wird. Der letzte Wachstumsabschnitt ist noch zu wenig genau untersucht, um ein abschliessendes Urteil zu ermöglichen, doch sind bis jetzt nicht die geringsten Anzeichen für ein Übergewicht des Wassers gefunden worden.

Zum Schluss sei noch erwähnt, dass sich die Geschlechtsunterschiede bereits vom 12. Tag an bemerkbar machen. Bei der Berechnung der Mittelwerte musste dies berücksichtigt werden, da die Vögel gleicher Altersstadien oft mehrheitlich demselben Geschlecht angehören.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 17, Tab. 12, Anhang Tab. XI). Der Trockensubstanzgehalt verändert sich vom 8. e-Tag bis 6. pe-Tag so wenig, dass er, ohne dadurch die Verhältnisse allzusehr zu vereinfachen, als konstant angenommen werden darf (Abb. 24). Im einzelnen ergaben die Analysen der Embryonen etwas höhere Werte als für die ersten pe-Tage, doch ist diese Differenz infolge des grösseren Bestimmungsfehlers bei den jüngeren Stadien nicht signifikant. Desgleichen ist nicht zu entscheiden, ob es ein Zufall ist, dass vom 1. bis 5. pe-Tag die Werte eine Tendenz zur Abnahme zeigen. Jedenfalls beginnt der Trockensubstanzgehalt erst nach dem 6. Tag eindeutig anzusteigen. Während der Zeit, in der die Zusammensetzung der Hirnsubstanz in bezug auf Wasser und feste Bestandteile sich nicht ändert, ist die relative Zunahme des Frischgewichts und des Trockengewichts gleich gross. Das Ansteigen des Trockensubstanzgehaltes wird eingeleitet durch eine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit der Trockensubstanz, die von da an stets etwas stärker als das frische Gehirn zunimmt (Abb. 23). Am 21. Tag, wenn der junge Star flügge wird, sind im Gehirn 81% der im Adultgehirn enthaltenen Trockensubstanzmenge vorhanden. Das weitere Wachstum erfolgt so langsam, dass am Ende des 3. Monats immer noch 9 mg oder 2% fehlen und erst 8—9 Monate alte Tiere den mehrjährigen völlig gleich sind. Auch im Trockensubstanzgehalt ist in diesem Alter der Adultzustand erreicht; seine Erhöhung wird in den letzten Monaten weniger durch den geringen Zuwachs an Trockensubstanz als durch Wasserabnahme bewirkt.

Tab. 12

Sturnus v. vulgaris L. Vermehrungsfaktoren des Hirnfrisch- und -trockengewichts und des Körpergewichts

	Alters- abschnitt	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr
Frischgewicht	e 8—13	2.53	5.33	1.88	2.35	2.34	5.26
	pe 0—5	3.57	6.50	1.83	2.09		
	5—10	3.27	2.60	1.77	1.81		
	10—15	1.49	1.38	1.27	1.19		
	15—20	1.15	1.11	1.09	1.08		
	20—ad	0.98	0.90	0.94	1.03		
	0—ad	19.7	23.3	4.2	5.03		
	Vermehrungsfaktor des Frischgewichts vom Schlüpftag bis zur Erreichung des Maximums						
		21.4	26.3	4.5	5.03	12.5	
Trockengewicht	pe 0—5	3.57	6.50	1.83	2.25		
	5—10	3.72	3.65	1.93	2.10		
	10—15	1.81	1.67	1.51	1.37		
	15—20	1.26	1.15	1.26	1.19		
	20—40	1.19	1.10	1.11	1.17		
	20—ad	1.24	1.13	1.33	1.42		
	0—ad	37.6	51.5	8.9	10.9		

Stammrest

Frischgewicht (Abb. 17, 18, 20, 22, Tab. 12, Anhang Tab. XI). Am Anfang des untersuchten Abschnitts des embryonalen Wachstums wiegt der Stammrest 18.5 mg, das sind 8.4 % seines Adultgewichts. Er ist nach den Hemisphären und den Corpora bigemina der drittgrösste Hirnteil. Bei gleichbleibender Wachstumsgeschwindigkeit, in der er die Corpora bigemina beträchtlich übertrifft und nur wenig hinter den Hemisphären zurückbleibt, nimmt er bis zum Schlüpftag auf 43.5 mg zu und ist nun grösser als die Corpora bigemina. Sein Anteil am Endgewicht beträgt nun 19.9 %. Nach dem Schlüpfen ist die Wachstumsgeschwindigkeit von 17.3 auf 15 herabgesetzt und bleibt dann wieder bis zum 8. Tag nahezu konstant. Das Wachstum verläuft also bis dahin rein exponential. Erst von der zweiten Woche an, nachdem 66 % des Adultgewichtes erreicht sind, wird das Wachstum mehr und mehr verlangsamt. Am 21. Tag, wenn das Frischgewicht 212—213 mg beträgt, hört es für 4 Monate scheinbar überhaupt auf. Vom 5.—9. Monat wächst dann der Stammrest ganz allmählich dem Endwert entgegen.

Der Stillstand in der Frischgewichtszunahme ergibt sich aus dem Umstand, dass die im Gehirn enthaltene Wassermenge zwischen dem 15. und 21. Tag über den Adultwert hinaus weiter vermehrt wird, dann vom 21. Tag an langsam zurückgeht, und zwar stets ungefähr um denselben Betrag, um welchen die Trockensubstanz zunimmt. Vom 5. Monat an verändert sich die Wassermenge nicht mehr, während das Trockengewicht noch etwas weiter ansteigt. Der Stammrest ist der einzige Hirnteil, bei welchem das Wassermaximum nicht zu einem Hirnübergewicht führt; das Wassermaximum liegt auch nur 6.2 % über der Adultnorm und ist wesentlich geringer als bei den andern Hirnteilen.

Der postembryonale Wachstumsertrag ist etwas höher als bei den Corpora bigemina und bedeutend niedriger als bei Hemisphären und Cerebellum. Das Wachstum der Frischsubstanz

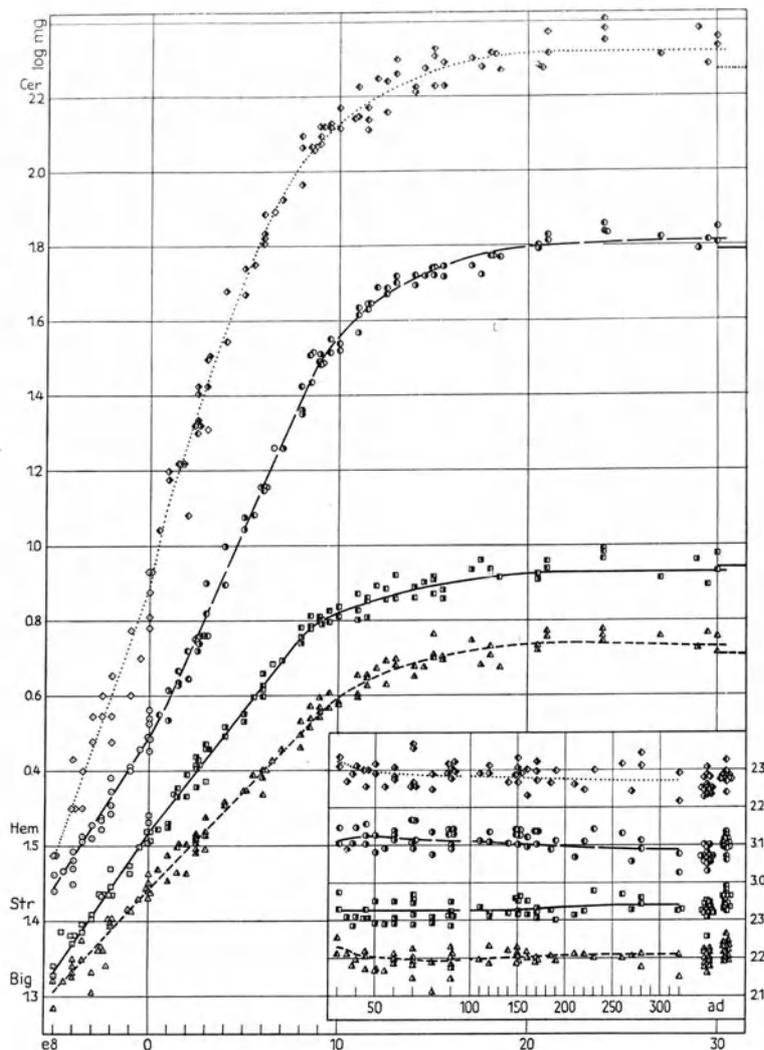


Abb. 18

Sturnus v. vulgaris L. Embryonales und postembryonales Frischgewichtwachstum der Hirnteile, Einzelwerte. Die Werte vom 30. bis 330. Tag sind mit verkleinertem Alters- bei gleichbleibendem Gewichtmaßstab eingetragen. (Vgl. Abb. 17.)

weicht beim Stammrest, wie noch einmal betont sei, von demjenigen der anderen Hirnteile vor allem darin ab, dass nach dem Schlüpfen die Wachstumsintensität deutlich herabgesetzt ist und im späteren Wachstum ein Übergewicht nicht auftritt. Die auffälligsten Eigenarten im Wachstum des Starenhirns sind somit beim Stammrest nicht oder nur undeutlich ausgeprägt, womit er einem allgemeineren Wachstumstypus etwas näher steht als die anderen Hirnteile.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 17, 19, 21, 23, 24, 25, Tab. 12, Anhang Tab. XI). Der Stammrest, der im adulten Gehirn durch den höchsten Trockensubstanzgehalt ausgezeichnet ist, unterscheidet sich darin am Schlüpfstag nicht oder nur wenig von Hemisphären und Corpora bigemina. Seine besondere Stellung macht sich aber schon früh dadurch geltend, dass bereits vom Schlüpfstag an der Trockensubstanzgehalt deutlich zunimmt, während dies bei allen anderen Hirnteilen erst vom 5. oder 6. pe-Tag an der Fall ist. Das Trockengewicht des Stammrestes wächst dementsprechend bereits vom Schlüpfstag an etwas stärker als das Frischgewicht. Am grössten ist die Wachstumsgeschwindigkeit vom 5.—8. pe-Tag, also etwa zur Zeit, wenn auch im übrigen Gehirn das Wachstum der Trockensubstanz gegenüber der Frischsubstanz gesteigert wird. Die Zunahme des Trockengewichts ist erst etwa im Alter von 260 Tagen abgeschlossen. Die Erhöhung des Trockensubstanzgehaltes wird vom 21. Tag bis zum Anfang des 5. Monats durch die Verminderung der Wassermenge gefördert; später kommt sie ausschliesslich durch die Zunahme des Trockengewichts zustande, während die Wassermenge unverändert bleibt.

Corpora bigemina

Frishgewicht. Die Corpora bigemina haben in der Wachstumsweise viel Ähnlichkeit mit dem Stammrest. Beide sind sowohl am 8. e-Tag wie am Schlüpfstag relativ gross, müssen ihr Gewicht also nicht so stark vermehren wie die anderen Hirnteile und wachsen deshalb weniger intensiv als diese. Der postembryonale Wachstumsertrag der Corpora bigemina ist noch etwas geringer als beim Stammrest. Weiterhin besitzen beide Teile einen hohen Trockensub-

stanzgehalt und damit verknüpft ein lang andauerndes Trockensubstanzwachstum. In mancher Hinsicht verhalten sich Stammrest und Corpora bigemina aber doch ungleich, worauf im folgenden besonders geachtet werden soll.

Am 8. e-Tag stehen die Corpora bigemina mit 20.5 mg im Gewicht zwischen Hemisphären und Stammrest. Sie kommen von allen Hirnteilen dem Adultgewicht am nächsten, indem schon 12.6% davon vorhanden sind. Wie beim Huhn ist auch beim Star dieser Zustand in den früheren Em-

brionalstadien noch nicht verwirklicht und wird erst sekundär nach einer Phase stark beschleunigten Wachstums erreicht. Am Schlüpftag beträgt das Gewicht 38.5 mg, und der Anteil am Adultgewicht weist immer noch den höchsten Wert auf, trotzdem die embryonale Wachstumsgeschwindigkeit geringer ist als bei den anderen Hirnteilen. Im absoluten Gewicht werden sie allerdings vom Stammrest übertroffen. Nach dem Schlüpfen bleibt die Wachstumsgeschwindigkeit 9 Tage lang unverändert, wobei gegenüber dem embryonalen Wert eine ganz geringfügige Verminderung von 12.6 auf 12.1 festzustellen ist. Zuerst wachsen sie wie in der Embryonalzeit immer noch langsamer als der Stammrest, so dass sie am 6.—7. pe-Tag von diesem in bezug auf die Grösse des Endgewichtanteils eingeholt werden. Es wäre denkbar, dass nun beide unge-

fähr in derselben Weise weiterwachsen würden, was jedoch nicht eintritt. Mit dem Übergang in die Phase des verlangsamten Wachstums kehrt sich das Verhältnis um; die Wachstumsgeschwindigkeit des Stammrests sinkt nämlich früher und schneller ab als diejenige der Corpora bigemina, welche nach dem 8. pe-Tag den Stammrest an Wachstumsintensität übertreffen. Damit ändert sich auch der Charakter der Wachstumskurve gegenüber dem Stammrest, indem im Alter von 17 Tagen das Frischgewicht die Grenze der Adultnorm überschreitet und 4 Tage später ein Maximum von 173 mg er-

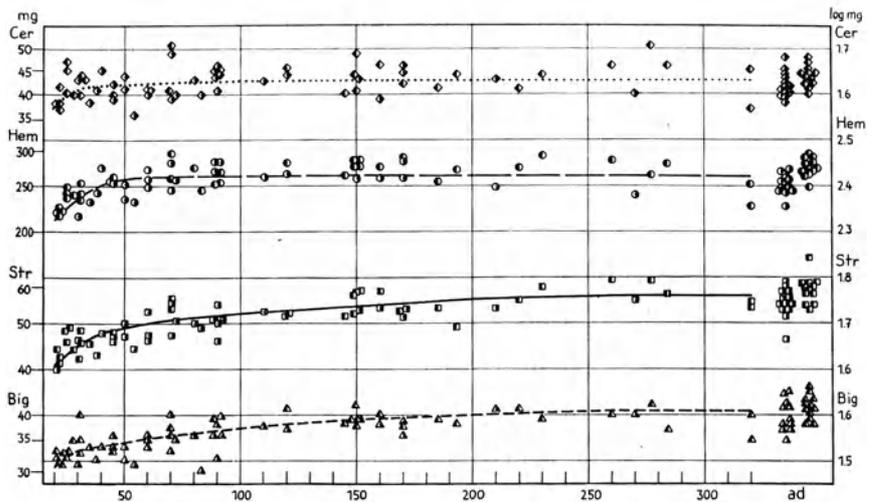


Abb. 19
Sturnus v. vulgaris L. Trockengewichtwachstum der Hirnteile vom 20. bis 330. Postembryonaltag, Einzelwerte.

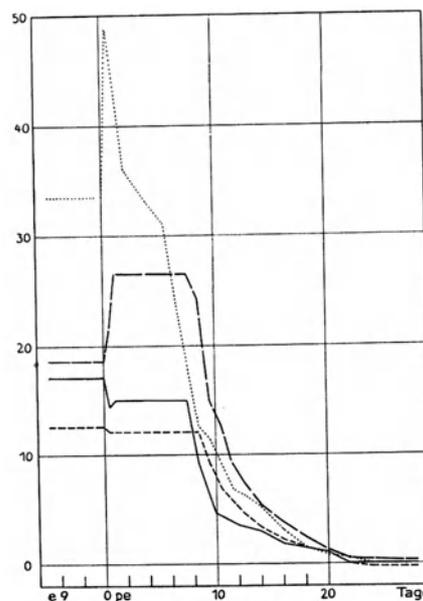


Abb. 20

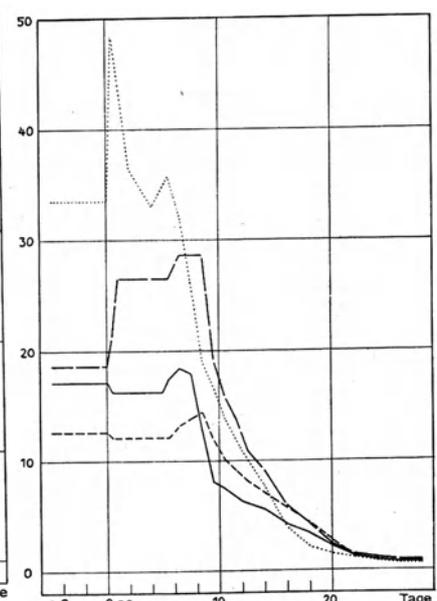


Abb. 21

Sturnus v. vulgaris L. Embryonale und postembryonale Wachstumsgeschwindigkeit der Hirnteile, berechnet nach ausgeglichenen Mittelwerten. Abb. 20 Frischgewicht, Abb. 21 Trockengewicht.

reicht. Das Übergewicht beträgt 11 mg und liegt 6.8% über der Norm. In der Folge nimmt das Frischgewicht wieder ab, sinkt sogar unter die Norm zurück und bleibt schliesslich vom 70. bis 90. Tag auf 156 mg stehen. Darauf steigt es äusserst langsam erneut an, um im Alter von 8—9 Monaten den Adultwert endgültig zu erreichen. Zur Erläuterung des Übergewichts sei erwähnt, dass das Maximum der Wassermenge auf den 21. pe-Tag fällt und 20.5 mg oder 16.9% über dem Adultmittel liegt, und dass die Wasserabnahme nach dem 90. Tag aufhört. Das abermalige Ansteigen des Frischgewichts in der Endphase entspricht der späten Zunahme beim Stammrest und hängt mit der lang andauernden Vermehrung der Trockensubstanz zusammen.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt. Der Wachstumsverlauf der Trockensubstanz zeigt gegenüber dem Stammrest dieselben Besonderheiten, welche bei der Frischsubstanz beschrieben wurden. Zuerst ist die Wachstumsgeschwindigkeit geringer und vom 8. bis 22. pe-Tag höher als beim Stammrest. Dazu kommt, dass die Trockensubstanz der Corpora bigemina erst vom 6. pe-Tag an stärker als das Frischgewicht zunimmt und der Trockensubstanzgehalt deshalb später als beim Stammrest zu steigen anfängt. Dadurch ergibt sich am 6. Tag für den Trockensubstanzgehalt der beiden Hirnteile ein Verhältnis von 1 : 0.89, während im adulten Gehirn der Wert des Stammrests sich zu demjenigen der Corpora bigemina wie 1 : 0.95 verhält. Wenn man das adulte Verhältnis zugrunde legt, zeigt es sich, dass die Corpora bigemina bis ungefähr zum 50. Tag relativ mehr Wasser als der gleichaltrige Stammrest enthalten, und zwar in der 2. und 3. Woche 1—1.5% und in der 4. Woche 1/2%. Vom 50. Tag an verhalten sich die beiden Hirnteile nicht nur in bezug auf die Veränderung des Trockensubstanzgehalts völlig gleich; auch das Trockengewicht nimmt von da an durchaus gleichsinnig zu, nachdem der Vorsprung der Corpora bigemina ausgeglichen ist. Der Adultzustand ist im Alter von 8—9 Monaten erreicht.

Über den erwähnten Unterschieden darf jedoch nicht vergessen werden, dass das Wachstum der Corpora bigemina und des Stammrests im Grunde nach einem überaus ähnlichen Typus verläuft. Das geht aus allen graphischen Darstellungen hervor, wo jedesmal die weitgehende Parallelität der beiden Kurven auffällt. Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass diese Gleichartigkeit mit der ähnlichen Anfangsgrösse und dem bedeutenden Zuwachs an Trockensubstanz in Zusammenhang gebracht werden kann, denn dadurch unterscheiden sie sich am meisten von den zwei anderen Hirnteilen. Um so wichtiger erscheint aber unter diesen Umständen der Befund, dass ungeachtet der gemeinsamen Voraussetzungen die Corpora bigemina während einer beschränkten Zeit, etwa vom 7.—40. Tag nicht wie der Stammrest, sondern im Hinblick auf das Übergewicht eher wie Cerebellum und Hemisphären wachsen.

Cerebellum

Frischgewicht. Das Cerebellum stellt am Anfang absolut und relativ weitaus den kleinsten Hirnteil dar und erreicht trotzdem das Adultgewicht früher als die anderen Teile. Daraus sind fast alle Besonderheiten seines Wachstums abzuleiten.

Das Cerebellumgewicht des 8tägigen Embryos beträgt etwa 1.5 mg oder 0.8% des Adultgewichts. Bei einer Wachstumsgeschwindigkeit, die fast doppelt so hoch als bei den Hemisphären ist, wird dieses Gewicht bis zum Schlüpftag um das 5.3fache vermehrt. Das relative Gewicht ist dann mit 4.3% immer noch gut 5 mal kleiner als bei Stammrest und Corpora bigemina und liegt auch noch unter dem Hemisphärenwert. Dieses Grössenverhältnis verschiebt sich jedoch bald. Unmittelbar nach dem Schlüpfen steigt die Wachstumsgeschwindigkeit sprunghaft an und erlangt am 1. pe-Tag mit dem Wert 49 den höchsten Stand, der für das Hirnwachstum des Stars gefunden wurde. Die maximale Geschwindigkeit wird allerdings nur einen Tag lang beibehalten; nachher nimmt die Wachstumsintensität rasch ab und sinkt vom 6. Tag an unter den

bei den Hemisphären beobachteten Wert. Wie Abb. 20 zeigt, liegt auch in der absteigenden Phase die Wachstumsgeschwindigkeit noch lange bedeutend über derjenigen von Stammrest und Corpora bigemina. Die aufs höchste gesteigerte Wachstumsintensität in der späteren Embryonal- und frühen Postembryonalzeit und darauf das gegenüber den anderen Hirnteilen verfrühte Nachlassen derselben ist für das Cerebellum überaus bezeichnend. In bezug auf den Anteil am Adultgewicht überholt das Cerebellum nacheinander die Hemisphären (1. pe-Tag), den Stammrest (10./11. pe-Tag) und die Corpora bigemina (13. pe-Tag) und überschreitet bereits am 15. pe-Tag die eigene Adultnorm. Das Maximum von 210 mg fällt auf den 23.—30. Tag, worauf das Frischgewicht langsam und regelmässig zum Adultwert absinkt, der 8—9 Monate nach dem Schlüpfen erreicht ist. Sowohl das Übergewicht der Frischsubstanz wie des Wassers, das 12.9% und 19.2% beträgt, ist beim Cerebellum am grössten (Abb. 22).

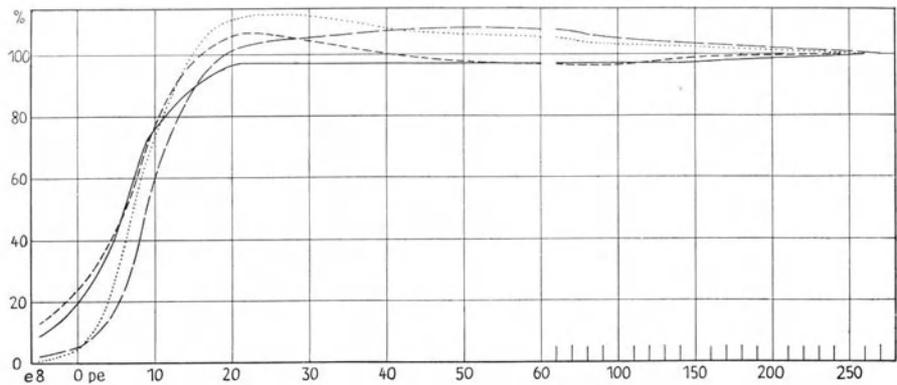


Abb. 22

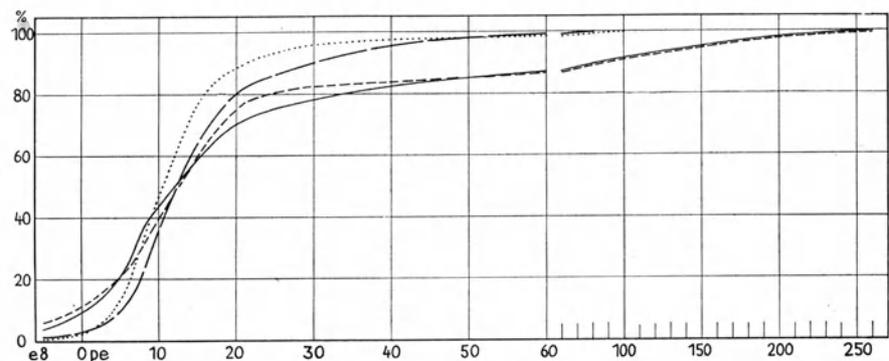


Abb. 23

Sturnus v. vulgaris L. Frischgewicht (Abb. 22) und Trockengewicht (Abb. 23) der Hirnteile in Prozenten ihres Adultgewichts. Ausgeglichene Mittelwerte.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt. Das Trockengewicht des embryonalen Cerebellums wurde nicht gesondert bestimmt; es ist anzunehmen, dass es entsprechend den Verhältnissen bei den anderen Hirnteilen relativ gleich stark wie das Frischgewicht zunimmt, so wie es auch für die ersten Tage nach dem Schlüpfen gefunden wurde. Vom 5. pe-Tag an, also einen Tag früher als bei Hemisphären und Corpora bigemina, wächst die Trockensubstanz rascher als die Frischsubstanz, und der Trockensubstanzgehalt steigt rapid an. Auch im Trockensubstanzwachstum ist das Cerebellum vom 9. Tag an allen Hirnteilen voraus und hat bis zum 21. Tag bereits 90% der gesamten Substanz aufgebaut, während die Hemisphären, welche ihm am nächsten kommen, erst bei 82% angelangt sind (Abb. 23). Trotzdem wird das Endgewicht nicht früher als bei den Hemisphären erreicht, nämlich etwa am 90. Tag. Es ist auch hier die vorher erwähnte Wachstumsweise mit starker Beschleunigung am Anfang und relativ früher Intensitätsabnahme zu beobachten. Gegenüber dem 8—9 Monate lang anhaltenden Wachstum der Trockensubstanz bei Stammrest und Corpora bigemina ist die 80—90 tägige Wachstumszeit bei Cerebellum und Hemisphären bemerkenswert kurz. Die geringe Wachstumsdauer dürfte weniger auf das allgemein rascher verlaufende Wachstum der letztgenannten Hirnteile zurückzuführen sein, sondern ist wohl mehr in dem Umstand begründet, dass die Hirnmasse von

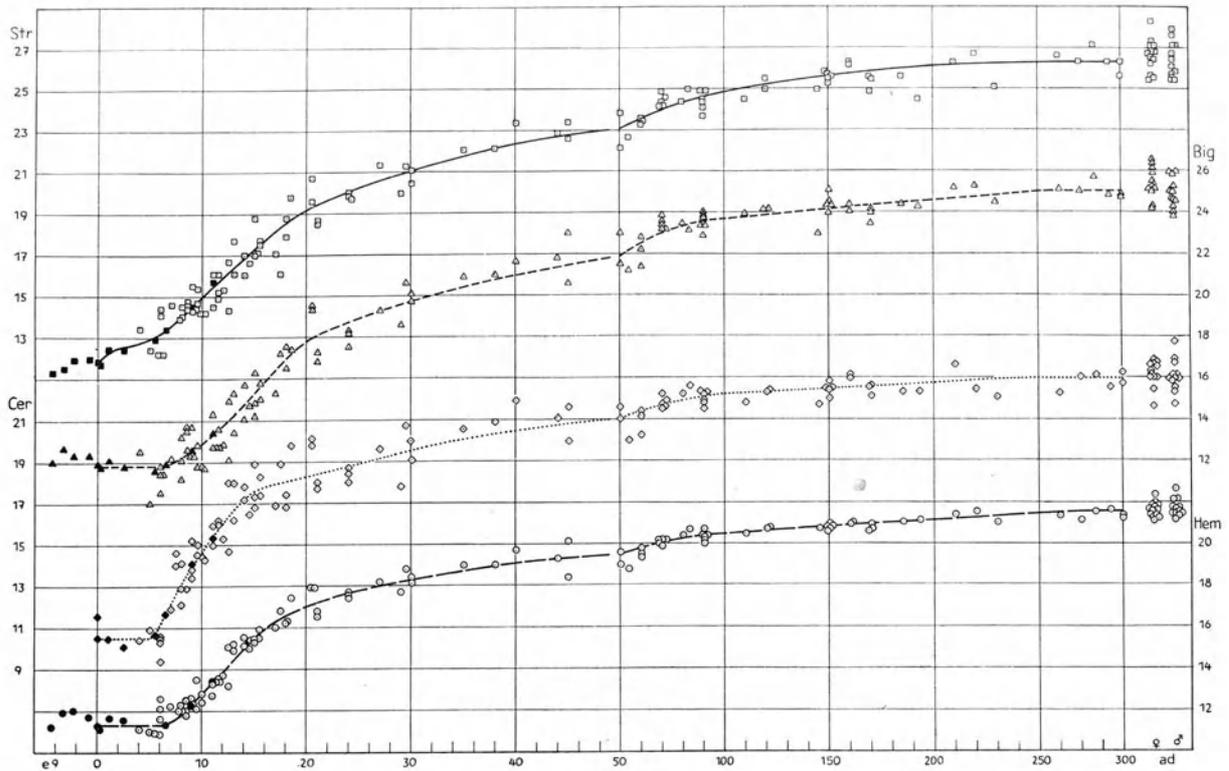


Abb. 24

Sturnus v. vulgaris L. Trockensubstanzgehalt der Hirnteile, Einzelwerte. Die ausgefüllten Zeichen stellen Werte von Sammelwägungen dar. (Vgl. Abb. 25.)

Cerebellum und Hemisphären relativ weniger Trockensubstanz enthält und diese Trockensubstanz vor allem anders zusammengesetzt ist als bei Stammrest und Corpora bigemina (vgl. Kapitel III). Mit dem früheren Abschluss der Trockengewichtszunahme hängt noch zusammen, dass das Frischgewicht nach dem Absinken vom Maximum nicht erneut wieder anzusteigen beginnt, wie bei den Hirnteilen mit länger anhaltendem Trockensubstanzwachstum.

Bei der Betrachtung der Kurven des Trockensubstanzgehalts in Abb. 24 und 25 fällt der steile Anstieg der Cerebellumkurve vom 5.—15. pe-Tag auf. Nach dem 15. Tag ist der Neigungswinkel viel geringer, womit auf eine neue Art der Gegensatz zwischen dem früheren und späteren postembryonalen Wachstum des Cerebellums dokumentiert wird. Am Schlüpftag scheint das Cerebellum den geringsten Trockensubstanz- und den höchsten Wassergehalt von allen Hirnteilen aufzuweisen, was noch bis zum 5. pe-Tag der Fall zu sein scheint und möglicherweise in Beziehung zur hohen Wachstumsintensität dieses Hirnteils steht. Später, vom 12.—16. pe-Tag, zeichnet sich das Cerebellum durch den höchsten Trockensubstanzgehalt aus, während es im Adultzustand an 3. Stelle steht.

Hemisphären

Frischgewicht. Die Hemisphären sind schon beim 8tägigen Embryo mit 24.5 mg der grösste Hirnteil, wenn sie auch erst 4 mg schwerer sind als die Corpora bigemina. In Anbetracht des relativ niedrigen Anfangsgewichts, das nur 2% des Adultgewichts ausmacht, ist die embryonale Wachstumsgeschwindigkeit als gering zu betrachten, liegt sie doch kaum 1% höher als beim Stammrest. Das embryonale Hemisphärenwachstum gehorcht somit nicht der allgemeinen Regel, dass einer relativ geringen Anfangsgrösse eine hohe Wachstumsgeschwindigkeit entspricht.

Dies ist bei den Hemisphären erst in der Postembryonalperiode der Fall, nachdem unmittelbar nach dem Schlüpfen das Wachstum stark beschleunigt worden ist. Die Wachstumsgeschwindigkeit erfährt zwar nicht eine derart gewaltige Steigerung wie beim Cerebellum, behält dafür aber bis zum 8. oder 9. pe-Tag die am 2. Tag erreichte maximale Höhe bei. Wir kommen so zu der wichtigen Feststellung, dass im untersuchten Wachstumsabschnitt das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit bei den Hemisphären am spätesten auftritt; bei Stammrest und Corpora bigemina liegt es in der Embryonalzeit, und beim Cerebellum fällt es auf den 1. pe-Tag. Des weiteren nehmen die Hemisphären, nachdem sie zuerst vom Cerebellum übertroffen werden, vom 6. pe-Tag an und während des ganzen späteren Wachstums mehr zu als das übrige Gehirn. In der relativen Grösse, ausgedrückt in Prozenten des Adultgewichts, bleiben die Hemisphären am längsten zurück. Sie überschreiten die Adultnorm am 19. Tag, also 4 Tage nach dem Cerebellum und 3 Tage nach den Corpora bigemina, und erreichen ihr Frischgewichtmaximum erst im Alter von 40—60 Tagen. Dieses liegt 8.4% über dem mittleren Adultgewicht. Auch das Maximum der Wassermenge, das 11.3% über dem Endwert liegt, fällt auf den 40.—50. Tag. Sein spätes Auftreten steht wohl teilweise damit im Zusammenhang, dass die Hemisphären noch bis in dieses Alter etwas stärker wachsen als das restliche Gehirn.

Der in der Postembryonalperiode gezeitigte Wachstumsertrag ist nicht viel kleiner als beim Cerebellum (Tab. 12). Die Hemisphären erreichen dieses Ziel in einem ziemlich ausgeglichenen Wachstum, das in seinem Verlauf, abgesehen vom bedeutenden Intensitätsunterschied, demjenigen der Corpora bigemina oder auch des Stammrests bis zu einem gewissen Grade gleicht. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist nicht wie beim Cerebellum am Anfang übermässig hoch, sondern gleichmässiger abgestuft auf die ganze Wachstumsperiode verteilt, die bei beiden Teilen von derselben Dauer ist. Das hat zur Folge, dass die Hemisphären den Entwicklungsrückstand vom Schlüpftag später als das Cerebellum ausgeglichen haben. Wird beim Vergleich der Hirnteile dem Ausmass des Wachstumsertrags und der Wachstumsintensität mehr Bedeutung beigemessen als deren Verteilung über die Entwicklungszeit, so tritt die darin beobachtete Gleichartigkeit des Cerebellum- und Hemisphärenwachstums gegenüber den erwähnten Unterschieden in den Vordergrund.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt. Der Trockensubstanzgehalt scheint erst vom 7. pe-Tag an eindeutig anzusteigen, wenn man als Ausgangsbasis den mittleren Gehalt in der ersten Woche und nicht das Minimum vom 5. pe-Tag wählt, das nicht sicher genug belegt ist. Im Anstieg zum Adultwert gleicht die Kurve am meisten der Cerebellumkurve, obschon sie gleichmässiger verläuft (Abb. 24, 25). Die beiden Kurven stellen die Veränderung des Trockensubstanzgehalts der am intensivsten wachsenden Hirnteile mit relativ geringem adultem Trockensubstanzgehalt dar und unterscheiden sich deutlich vom Wachstumstypus mit verminderter Intensität und hohem adultem Trockensubstanzgehalt, wie ihn Corpora bigemina und Stammrest demonstrieren.

Das Wachstum der Trockensubstanz zeigt im Prinzip dieselben Besonderheiten wie der frische Hirnteil. Bemerkenswert ist der Umstand, dass noch vom 20.—40. pe-Tag der relative Zuwachs der Trockensubstanz bei den Hemisphären am grössten ist, worin die Eigenart der Hemisphären, verhältnismässig spät zum abgeschwächten End-

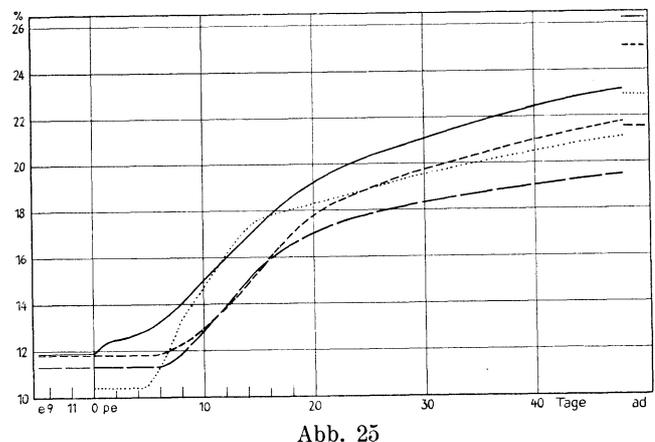


Abb. 25
Sturnus v. vulgaris L. Trockensubstanzgehalt der Hirnteile, ausgeglichene Mittelwerte.

wachstum überzugehen, deutlich zum Ausdruck kommt. Im Alter von ungefähr 80 Tagen ist das Adultgewicht erreicht. Das Wasser nimmt noch bis etwa zum 280. Tag ab, so dass der Gehalt an Trockensubstanz bis dahin weiter erhöht wird.

Zum Schluss sei noch auf die Erscheinung hingewiesen, dass das Trockensubstanzwachstum der Hemisphären und des Cerebellums fast im selben Zeitpunkt abgeschlossen wird, trotzdem die beiden Teile sehr ungleich heranwachsen. Jede Beschleunigung oder Verlangsamung wird auf das gemeinsame Wachstumsende hin ausgeglichen. Im gleichen Alter hat auch die Ausgleichsbewegung bei Stammrest und Corpora bigemina ihr Ziel erreicht, und die beiden wachsen absolut parallel weiter. Es darf wohl angenommen werden, dass auch sie mit 3 Monaten fertig sein könnten, wenn ihre Trockensubstanz ähnlich wie bei Hemisphären und Cerebellum zusammengesetzt wäre.

4. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum

Embryonales Wachstum

Das embryonale Wachstum ist, soweit es untersucht wurde, sehr einfach darzustellen. Nicht nur das Gehirn wächst bis zum Schlüpfstag mit konstanter Geschwindigkeit, sondern auch der gesamte Körper, woraus folgt, dass das Wachstumsverhältnis der beiden ebenfalls konstant bleibt und sich durch eine einzige Allometrieformel ausdrücken lässt (Abb. 26, 28, Tab. 14). Mit Ausnahme des Cerebellums wachsen alle Hirnteile bedeutend langsamer als der Körper, was sich darin auswirkt, dass die relative Grösse dieser Hirnteile im Verhältnis zum Körpergewicht abnimmt (Tab. 13).

Tab. 13

Sturnus v. vulgaris L. Hirngewicht in % des Körpergewichts

Alter	Hem	Cer	Big	Str	tot
e 8	2.47	0.15	2.07	1.87	6.56
pe 0	1.19	0.15	0.74	0.84	2.92
ad	1.56	0.24	0.21	0.28	2.28

Postembryonales Wachstum

So einfach die Verhältnisse in der Embryonalzeit liegen, so unübersichtlich sind sie in der Postembryonalzeit. Das Hirnwachstum weicht vom Körperwachstum so sehr ab, dass das Wachstumsverhältnis nur in den ersten zwei Wochen über kurze Abschnitte konstant bleibt. Später wird ein Vergleich nicht nur durch das Hirnübergewicht sehr erschwert, auch der Körper erlangt am 17. Tag ein Hochgewicht von 75 g, geht darauf vom 20.—30. Tag auf 69 g zurück und steigt erst dann zum Adultgewicht von 78,5 g an, das etwa am 50. Tag erreicht ist (Abb. 27, Anhang Tab. XI). PORTMANN (1938) hat gezeigt, dass das Hochgewicht auf ein Maximum des Darm- und Lebergewichts zurückzuführen ist und weist anhand dieser Erscheinung darauf hin, dass das totale Wachstum der Passeres als eine Summe sehr verschiedenartig ablaufender Wachstumsvorgänge aufgefasst werden müsse. Zu einer ähnlichen Feststellung sind wir bei der Diskussion über die Eignung des Körperwachstums als Vergleichsbasis für das embryonale und postembryonale Wachstum der einzelnen Organe des Haushuhns gekommen. Auch dort wachsen die letzteren recht unterschiedlich heran, weichen aber doch nicht derart voneinander ab, dass die Verwandtschaft zum Gesamtwachstum verloren ginge. Anders beim Star, wo in der Postembryonalperiode die einzelnen Wachstumsabläufe viel mehr voneinander gesondert

sind und mit dem Gesamtwachstum, bei welchem alle diese Besonderheiten zu einem Gemisch vereint sind, nur noch wenig gemeinsam haben. Dass ich das Körperwachstum trotzdem als Vergleichsbasis verwende, lässt sich damit rechtfertigen, dass zur Gewinnung eines ersten Überblicks diese Methode immer noch am besten geeignet ist, und im übrigen auch die Kontinuität gegenüber der Betrachtungsweise des embryonalen Wachstums und gegenüber den anderen untersuchten Arten gewahrt werden muss.

Aus den vorausgeschickten Erörterungen geht aber hervor, dass auf Grund dieser Norm eine exakte Analyse der Wachstumsbeziehungen im Hinblick auf die Gesetzmässigkeiten der Allometrie nicht möglich ist. Auch beim Vergleich des Gehirns mit einzelnen Organen und Organgruppen kann auf die Frage, ob das Prinzip der einfachen Allometrie befolgt werde, nur andeutungsweise eingetreten werden, weil das Material zu einer derartigen Bearbeitung noch vervollständigt werden muss.

Zunächst sei kurz der Verlauf des postembryonalen Körperwachstums angegeben. Unmittelbar nach dem Schlüpfen ist dieses stark beschleunigt und gleicht in der Intensität dem Cerebellumwachstum. Nach 2 Tagen sinkt die Geschwindigkeit um einen Drittel herab, ist aber immer noch höher als beim Gesamthirn und bleibt 4 Tage lang auf dem gleichen Stand stehen. Vom 6.—7. Tag an wird die Intensität von Tag zu Tag geringer und unterschreitet gleichzeitig den vom Gehirn erreichten Wert. Am 17. Tag ist das Hochgewicht erreicht und kurz darauf nimmt das Körpergewicht in der beschriebenen Weise vorübergehend ab.

Diesem Wachstumsablauf ist nun das Gehirnwachstum gegenüberzustellen. Den Ausgangspunkt bildet der Befund, dass im letzten Drittel der Embryonalperiode die Geschwindigkeit des Körperwachstums etwa das Doppelte des Hirnwachstums beträgt. Während des 1. Tages nach dem Schlüpfen ist das letztere noch nicht im selben Mass gesteigert wie beim Körper, dagegen entspricht das Wachstumsverhältnis am 2. Tag wieder dem embryonalen Zustand, wenn man das Gehirn als Ganzes nimmt. Gleich darauf wird das Verhältnis ein drittes Mal verschoben, indem nach Ablauf des 2. Tages das Körperwachstum etwas zurückgeht, ohne dass eine entsprechende Veränderung beim Gehirn eintreten würde. Nach dem 6. Tag wird der Unterschied zwischen Hirn- und Körperwachstum weiter vergrößert, bis das Gehirn vom 8.—15. Tag zweimal so rasch als der Körper wächst. Der Vergleich kann über diesen Zeitpunkt hinaus nicht weitergeführt werden, weil das Hochgewicht des Körpers und später das Maximum des Gehirns die Verhältnisse sehr unübersichtlich gestalten. Bevor diese Komplikationen auftreten, scheint immerhin vom 3.—6. und 8.—15. Tag das Wachstumsverhältnis konstant zu bleiben, was auch für die einzelnen Hirnteile mit einer Ausnahme gilt, die das Cerebellum im ersten Abschnitt betrifft. Wenn in Betracht gezogen wird, dass bis zum 15. Tag das Hirnfrischgewicht 91% und der Körper 95% des Endgewichts erreicht, erweist sich die untersuchte Zeitspanne als gross genug, um die wesentlichsten Wachstumsvorgänge zu erfassen.

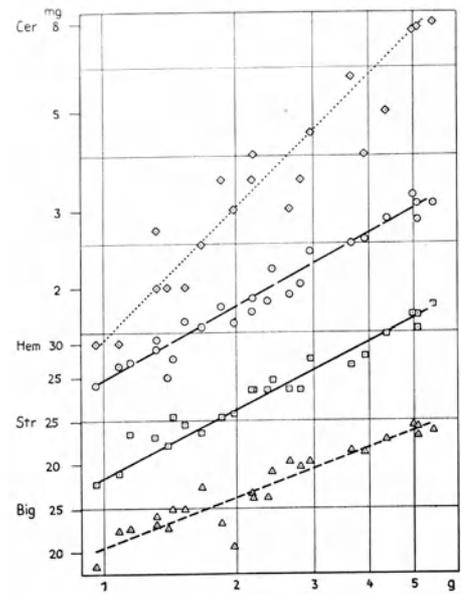


Abb. 26

Sturnus v. vulgaris L. Embryonales Frischgewichtwachstum der Hirnteile als Funktion des Körperwachstums. Einzelwerte, logarithmische Koordinaten.

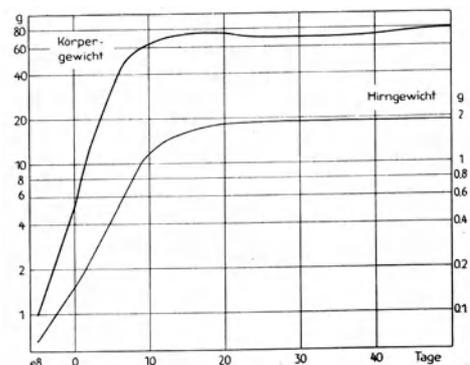


Abb. 27

Sturnus v. vulgaris L. Vergleich des Körper- und Hirngewichtwachstums. Ausgeglichene Mittelwerte.

Am auffallendsten ist die Erscheinung, dass das embryonale Wachstumsverhältnis in der Postembryonalzeit nach einer kurzen Übergangsphase völlig umgekehrt wird, indem der Körper, der anfänglich viel stärker als das Gehirn wächst, früh und rasch an Wachstumsintensität verliert, während das Hauptwachstum des Gehirns länger anhält. In diesem Gegensatz kommt die besondere Wesensart des postembryonalen Hirnwachstums — die gegenüber dem Körper viel gleichmäßigere Verteilung der Wachstumsvorgänge über die Dauer der Postembryonalzeit — sehr klar zum Ausdruck. Die einzelnen Hirnteile veranschaulichen dasselbe Prinzip, und die zu beobachtenden Abweichungen betreffen in erster Linie Intensitätsunterschiede, wie aus Tab. 14 zu entnehmen ist.

Tab. 14

Sturnus v. vulgaris L. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum
Wachstumskonstante α

Altersabschnitt	Hem	Cer	Big	Str	tot
e 8—13	0.56	1.01	0.38	0.51	0.51
pe 0—1	0.46	1.07	0.27	0.31	0.41
1—2	0.58	0.82	0.26	0.32	0.46
2—6	0.92	1.12	0.42	0.52	0.76
8—15	2.85	2.04	1.61	1.12	2.36

Ein weiteres Charakteristikum des relativen Hirnwachstums beim Star liegt in der geringen Verschiedenheit des Hirnanteils am Körpergewicht eben geschlüpfter und erwachsener Vögel (Tab. 13). Vergleicht man den Ertrag des postembryonalen Hirn- und Körperwachstums als Ganzes, ohne dabei auf die Unterschiede im Verlauf zu achten, so findet man für den Körper einen etwas höheren Wert als für das Gesamthirn. Hemisphären und Cerebellum nehmen mehr zu als der Körper, Stammrest und Corpora bigemina dagegen bedeutend weniger. Ein anschauliches Bild von diesen Verhältnissen geben die relativen Vermehrungsfaktoren in Tab. 15. Um sie richtig würdigen zu können, muss man sich die starke Abnahme des relativen Hirngewichts bei den Hühnervögeln vergegenwärtigen.

Tab. 15

Sturnus v. vulgaris L. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum
Relativer Vermehrungsfaktor

Altersabschnitt	Hem	Cer	Big	Str	tot
e 8—13	0.48	1.01	0.36	0.45	0.44
pe 0—ad	1.30	1.54	0.28	0.33	0.78

Aus dem Vergleich von Hirn- und Körperwachstum ergibt sich, dass der Anteil der Hemisphären und des Cerebellums am Körpergewicht ansteigt und derjenige des Stammrests und der Corpora bigemina zurückgeht. Im einzelnen zeigen die Proportionsverschiebungen infolge der Verschiedenartigkeit der beiden Wachstumstypen, namentlich dem ungleichen Auftreten der Maxima, einen recht komplizierten Verlauf (vgl. Abb. 48).

Im Anschluss an den Vergleich des Hirnwachstums mit dem Gesamtkörper, dessen zusammengesetzte Natur die Beziehungen in mancher Hinsicht sehr unübersichtlich gestaltet, soll anhand eines Vergleichs mit den einzelnen Organen die Eigenart des Gehirns noch etwas genauer umrissen werden. Sämtliche untersuchten Organe wachsen in der ersten Postembryonalwoche stärker als das Gehirn und treten vor diesem in die Phase des verlangsamten Wachstums ein. Dies ist bei den Verdauungs- und Exkretionsorganen bereits um den 5. Tag der Fall, bei Lunge, Muskulatur mit Skelett und beim Brustapparat am 6. und 7. Tag und beim Herz am 8. Tag. Beim Gehirn fällt die Inflexion der Wachstumskurve erst auf den 9. Tag, und nur das Hauptwachstum des Gefieders dürfte noch später liegen, doch kann dieses nicht ohne weiteres mit dem der anderen Organe verglichen werden. Das Hirnwachstum nimmt mit der langen Dauer des allgemein durch hohe, nahezu konstante Geschwindigkeit ausgezeichneten postembryonalen Anfangswachstums eine bemerkenswerte Sonderstellung unter den Körperorganen ein. Dies gilt sogar gegenüber dem Brustapparat, der in der gleichmässigen Verteilung der Wachstumsvorgänge über die Präjuvenilzeit mit dem Hirnwachstum vieles gemein hat.

Wie Tab. 16 und Abb. 47 zeigen, ist am 6. Tag das Wachstum fast aller Organe weiter fortgeschritten als beim Gehirn. Sie nehmen mit Ausnahme des Brustapparates in der zweiten Woche nicht mehr viel zu und werden darin sämtlich vom Gehirn übertroffen, erst in der 3. Woche ist dessen Wachstum so weit verlangsamt, dass es sich dem der anderen Organe wieder angleicht. Der Brustapparat wächst stets rascher als das Gehirn, wird aber vom 7.—13. Tag, nachdem er in die Periode des verlangsamten Wachstums eingetreten ist, vorübergehend von diesem beinahe erreicht. Werden am 20. Tag, wenn der Jungvogel das Nest verlässt, noch einmal die Organe verglichen, so erweisen sich die wenigsten als wirklich ausgewachsen. Niere und Verdauungsorgane allein entsprechen dem Adultgewicht oder liegen sogar darüber. Das Gehirn nimmt also mit seinem ausgedehnten späten Trockensubstanzwachstum durchaus keine Sonderstellung ein. Nach dem Ausfliegen wächst der Jungvogel unter geringer Gewichtszunahme ganz allmählich aus und geht beinahe unmerklich in den Adultzustand über.

Neben der Analyse des relativen Hirnwachstums als Funktion des gesamten Körperwachstums wurde noch versucht, eine günstigere Norm zu finden. Ausgehend von der Annahme, dass Muskulatur und Skelett in der Regel am gleichmässigsten wachsen, wurden diese einschliesslich der Brustmuskulatur als Vergleichsbasis genommen. Damit kann das im Körperwachstum auftretende Hochgewicht eliminiert werden, doch gibt die Verwendung der abgeänderten Norm immer noch ein recht kompliziertes Bild, indem bis zum 21. Tag mindestens 4 Allometrieabschnitte, zum Teil von bloss 2—3 tägiger Dauer, auftreten (Abb. 28a). Angesichts der hochgradigen Allometrie der Wachstumsvorgänge bedeutet es jedoch viel, dass die Proportionsverschiebungen überhaupt nach dem Prinzip der einfachen Allometrie zu erfolgen scheinen. Der Kurvenverlauf bietet nichts Neues, zeigt aber sehr schön die zunehmende relative Steigerung des Hirnwachstums gegenüber der Norm als Ausdruck der anderen Verteilung des Wachstums über die postembryonale Wachstumsperiode.

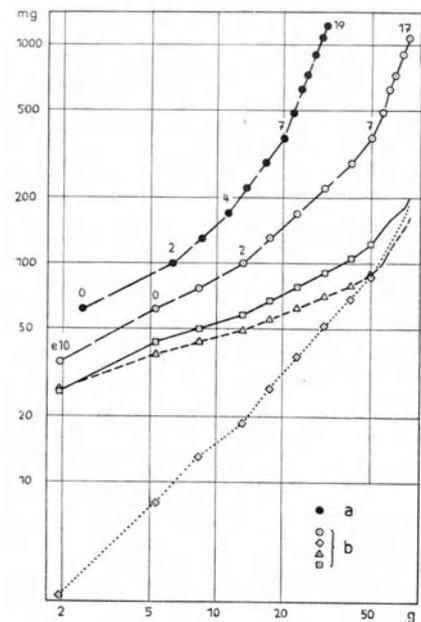


Abb. 28

Sturnus v. vulgaris L. Hirnwachstum als Funktion des Körperwachstums.

- a) Hemisphärgewicht als Funktion des Körpergewichts ohne Eingeweide und Integument, 0.—19. pe-Tag.
- b) Gewicht der Hirnteile als Funktion des gesamten Körpergewichts, 10. e-Tag bis 17. pe-Tag.

Ausgeglichene Mittelwerte, logarithmische Koordinaten. Für Cerebellum, Corpora bigemina und Stammrest sind die Kurven vom 7. Tag an von Punkt zu Punkt gezogen, ohne dass diese einzeln angegeben sind.

Tab. 16

Sturnus v. vulgaris L. Postembryonales Wachstum, Körper- und Organgewichte in % des Adultgewichts

	Schlüpftag		6. Tag		20. Tag	
	frisch	trocken	frisch	trocken	frisch	trocken
Gesamthirn	8.5	4.4	30.4	15.7	102	79.5
Darm	12.4	6.7	140	118	127	124
Leber	5.5	4.1	101	90.5	131	133
Niere	5.7	3.4	67.5	50	100	92
Lunge	6.0	3.3	52	38	90	82
Herz	3.6	1.8	36	32.5	81	75
Brustapparat	0.76	0.28	7.7		69	61
Muskulatur mit Skelett (ohne Brustapparat)	7.5		49.5		96	
Gesamtkörper	6.6		33.7		90	

5. Die Formänderungen des Gehirns

Der vergleichenden Untersuchung des Wachstums der verschiedenen Hirnteile stehen ähnliche Schwierigkeiten entgegen, wie wir sie im vorhergehenden Kapitel angetroffen haben und die wir bei den Hühnervögeln nicht kennen. Da das Endwachstum infolge der ungleich ausgeprägten Frischgewichtmaxima und der verschiedenen langen Wachstumsdauer der Trockensubstanz bei den einzelnen Hirnteilen nicht gleichwertig erscheint, ist eine genauere Analyse nur bis zum 21. Tag möglich. Über den weiteren Wachstumsverlauf kann nicht mehr ausgesagt werden, als schon bei der Besprechung des zeitlichen Verlaufs des Wachstums dargelegt worden ist.

Das Ergebnis der Untersuchung des Frischgewichts der Hemisphären, des Cerebellums und der Corpora bigemina als Funktion des Stammrestgewichts ist auf Tab. 17 und Abb. 30 dargestellt. Was bereits aus dem Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeiten wenigstens in den Grundzügen abgeleitet werden konnte, lässt sich nun genauer formulieren. Die Corpora bigemina nehmen im letzten Drittel der Embryonalzeit viel weniger zu als der Stammrest, vom Schlüpfmoment bis zum 8. pe-Tag ist die Differenz etwas geringer, dann aber, vom 8.—13. pe-Tag, wachsen sie bedeutend rascher als dieser. Im 4. Abschnitt, vom 13.—21. pe-Tag, nähern sie sich wieder der Geschwindigkeit des Stammrestwachstums. Die relative Beschleunigung vom 8.—13. pe-Tag steht möglicherweise in Beziehung zum Funktionsbeginn der Augen, die zu dieser Zeit geöffnet werden. In bezug auf ihren Wachstumsverlauf mit der stufenweisen Erhöhung der Wachstumskonstante am Schlüpf- und am 8. pe-Tag sowie einer Herabsetzung am 13. pe-Tag gleichen die Corpora bigemina den Hemisphären, worauf in einem anderen Zusammenhang schon im Kapitel über den Wachstumsverlauf in der Zeit hingewiesen worden ist. Diese Ähnlichkeit der Wachstumskurven ist nicht ohne weiteres zu erwarten, da sich die beiden Hirnteile in Anfangsgröße, Wachstumsgeschwindigkeit und im Trockensubstanzwachstum wesentlich unterscheiden. Über das Hemisphärenwachstum ist damit das Wichtigste schon gesagt und nur noch beizufügen, dass es das Wachstum des Stammrests stets erheblich an Intensität übertrifft und nach

dem Schlüpfen im Vergleich zu den Corpora bigemina sehr viel mehr gesteigert ist. Das Cerebellum nimmt beim Star ähnlich wie beim Haushuhn während des postembryonalen Wachstums eine Sonderstellung ein. Es wächst bedeutend intensiver als der Stammrest, jedoch von Anfang an unter fortwährender Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit, weshalb sich das Wachstumsverhältnis bis zum 5. pe-Tag kontinuierlich verschiebt. Erst von diesem Zeitpunkt an scheint es annähernd konstant zu bleiben, und zwar im Gegensatz zu den vorher besprochenen Teilen ohne weitere Veränderungen bis zum 19. oder 21. Tag.

Tab. 17

Sturnus v. vulgaris L. Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum

Wachstumskonstante α

Frischgewicht				Trockengewicht			
Altersabschnitt	Hem	Cer	Big	Altersabschnitt	Hem	Cer	Big
e 8—13	1.09	1.96	0.74	e 8—13	1.09	1.96	0.74
pe 0—8	1.76	2.53 ¹	0.81	pe 0—8	1.56	2.30 ¹	0.74
8—13	2.75		1.64	8—13	2.17		1.30
5—21		1.64		5—13		1.75	
13—21	1.85		1.13	13—25			1.30
				25—50			0.54
				50—260			1.00

¹ Mittelwert pe 0—5

Das Trockensubstanzwachstum zeigt im allgemeinen ein ähnliches Bild (Tab. 17, Abb. 31). Der Wegfall des Wassermaximums ermöglicht die Ausdehnung des Vergleichs bis zum Abschluss des Wachstums, was zu einigen neuen Feststellungen führt. Der 1. Allometrieabschnitt der Corpora bigemina dauert entgegen dem Verhalten des Frischgewichts vom 8. e-Tag bis zum 8. pe-Tag; die Steigerung am Schlüpftag unterbleibt also, da die Trockensubstanz des Stammrests schon von diesem Zeitpunkt an stärker als das Frischgewicht zunimmt, während dies bei den Corpora bigemina erst einige Tage später eintritt. Auch die folgenden zwei Abschnitte des Frischgewichtswachstums bilden vom 8.—23. Tag einen einzigen Allometrieabschnitt. Die Vereinheitlichung ergibt sich aus dem Umstand, dass beim Stammrest die Wachstumsgeschwindigkeit der Trockensubstanz gegenüber der Frischsubstanz zuerst mehr erhöht ist als bei den Corpora bigemina, und vom 13. Tag an umgekehrt die Differenz der Geschwindigkeiten bei den letzteren grösser wird. Vom 23.—25. Tag ist der relative Zuwachs der Corpora bigemina nur halb so gross als beim Stammrest. Vom 50. Tag an gleicht sich das Wachstum der beiden völlig an und verläuft bis zum Schluss isometrisch. Die Eigenart der Corpora bigemina, welche in der vorübergehenden Wachstumssteigerung gegenüber dem Stammrest in der 2. und 3. Woche und dem nachfolgenden Ausgleich besteht, kommt auch in dieser Darstellungsart sehr klar zum Ausdruck. Die Trockensubstanz der Hemisphären und des Cerebellums verhält sich bis zum 13. pe-Tag im Prinzip gleich wie die Frischsubstanz. Nach dem 13. Tag jedoch verändert sich das Wachstumsverhältnis zum Stammrest kontinuierlich ohne wieder einen konstanten Wert zu erlangen. Hier scheidet sich der Weg des Trockensubstanzwachstums von Stammrest und Corpora bigemina einerseits und Hemisphären und Cerebellum andererseits. Während innerhalb beider Gruppen das Wachstumsverhältnis der Partner abschnittsweise konstant bleibt, fehlt eine einfache Beziehung von Gruppe zu Gruppe. Dies zeigt aufs neue die tiefe Wesensverschiedenheit des Trockensubstanzwachstums der genannten Hirnteile, auf die ich im Kapitel III noch ausführlich zu sprechen komme.

Die Änderungen der Hirnformen während des Wachstums sind in Abb. 29 dargestellt. Es ist nicht weiter verwunderlich, dass bei der hochgradigen Allometrie der Wachstumsvorgänge die Proportionsverschiebungen nicht kontinuierlich verlaufen, und sich zwangsläufig Minima und Maxima einstellen. Dass sie auch beim Trockengewicht in so grosser Schärfe hervortreten, wirft ein bezeichnendes Licht auf die Wachstumsweise des Starengehirns. Die Verhältnisse sind hier besser überschaubar als beim Frischgewicht und lassen die wichtigsten für die Proportionsverschiebungen verantwortlichen Komponenten leichter erkennen. Der Grundvorgang, die Zunahme der relativen Grösse von Hemisphären und Cerebellum und die Abnahme derjenigen der Corpora bigemina bedarf keiner weiteren Erläuterung, während einige Einzelheiten hervorgehoben seien.

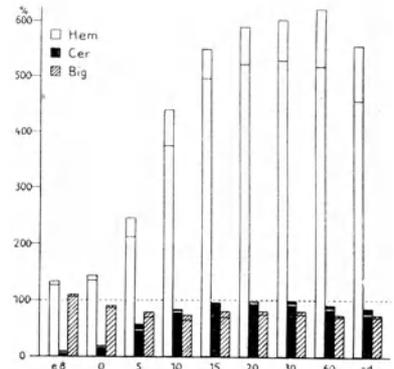


Abb. 29

Sturnus v. vulgaris L. Die Formänderungen des Gehirns. Gewichte von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina in % des Stammrestgewichts. Die höheren Werte beziehen sich auf das Frischgewicht, die niedrigeren auf das Trockengewicht. Berechnet nach ausgeglichenen Mittelwerten.

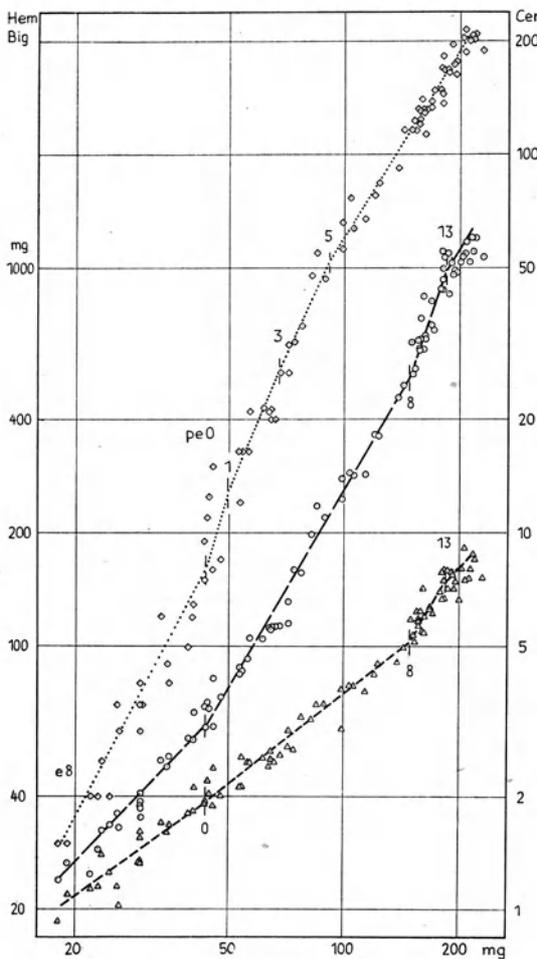


Abb. 30

Sturnus v. vulgaris L. Embryonales und postembryonales Wachstum von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina als Funktion des Stammrestwachstums, Frischgewichte. Einzelwerte; die ausgezogenen Linien folgen den ausgeglichenen Mittelwerten. Logarithmische Koordinaten.

Infolge der kürzeren Wachstumsdauer gehen Hemisphären und Cerebellum in der Spätphase gegenüber dem Stammrest relativ zurück. Unabhängig davon nimmt der Cerebellumanteil bereits vom 15. pe-Tag an ab, weil er infolge der enormen Intensität des Anfangswachstums früh ein Maximum erreicht, worauf der Vorsprung bei verlangsamttem Wachstum schrittweise wieder aufgegeben wird. Der starke Abfall ergibt sich aus dem Zusammenwirken der beiden Vorgänge. Das relative Gewicht der Corpora bigemina sinkt während des Wachstums vom 1. Maximum in der frühen Embryonalzeit auf ein Minimum und steigt dann auf ein 2. Maximum, bevor der Adultwert erreicht wird. Hier entspricht das Trockensubstanzwachstum in bezug auf Dauer und Ausmass vollkommen dem Stammrest, so dass die Proportionsschwankungen allein auf den unterschiedlichen Verlauf zurückzuführen sind. Allgemein ist der adulte Formzustand erst nach Abschluss des Wachstums bis ins letzte hergestellt, doch nähert sich ihm das Gehirn schon früh, nämlich bereits etwa am 13. bis 15. pe-Tag. Die späteren Proportionsverschiebungen sind angesichts der grundlegenden Umgestaltungen in den ersten 13 pe-Tagen als ziemlich unbedeutende Veränderungen zu werten, besonders wenn in Betracht gezogen wird, dass sie auf eine viel grössere Zeitspanne verteilt sind.

Eine genauere Vorstellung über den Umfang der Formänderungen in der Embryonal- und Postembryonalzeit geben die Werte der relativen Vermehrungsfaktoren (Tab. 18), die abschnittsweise für je 5 Tage

ermittelt worden sind. Es zeigt sich, dass der Allometriegrad nicht in der Embryonalzeit am höchsten ist und dann allmählich abnimmt, wie man auf Grund der Verhältnisse beim Huhn erwarten könnte, sondern nach dem Schlüpfen sprunghaft gesteigert erscheint und erst nach dem 10. pe-Tag merklich abzunehmen beginnt. Die Erhöhung des Allometriegrades hängt zusammen mit dem gegenüber dem embryonalen Vergleichsabschnitt erhöhten Wachstumsertrag bei gleichzeitiger Verschiebung der Wachstumskonstanten im Sinne einer Vergrößerung des Abstandes von der Norm. In auffälligem Gegensatz zur Wachstumsart der Hühnervögel wird die Hauptarbeit an der Umgestaltung der Hirnform des 8tägigen Embryos in die Endform erst nach dem Schlüpfen, in der ersten Hälfte der Postembryonalzeit, geleistet. Das geschilderte Verhalten ist am deutlichsten bei den Hemisphären und beim Cerebellum ausgeprägt und gilt für die Corpora bigemina in geringerem Masse. Zu Beginn des 3. postembryonalen Abschnitts, am 10. pe-Tag, nehmen die Formverschiebungen einen etwas geringeren Umfang an, und die wichtigsten Formbildungsprozesse sind am Ende dieses Abschnitts abgeschlossen. Werden an Stelle der 5tägigen Abschnitte zur Berechnung der relativen Vermehrungsfaktoren kürzere gewählt, so lässt sich der Übergang in die Phase des ausgeglichenen, schwach allometrischen Wachstums etwa auf den 13.—14. pe-Tag festlegen, zu welcher Zeit auch die Wachstumskonstanten von Hemisphären und Corpora bigemina der Norm etwas genähert werden. Der Allometriegrad des späteren Wachstums ist sehr gering.

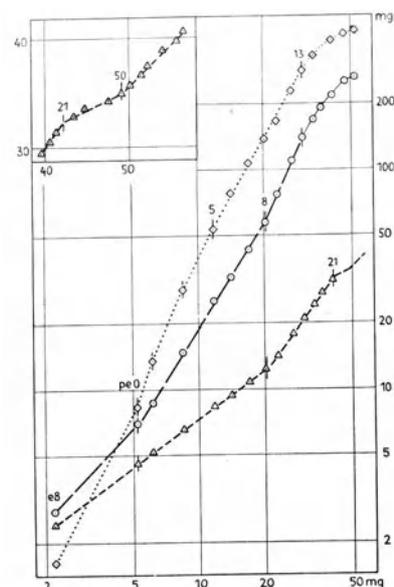


Abb. 31

Sturnus v. vulgaris L. Wachstum von Hemisphären, Cerebellum u. Corpora bigemina als Funktion d. Stammrestwachstums, Trockengewichte. Ausgeglichenen Mittelwerte, logarithmische Koordinaten. Das spätere Wachstum der Corpora bigemina ist in vergrößertem Maßstab besonders dargestellt. Die Cerebellumgewichte sind um das 10fache vergrößert eingetragen.

Tab. 18

Sturnus v. vulgaris L. Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum

Relativer Vermehrungsfaktor

Altersabschnitt	Frischgewicht			Trockengewicht		
	Hem	Cer	Big	Hem	Cer	Big
e 8—13	1.08	2.27	0.80	1.08	2.27	0.80
pe 0—5	1.70	3.10	0.88	1.59	2.89	0.81
5—10	1.81	1.43	0.97	1.77	1.74	0.92
10—15	1.25	1.16	1.07	1.31	1.22	1.10
15—20	1.06	1.02	1.01	1.06	0.96	1.06
20—40				1.02	0.94	0.95
20—ad	0.95	0.87	0.91	0.87	0.80	0.94
0—ad	3.92	4.63	0.83	3.45	4.73	0.82

B. Amsel (*Turdus m. merula* L.)

Das Wachstum des Amselgehirns wird auf Grund der Gewichtsanalysen von 13 Embryonen vom 9.—12. Bruttag, 13 frischgeschlüpften Jungen, 53 Jungen von 1—20 Tagen, 45 von 20—220 Tagen, sowie 15 Altvögeln dargestellt.

Die Amsel (*Turdus m. merula* L., *Turdidae*) wiegt durchschnittlich 90 g und ist somit etwas schwerer als der Star. In bezug auf das Eigewicht unterscheiden sich die beiden Arten dagegen nicht, und auch die frischgeschlüpften Nestlinge sind genau gleich schwer. Die Bebrütung der Eier dauert bei der Amsel in der Regel 13—14 Tage, bei meinem Material meist wie beim Star 13 Tage. Ein wesentlicher Unterschied liegt dagegen in der Nestlingsdauer vor, die für die Amseljungen bloss 13—14 Tage, also eine volle Woche weniger als beim Star beträgt. Die Jungen, welche wie bei anderen Freibrütern in einem weniger weit entwickelten Zustand das Nest verlassen als Höhlenbrüter wie der Star, können in diesem Alter noch nicht fliegen und werden noch von den Altvögeln ernährt. Damit allein ist jedoch die ungleiche Dauer der Nestlingszeit noch nicht völlig erklärt; sie beruht zum Teil auf einem wirklichen Entwicklungsvorsprung von etwa 2 Tagen, der, wie die Untersuchung des Hirnwachstums ergibt, schon auf frühen Entwicklungsstadien vorbereitet wird.

Das Adulthirn von Star und Amsel (Abb. 46, Anhang Tab. VII und VIII) ist annähernd gleich schwer, doch liegen Unterschiede in den Proportionen vor. Die Hemisphären der Amsel sind etwas leichter als beim Star, während Cerebellum, vor allem aber Corpora bigemina und Stammrest, schwerer sind. Noch deutlicher wird der Unterschied der Hemisphärengrosse, wenn sie in Prozenten des Stammrests ausgedrückt wird. Im Verhältnis zum Körpergewicht (Tab. 19) ist das Amselhirn als Ganzes kleiner, von den Einzelteilen gilt dasselbe für die Hemisphären und das Cerebellum, wogegen die Corpora bigemina verhältnismässig grösser sind und der Stammrest bemerkenswerterweise beidesmal dieselbe relative Grösse aufweist. In dieser letzteren Feststellung kommt die innige Beziehung des Stammrests zur Körpergrösse sehr klar zum Ausdruck. Bei verwandten Arten ähnlicher Körpergrösse wird dieser Hirnteil von den Formwandlungen, welche das Gehirn von Art zu Art durchmacht, am wenigsten berührt und darf als weitgehend konstantes Element betrachtet werden. Im Trockensubstanzgehalt sind sich die beiden Arten sehr ähnlich. Ein geschlechtsbedingter Unterschied im Hirngewicht wurde bei der Amsel nicht gefunden.

Tabelle 19

Passeres. Gehirn in % des Körpergewichts

		Hem %	Cer %	Big %	Str %	tot %	Kpr g
Adult	<i>Sturnus</i>	1.56	0.24	0.21	0.28	2.28	78.5
	<i>Turdus</i>	1.29	0.22	0.23	0.28	2.02	90
	<i>Corvus</i>	1.32	0.14	0.11	0.15	1.71	500
Schlüpftag	<i>Sturnus</i>	1.19	0.15	0.74	0.84	2.92	5.2
	<i>Turdus</i>	1.57	0.22	1.04	1.04	3.87	5.1
	<i>Corvus</i>	1.32	0.14	0.62	0.81	2.88	13.9

Das embryonale Wachstum des Gesamthirns und der Hemisphären scheint wie beim Star in den vier letzten Embryonaltagen mit konstanter Geschwindigkeit zu verlaufen. Über die anderen Teile kann leider nichts ausgesagt werden, weil die Analyse der Amselembryonen der erste Versuch in dieser Richtung war und den Ergebnissen, welche später mit verbesserter

Methode erhalten wurden, nicht gleichwertig gegenübersteht. Der Vergleich muss sich deshalb auf die wenigen wirklich gesicherten Beobachtungen stützen. Dazu gehört der Befund, dass das Gesamthirn und die Hemisphären der Amsel vom 9.—13. e-Tag stärker wachsen als beim Star. Es wurden folgende Werte für die Wachstumsgeschwindigkeit gefunden: Gesamthirn 20.4, Hemisphären 22.6 (Star 16.9 und 18.6). Der Körper nimmt dagegen bei beiden Arten gleich stark zu: Amsel 33.0, Star 33.5, so dass das Wachstumsverhältnis des Gehirns zum Körper etwas verschoben ist. Die Wachstumskonstante α beträgt 0.62 für das Gesamthirn und 0.68 für die Hemisphären (Star 0.51 und 0.56) (vgl. Abb. 43).

Die Unterschiede im Entwicklungsstand am Schlüpftag gegenüber dem Star lassen sich sämtlich auf das verhältnismässig rasche embryonale Wachstum zurückführen. Während die frischgeschlüpfte Amsel an Körpergewicht dem Star gleicht, besitzt sie ein wesentlich schwereres Gehirn. Der Vorsprung entspricht ungefähr dem Wachstumsertrag eines halben bis eines ganzen Tages, womit gesagt ist, dass der Star erst nach Ablauf des 1. pe-Tages so weit ist wie die Amsel am Schlüpftag.

Dies betrifft nicht nur die absoluten Grössen, sondern auch das relative Gewicht in bezug auf das Adultgewicht und die Hirnproportionen, die alle am Schlüpftag dem Endzustand etwas näher stehen als beim Star. Unter Berücksichtigung der geringen zeitlichen Verschiebung ergibt sich für beide Arten auf entsprechenden Entwicklungsstadien eine weitgehende Übereinstimmung von Hirngewicht und Hirnform.

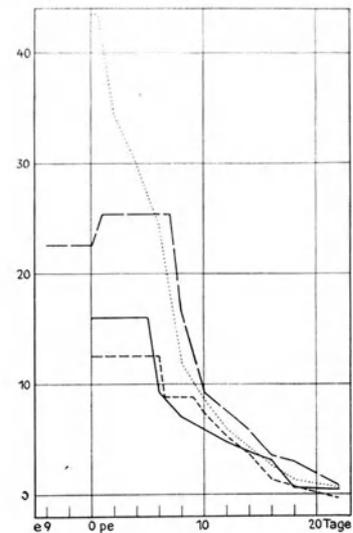


Abb. 32

Turdus m. merula L. Wachstumsgeschwindigkeit der Hirnteile, Frischgewicht. Berechnet nach ausgeglichenen Mittelwerten.

Tabelle 20

Passeres. Hirngewicht am Schlüpftag in % des Adultgewichts

	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr
<i>Sturnus</i>	5.1	4.3	23.8	19.9	8.5	6.6
<i>Turdus</i>	6.9	5.7	25.7	21.4	10.9	5.7
<i>Corvus</i>	2.8	2.8	16	15	4.7	2.8

Auch das postembryonale Wachstum der Amsel verläuft in allen wesentlichen Punkten nicht anders als beim Star. Fast alle Besonderheiten stehen mit dem Entwicklungsvorsprung am Schlüpftag in Zusammenhang und stellen ziemlich geringfügige Modifikationen des für den Star beschriebenen Wachstumsverlaufs dar, solange man den formalen Vergleich in den Vordergrund stellt.

Tabelle 21

Passeres. Postembryonaler Vermehrungsfaktor des Hirnfrischgewichts und des Körpergewichts

	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr
<i>Sturnus</i>	19.7	23.3	4.2	5.0	11.8	15.1
<i>Turdus</i>	14.6	17.6	3.9	4.7	9.2	17.7
<i>Corvus</i>	36.0	35.8	6.2	6.6	21.4	36.0

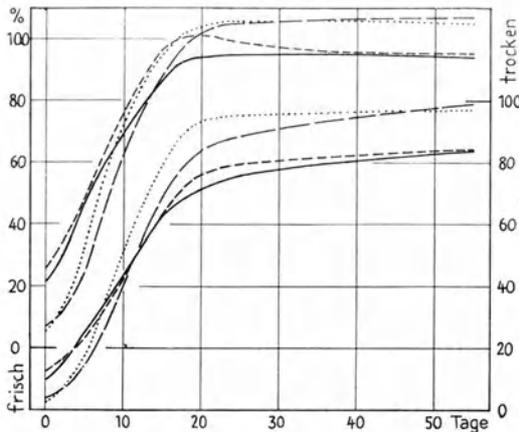


Abb. 33

Turdus m. merula L. Frisch- und Trockengewichtswachstum der Hirnteile in Prozenten ihres Adultgewichts. Berechnet nach ausgeglichenen Mittelwerten.

Turdus m. merula L. Frisch- und Trockengewichtswachstum der Hirnteile in Prozenten ihres Adultgewichts. Berechnet nach ausgeglichenen Mittelwerten.

gemina vom 18.—20. pe-Tag, beim Cerebellum am 24. pe-Tag und bei den Hemisphären etwa am 50. pe-Tag, nur beim Stammrest ist wie beim Star keines zu beobachten (Abb. 33). Über den allgemeinen Verlauf des Trockensubstanzwachstums ist nichts Besonderes zu bemerken, es ist bei Hemisphären und Cerebellum etwa am 70. pe-Tag abgeschlossen, während Stammrest und Corpora bigemina noch am 180. pe-Tag deutlich weniger Trockensubstanz als im Adultzustand enthalten. Auch das Kurvenbild, welches die Veränderung des Trockensubstanzgehaltes darstellt, gleicht weitgehend demjenigen des Stars (vgl. Abb. 23 und 33). Beinahe der einzige wesentliche Unterschied liegt bei allen diesen Vorgängen in einer zeitlichen Verschiebung um etwa 1—2 Tage. Am geringsten ist diese beim Frischgewicht ausgeprägt, das je nach Hirnteil bis zum 7. oder 12. pe-Tag in bezug auf den Endgewichtanteil gegenüber dem Star einen Vorsprung aufweist. Deutlicher kommt der Entwicklungsvorsprung im Trockengewicht zur Geltung, wo er dem Wachstumsertrag von 1—2 Tagen entspricht, und bis zum 20.—30. pe-Tag beibehalten wird. Noch auffälliger ist die zeitliche Verschiebung in der Entwicklung des Trockensubstanzgehaltes (Abb. 34). Am Schlüpftag und in den ersten pe-Tagen sind sich noch beide Arten gleich. Die Anfangsperiode des wenig veränderten Trockensubstanzanteils ist aber bei der Amsel zwei Tage kürzer, und infolge des früheren Anstiegs liegt der Trockensubstanzgehalt aller Hirnteile bald etwa 1% über den Werten des Stars, was bei Werten von 12—19% verhältnismässig viel bedeutet. Der Zustand des Amselgehirns vom 14. pe-Tag wird z. B. vom Star erst am 15. (Corpora bigemina), 17. (Stammrest und Hemisphären) und 18. pe-Tag (Cerebellum) erreicht. Der Ausgleich ist nach dem 30.—50. pe-Tag hergestellt.

Die Formänderungen des Gehirns erweisen sich bei der Amsel im Vergleich zum Star im Ausmass wie im Verlauf als sehr ähnlich (Abb. 35). Die Anzahl der Allometrieabschnitte und die Grössenordnung der Wachs-

Zunächst sei der zeitliche Wachstumsverlauf näher betrachtet. Der postembryonale Vermehrungsfaktor des Amselgehirns ist aus dem eben angeführten Grunde niedriger als beim Star (Tab. 21). Wird bei diesem der Vermehrungsfaktor für den eintägigen Nestling berechnet, so erhält man einen Wert, der demjenigen des Amselgehirns sehr nahe kommt. Das gilt auch für die einzelnen Hirnteile mit Ausnahme der Hemisphären, deren Gewicht beim Star stärker vermehrt wird.

Die Wachstumsintensität des Amselgehirns (Abb. 32) ist von annähernd derselben Höhe wie beim Star und scheint wie bei diesem in der frühen Postembryonalzeit bei den Hemisphären, den Corpora bigemina und dem Stammrest konstant zu bleiben. Der Übergang in die Phase des verzögerten Wachstums erfolgt 2—3 Tage früher. In typischer Weise tritt ein Frischgewichtmaximum auf, und zwar bei den Corpora bigemina vom 18.—20. pe-Tag, beim Cerebellum am 24. pe-Tag und bei den Hemisphären etwa am 50. pe-Tag, nur beim Stammrest ist wie beim Star keines zu beobachten (Abb. 33). Über den allgemeinen Verlauf des Trockensubstanzwachstums ist nichts Besonderes zu bemerken, es ist bei Hemisphären und Cerebellum etwa am 70. pe-Tag abgeschlossen, während Stammrest und Corpora bigemina noch am 180. pe-Tag deutlich weniger Trockensubstanz als im Adultzustand enthalten. Auch das Kurvenbild, welches die Veränderung des Trockensubstanzgehaltes darstellt, gleicht weitgehend demjenigen des Stars (vgl. Abb. 23 und 33). Beinahe der einzige wesentliche Unterschied liegt bei allen diesen Vorgängen in einer zeitlichen Verschiebung um etwa 1—2 Tage. Am geringsten ist diese beim Frischgewicht ausgeprägt, das je nach Hirnteil bis zum 7. oder 12. pe-Tag in bezug auf den Endgewichtanteil gegenüber dem Star einen Vorsprung aufweist. Deutlicher kommt der Entwicklungsvorsprung im Trockengewicht zur Geltung, wo er dem Wachstumsertrag von 1—2 Tagen entspricht, und bis zum 20.—30. pe-Tag beibehalten wird. Noch auffälliger ist die zeitliche Verschiebung in der Entwicklung des Trockensubstanzgehaltes (Abb. 34). Am Schlüpftag und in den ersten pe-Tagen sind sich noch beide Arten gleich. Die Anfangsperiode des wenig veränderten Trockensubstanzanteils ist aber bei der Amsel zwei Tage kürzer, und infolge des früheren Anstiegs liegt der Trockensubstanzgehalt aller Hirnteile bald etwa 1% über den Werten des Stars, was bei Werten von 12—19% verhältnismässig viel bedeutet. Der Zustand des Amselgehirns vom 14. pe-Tag wird z. B. vom Star erst am 15. (Corpora bigemina), 17. (Stammrest und Hemisphären) und 18. pe-Tag (Cerebellum) erreicht. Der Ausgleich ist nach dem 30.—50. pe-Tag hergestellt.

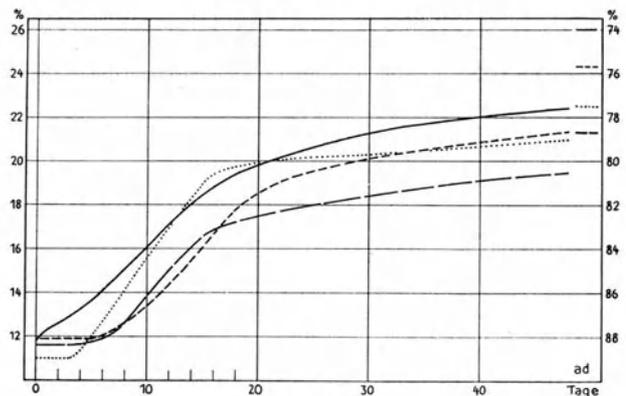


Abb. 34

Turdus m. merula L. Trockensubstanzgehalt der Hirnteile, ausgeglichene Mittelwerte. Der linke Ordinatenmaßstab gibt den Trockensubstanzgehalt an, der rechte den Wassergehalt.

tumskonstanten ist dieselbe (Tab. 22), verschieden ist allein die zeitliche Begrenzung der einzelnen Abschnitte.

Wird der Umfang der Formverschiebungen abschnittsweise untersucht, so ergibt die Zeit bis zum 10. pe-Tag einen den Verhältnissen beim Star entsprechenden Allometriegrad, hingegen ist er im nächsten Abschnitt bei der Amsel geringer. Die nach dem Abschluss der wesentlichsten Formveränderungen erreichte Stufe einer weitgehenden Adultähnlichkeit, wie sie beim Star am 13.—14. pe-Tag beschrieben wurde, ist bei der Amsel am 11.—12. pe-Tag verwirklicht. Die frühe Ausbildung dieses wichtigen Formzustandes ist sehr bemerkenswert.

Schliesslich sei noch kurz das Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper berührt. Während im letzten Drittel der Embryonalzeit die Verhältniszahl bei der Amsel höher liegt, weil bei gleich starkem Körperwachstum wie beim Star das Gehirn mehr zunimmt, ergibt sich für die Postembryonalperiode das umgekehrte Verhältnis, denn der Vermehrungsfaktor des Amselkörpers ist höher, derjenige des Gehirns geringer, was auch heisst, dass am Schlüpftag bei der Amsel das Gehirn im Verhältnis zum Körper grösser, im Adultzustand aber kleiner ist als beim Star (Tab. 19).

Allgemein ist hervorzuheben, dass die Wachstumsprozesse bei Amsel und Star einer gemeinsamen Grundform sehr nahe kommen. Die Verschiedenheiten bestehen fast nur in zeitlichen Verschiebungen des gesamten Systems oder einzelner Teile desselben, die in formaler Hinsicht wenig bedeuten, aber im Hinblick auf das Problem der Nestlingsdauer Beachtung verdienen. Ein kurzer Hinweis darauf wurde in einer früheren Arbeit von PORTMANN und SUTTER (1940) anhand des Vermehrungsfaktors der Hemisphären gegeben. Schon damals wurde betont, dass das Gewichtwachstum des Amselhirns nicht früher abgeschlossen ist als beim Star und sein Verlauf mit der Nestlingsdauer nicht in direkten Zusammenhang gebracht werden kann. Auch anhand des vermehrten Materials lässt sich eine etwa erwartete Beschleunigung des präjuvenilen Gewichtwachstums auf den früheren Zeitpunkt des Ausfliegens hin nicht feststellen, hingegen ist eine solche in der Embryonalzeit zu beobachten. Besonders aufschlussreich ist die Vorverlegung wichtiger Wende-

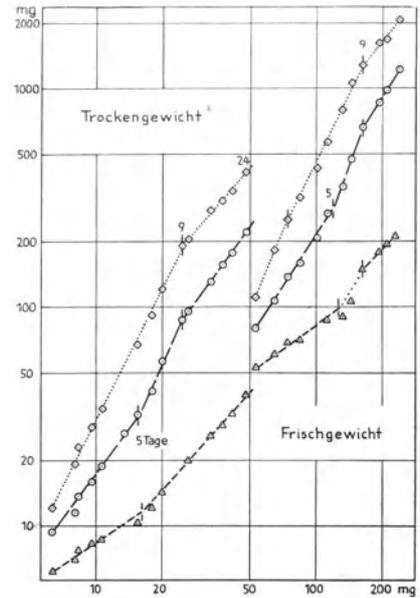


Abb. 35

Turdus m. merula L. Postembryonales Wachstum von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina als Funktion des Stammrestwachstums. Frisch- und Trockengewicht. Gruppenwerte, logarithmische Koordinaten. Die Cerebellumgewichte sind um das 10fache vergrössert eingetragen.

Tabelle 22

Passeres. Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum, Trockengewicht.

Wachstumskonstante α

Altersabschnitt		Hem	Cer	Big
I 0 — 8	<i>Sturnus</i>	1.56	2.09 ¹	0.74
	<i>Turdus</i>	1.4	2.18 ¹	0.65
II 8 — 13	<i>Sturnus</i>	2.17	1.75	1.3
	<i>Turdus</i>	2.15	2.0	(1.2)
III 13 — 25	<i>Sturnus</i>	1.4 ¹	1.0 ¹	1.3
	<i>Turdus</i>	1.4	1.1	1.1

¹ Mittelwert

punkte des präjuvenilen Wachstums, so erfolgt der Anstieg des Trockensubstanzgehaltes, die Verlangsamung des Wachstums und der Abschluss des hochgradig allometrischen Wachstums zwei Tage früher als beim Star. Wenn die Amsel das Nest verlässt, ist ihr Gehirn in Form und Trockensubstanzgehalt weiter entwickelt als beim gleichaltrigen Star, sehr wahrscheinlich gilt dies auch für den Differenzierungszustand, während der Gewichtsunterschied klein ist. Es muss aber betont werden, dass die Jungamsel in diesem Stadium weder im Entwicklungsstand des Gehirns noch in ihrer Verhaltensweise dem flüggen Star entspricht, und der Vergleich eigentlich weitergeführt werden müsste, bis die Jungvögel völlig selbständig geworden sind. Dazu reicht aber das gesammelte Material noch nicht aus. Doch lässt der Vergleich von Star und Amsel schon jetzt in überzeugender Weise die enge Verknüpfung der Verhaltensart des Jungvogels mit der Wachstumsweise des Gehirns erkennen. Auf Grund der Beziehungen, welche die rein quantitative Analyse festzustellen erlaubt hat, darf man wohl annehmen, dass auch die Unterschiede in der Entwicklung der inneren Struktur bei verschiedenem Verhalten bedeutend sein dürften.

C. Rabenkrähe (*Corvus c. corone* L.)

Die Untersuchung des Hirnwachstums der Rabenkrähe (*Corvus c. corone* L., *Corvidae*) verschafft uns einen Einblick in die Wachstumsprozesse eines besonders grossen Sperlingsvogels, dessen Körpergewicht durchschnittlich 500 g (17 ♂ und ♀) beträgt. Für den beabsichtigten Vergleich des Hirnwachstums der Hühnervögel mit demjenigen der Sperlingsvögel ist es unerlässlich, die durch die absolute Grösse des Endzustandes bedingten Modifikationen des Wachstumsverlaufs kennenzulernen, damit Gruppentypus und Einfluss der Körpergrösse auseinandergehalten werden können. Es ist jedoch nicht ausser acht zu lassen, dass die besondere Eigenart der Sperlingsvogelgruppe in der Ausgestaltung einer Fülle verschiedenster Kleinvogelformen liegt, die in dieser Untersuchung ganz beiseite gelassen werden. Das Bild, welches vom Hirnwachstum der *Passeres* entworfen werden kann, muss infolge dieser Lücke notwendigerweise unvollständig sein, worauf nachdrücklich hinzuweisen ist.

Das Krähenmaterial setzt sich zusammen aus 11 Nestlingen vom Schlüpftag, 25 von 2—35 Tagen, 3 flüggen Jungvögeln von 40—80 Tagen und 20 Altvögeln.

Bebrütungs- und Nestlingsdauer sind bei der Rabenkrähe beträchtlich länger als bei Amsel und Star, die erstere beträgt 17—20, die letztere 30—35 Tage (NIETHAMMER 1937—42, WITHERBY 1938—41). Die im Laboratorium aufgezogenen Jungvögel erreichten die Flugfähigkeit im Alter von 35 Tagen.

Das Adulthirn ist 4.7 mal schwerer als beim Star, im Verhältnis zum Körpergewicht, das 6.4 mal grösser ist, ist es aber etwas kleiner (Tab. 19, Anhang Tab. IX). Das relative Gewicht des Cerebellums und der Corpora bigemina in bezug auf den Stammrest ist bei Star und Rabenkrähe ähnlich. Die Hemisphären erreichen hingegen bei der letzteren ein verhältnismässig sehr viel bedeutenderes Ausmass, was mit der von LAPICQUE und GIRARD (1906) für die Vögel ermittelten Gesetzmässigkeit im Einklang steht, dass innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe mit steigender Körpergrösse der Anteil der Hemisphären am gesamten Hirn zunimmt. Über die Geschlechtsunterschiede lässt sich nichts Genaueres aussagen. Die zwei schwersten Gehirne stammen von ♂, während das Hirngewicht der drei anderen ♂ unter dem Mittelwert liegt.

Am Schlüpftag bietet sich folgender Zustand dar: Der Anteil am Endgewicht ist für das Gehirn der Rabenkrähe halb so gross als beim Star, dasselbe gilt auch für das Körpergewicht, so dass das Gewichtsverhältnis des Gehirns zum Körper dasselbe bleibt (Tab. 19 und 20). Auch die Hirnproportionen sind bei beiden Arten ähnlich. Die Zahlen sind allerdings bloss grobe

Annäherungswerte, da sie auf Grund einer einzigen, alle vier Hirnteile erfassenden Analyse berechnet sind; das Gewicht des totalen Hirns und der Hemisphären dagegen ist aus der Untersuchung von 10 Exemplaren gewonnen. Es ist eine bekannte Erscheinung, dass bei Vögeln innerhalb derselben Verwandtschaftsgruppe der frischgeschlüpfte Nestling grösserer Formen ein relativ geringes Gewicht aufweist. Damit verknüpft ist das postembryonale Wachstum von grösserer Ergiebigkeit, die durch Verlängerung der Wachstumsdauer erzielt wird. Der Vermehrungsfaktor für das gesamte postembryonale Wachstum ist fast doppelt so gross als beim Star (Tab. 21), und die hauptsächlichsten Wachstumsvorgänge erstrecken sich ebenfalls auf eine doppelt so lange Zeitspanne. Vergleicht man die Faktoren abschnittsweise, so ergibt sich bis zum 10. Tag eine geringe Minusabweichung für die Rabenkrähe und darauf das umgekehrte Verhältnis. Der Wachstumsertrag nimmt beim Star früher und rascher ab als beim gleichmässiger wachsenden Krähengehirn. Aufschlussreicher wird der Vergleich, wenn man ihm nicht gleiche Zeiträume, sondern entsprechenden Wachstumsertrag zugrunde legt. Werden beim Star die 5tägigen Abschnitte beibehalten, so muss bei der Rabenkrähe der Wachstumsertrag von jeweils 10 Tagen zusammengenommen werden, um einen Vermehrungsfaktor von derselben Höhe zu erhalten (Tab. 23). Nach diesem einfachen Schlüssel können die Wachstumsperioden des Stars vom 5. Tag an und der Rabenkrähe vom 10. Tag an in genau entsprechende Abschnitte gegliedert werden.

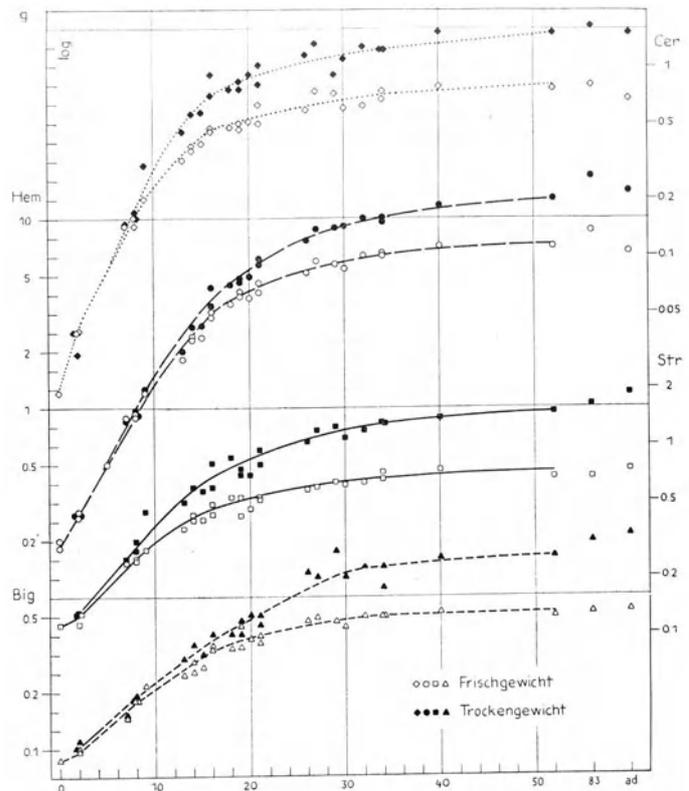


Abb. 36

Corvus c. corone L. Postembryonales Frisch- und Trockengewichtwachstum der Hirnteile, Einzelwerte und Adultmittelpunkte. Die Trockengewichte sind um das 10fache vergrössert eingetragen.

Tabelle 23

Sturnus und *Corvus*. Vermehrungsfaktoren des Hirnfrischgewichts

Altersabschnitt		Hem	Cer	Big	Str	tot
I 0 — 5	<i>Sturnus</i>	3.57	6.50	1.83	2.09	2.86
	<i>Corvus</i>	7.37	11.85	2.44	2.68	5.21
II 5 — 10	<i>Sturnus</i>	3.27	2.60	1.77	1.81	2.64
	<i>Corvus</i>	3.02	2.36	1.82	1.73	2.64
III 10 — 15	<i>Sturnus</i>	1.49	1.38	1.27	1.19	1.41
	<i>Corvus</i>	1.43	1.25	1.24	1.19	1.38
IV 15 — 20	<i>Sturnus</i>	1.15	1.11	1.09	1.08	1.13
	<i>Corvus</i>	1.18	1.11	1.07	1.11	1.16
V 20 — ad	<i>Sturnus</i>	0.98	0.90	0.94	1.03	0.98
	<i>Corvus</i>	0.96	0.93	1.05	1.07	0.97

Eine Ausnahme macht der erste Abschnitt, in dem die Rabenkrähe ihr Hirngewicht bis zum 10. Tag stärker vermehrt als der Star bis zum 5. Tag. Die in bezug auf den Vermehrungsfaktor einander entsprechenden Abschnitte der beiden Arten ergeben nicht nur denselben Wachstumsertrag, sondern umfassen auch denselben Entwicklungsstand der Hirnteile im Hinblick auf deren Adultgrösse. Zwischen dem 8. und 40. pe-Tag könnte man das relative Gewicht der Hirnteile der Rabenkrähe mit guter Annäherung aus den relativen Hirngewichten des Stars berechnen, indem man für einen Alterstag beim Star 1.8—2 Tage für die Rabenkrähe einsetzt. Damit ist gesagt, dass das Hirnwachstum der Krähe genau im gleichen Sinn verläuft wie beim Star. Dies gilt sowohl für das Frisch- wie für das Trockensubstanzwachstum und die Veränderung des Trockensubstanzgehaltes (Abb. 36, 42, 46, 50). Auch die Frischgewichtmaxima scheinen bei Hemisphären und Cerebellum in ganz ähnlichem Ausmasse aufzutreten, hingegen wurde für die Corpora bigemina kein Übergewicht gefunden. Im Zeitpunkt des Übergewichts sind allerdings nur zwei Exemplare analysiert worden, so dass das abweichende Verhalten der Corpora bigemina nicht als gesichert anzusehen ist, bei Hemisphären und Cerebellum ist dagegen das Übergewicht ganz klar ausgeprägt (Tab. 24).

Tabelle 24

Corvus c. corone L. Gehirn eines 52 Tage alten Jungvogels
(Abs. Gewicht und % des Adultgewichts)

	Hem		Cer		Big		Str	
	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%
Frischgewicht . .	7118	108	759	112	488	91	678	92
Trockengewicht .	1261	91	149	99	102	77	149	79
Wasser	5857	113	610	115	386	96	529	96

Für die Frischgewichtskurve wurde auch die Wachstumsgeschwindigkeit berechnet, obschon die Werte die tatsächlichen Verhältnisse bei der Lückenhaftigkeit des Materials nur annäherungsweise wiedergeben können (Abb. 37). Auch in dieser ungenauen Form ergibt die graphische

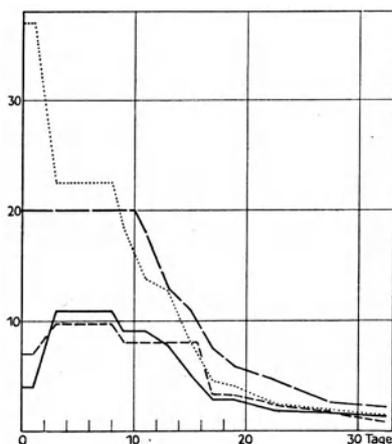


Abb. 37

Corvus c. corone L. Wachstumsgeschwindigkeit der Hirnteile, Frischgewicht. Berechnet nach ausgeglichenen Mittelwerten.

Darstellung der Wachstumsgeschwindigkeiten eine prinzipielle Übereinstimmung mit Star und Amsel sowohl im Hinblick auf den Kurvenverlauf als auf das gegenseitige Verhältnis der Hirnteile. Der Hauptunterschied liegt darin, dass die Wachstumsperiode länger ausgedehnt ist und das Wachstum infolge des geringeren Kurvengefälles gleichmässiger verteilt zu sein scheint. Der Abschnitt der höchsten Intensität, die derjenigen des Stars nicht viel nachsteht, dauert länger, und die Verzögerung schreitet weniger rasch voran. Das Kurvenbild erhält dadurch gegenüber Star und Amsel einen ausgeglicheneren Charakter, aber nur, wenn man der Berechnung der Wachstumsgeschwindigkeit die gleiche Zeiteinheit zugrunde legt. Dieses Verfahren ist aber nicht ohne weiteres selbstverständlich. Es liesse sich für die Rabenkrähe die Verwendung einer Zeiteinheit von 1.8 bis 2 Tagen begründen, die der Einheit von 1 Tag bei Star und Amsel gleichzusetzen wäre. Auf diese Weise entstünde eine Wachstumskurve, welche die Gegensätzlichkeit zwischen dem Anfangswachstum von höchster Intensität und dem rasch ab-

fallenden späteren Wachstum in noch schärferer Form verkörpern würde, als dies bei Amsel und Star der Fall ist. Wie aus dieser Betrachtungsweise besonders klar hervorgeht, haben wir es bei der Rabenkrähe nicht wie bei der Amsel mit einer einfachen zeitlichen Verschiebung einiger Wachstumsvorgänge gegenüber dem Star zu tun, sondern mit einer zeitlichen Ausweitung des Gesamtwachstums. Die grundsätzliche Übereinstimmung der drei verschiedenen Wachstumsformen ist jedoch leicht zu erkennen. Jede von ihnen könnte man zur Vergleichsform erheben, auf welche das Wachstum der beiden anderen in einfacher Weise zurückzuführen wäre.

Über den Zeitpunkt des Wachstumsabschlusses ist nichts bekannt. Vorläufig kann nur ausgesagt werden, dass am 40. pe-Tag ungefähr der gleiche Entwicklungsstand erreicht ist wie beim Star am 20. pe-Tag. Aus der Analyse eines 80tägigen Jungvogels könnte geschlossen werden, dass für das Endwachstum nicht mehr Zeit als vom Star benötigt wird, da dieses Gehirn im Trockensubstanzgehalt dem Adultzustand ebenso nahe steht wie ein gleichaltriges Starengehirn.

Der Verlauf der Proportionsverschiebungen im Krähengehirn gleicht weitgehend den beim Star beschriebenen Vorgängen (Abb. 38). Der Allometriegrad des gesamten postembryonalen Wachstums ist gegenüber dem Star etwas erhöht, doch zeigt sich beim Vergleich der einzelnen Wachstumsabschnitte, dass die Differenz auf den 1. Abschnitt (Star pe 0—5, Krähe 0—10) beschränkt ist und später das Ausmass der Formänderungen bei beiden Arten gleich gross ist (Tab. 25). Eine Bestimmung der Wachstumskonstanten lässt sich auf Grund des geringen Materials nicht durchführen.

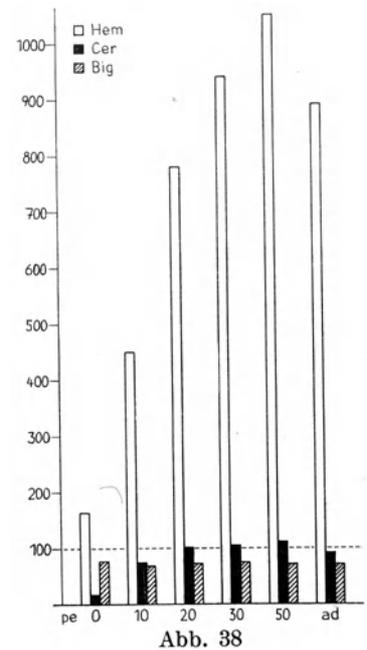


Abb. 38
Corvus c. corone L. Die Formänderungen des Gehirns. Gewicht von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina in % des Stammrestgewichts. Frischgewichte.

Tabelle 25

Passeres. Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum, Frischgewicht

Relativer Vermehrungsfaktor

	Hem	Cer	Big
<i>Sturnus</i>	3.92	4.63	0.83
<i>Turdus</i>	3.11	3.76	0.83
<i>Corvus</i>	5.45	5.40	0.94

Das relative Wachstum des Gehirns in bezug auf den Körper ist durch den Umstand bestimmt, dass bei gleichem Ausgangszustand am Schlüpftag das Gehirn der erwachsenen Krähe im Vergleich zur Körpergrösse relativ kleiner ist als das Starengehirn. Der Unterschied zwischen postembryonalem Hirn- und Körperwachstum ist somit etwas grösser (vgl. Tab. 19 und 21). Gegenüber den Zuständen bei den Hühnern verliert das Gesamthirn während des postembryonalen Wachstums aber doch sehr wenig an relativer Grösse.

III. Über die stofflichen Veränderungen der Hirnsubstanz während des Wachstums

A. Stickstoff und andere Bestandteile der Trockensubstanz

Bei der Untersuchung des Trockensubstanzwachstums des Starengehirns ergaben sich in bezug auf Verlauf und Dauer zwischen den einzelnen Hirnteilen auffällige Unterschiede. Um einige Anhaltspunkte für deren Bedeutung zu gewinnen, wurde bei einer Reihe verschieden-altriger Staren die Trockensubstanz auf ihren Stickstoffgehalt hin untersucht⁴. Dies stellt bloss einen ersten Schritt auf dem Wege dar, auf dem die rein quantitative Analyse des Wachstums weitergeführt und vertieft werden müsste.

Aus der Trockensubstanz des Gehirns lässt sich eine Vielzahl chemisch unterscheidbarer Stoffe isolieren, die in vier Gruppen zusammengefasst werden können: Proteine, Lipide, Extraktivstoffe und anorganische Bestandteile, wobei die zwei Erstgenannten die Hauptmenge ausmachen. Einzelne Stoffgruppen sind charakteristisch für bestimmte Teile des Nervengewebes. Zellkörper, Axone und Glia sind überwiegend aus Proteinen aufgebaut, die Markscheiden dagegen sind besonders reich an Lipiden, von denen einzelne nur hier vorkommen. Die Stoffanalyse vermag somit wertvolle Einblicke in den Wachstumsverlauf einzelner Gewebebestandteile zu geben, wie es W. und M. L. KOCH (1913) in ihrer Studie über das Wachstum des Rattengehirns besonders klar gezeigt haben. Eine derartige Untersuchung des Vogelgehirns steht noch aus, und auch diese Arbeit sucht lediglich eine erste Orientierung zu ermöglichen. Die Auswahl des Stickstoffanteils erfolgte aus der Überlegung, dass er verhältnismässig einfach zu bestimmen ist und dabei ein brauchbares Mass für den ungefähren Anteil der Proteine an der Trockensubstanz darstellt.

Nach RANDALL (1938) entfällt beim menschlichen Gehirn in der grauen Substanz 75% und in der weissen 67% des Gesamtstickstoffs auf Proteine, während sich die gemischten Teile intermediär verhalten. Es darf wohl angenommen werden, dass im Vogelhirn das Verhältnis des Protein- zum Nicht-Proteinstickstoff in den verschiedenen Hirnteilen ebenfalls ähnlich ist. Weil der Umrechnungsfaktor nicht bekannt ist, gebe ich das Stickstoffgewicht an und berechne nur für besondere Zwecke die nach dem Stickstoffgehalt zu erwartende Proteinmenge (p. 66).

Die Stickstoffbestimmungen wurden nach der KJELDAHL-Methode ausgeführt. In der Regel gelangten 30–50 mg Trockensubstanz zur Veraschung, wobei ich die erhaltene Lösung zu 2 parallelen Bestimmungen benutzte. Nach mehrfacher Kontrolle der Methode mittels einer Lösung von bekanntem Stickstoffgehalt ergab sich ein Fehler von $\pm 0,02$ mg Stickstoff. Es standen die Gehirne von 8 alten Staren und 31 9–170 Tage alten Jungvögeln zur Verfügung. Die vier Hirnteile wurden getrennt untersucht, also insgesamt 156 Einzelbestimmungen ausgeführt. Bei der Auswertung der gefundenen Zahlen zeigte es sich, dass der Stickstoffgehalt der Trockensubstanz auf gleicher Altersstufe nur geringen Schwankungen ausgesetzt ist. Ausgehend von diesem Befund wurden die Mittelwerte für das absolute Stickstoffgewicht nicht aus den gefundenen Einzelwerten gewonnen, die Gehirne betreffen, welche teilweise vom alterstypischen Mittelgewicht abweichen, sondern aus dem gefundenen Stickstoffgehalt der Trockensubstanz und dem mittleren Trockengewicht der gesamten Gewichtsserie (Anhang Tab. XI) berechnet. Auf diese Weise wurden Zahlen erhalten, die den Frisch-, Trockengewichts- und Wasserwerten etwas besser entsprechen, wo sie mit diesen verglichen werden. In der graphischen Darstellung wurden jedoch die gefundenen Werte ohne jede Umrechnung verwendet.

Die Ergebnisse der Stickstoffanalysen adulter Gehirne sind in Tab. 26 zusammengestellt. Alle Hirnteile enthalten auf das Frischgewicht berechnet annähernd gleichviel Stickstoff.

⁴ Herrn Privatdozent Dr. A. ZELLER und Herrn Dr. KLEIBER danke ich für ihre Hilfe bei der Ausführung dieser Untersuchungen bestens, ebenso der Direktion der Firma Bell AG., die mir in grosszügiger Weise einen Arbeitsplatz in ihrem chemischen Laboratorium überliess.

Die kleine Differenz zwischen Hemisphären und Stammrest darf nicht als gesichert gelten, während der Abstand dieser beiden gegenüber Cerebellum und Corpora bigemina signifikant erscheint. Im Einklang mit der gleichmässigen Stickstoffverteilung steht der Befund von KOCH und RIDDLE (1919), dass bei der Taube der vordere Hirnabschnitt (Hemisphären, Diencephalon und Mesencephalon) denselben Proteingehalt wie der hintere (Cerebellum und Medulla oblongata) aufweist. Daraus ergibt sich die wichtigste Folgerung, dass das Gewichtsverhältnis des Wassers zur Proteinsubstanz bei den verschiedenen Hirnteilen sehr ähnlich ist, worauf ich auf p. 67 ausführlicher eingehen werde.

Ganz anders ist das Bild, wenn die im Gehirn enthaltene Stickstoffmenge allein auf das Trockengewicht bezogen wird. Es gilt die Regel, dass sich in der Trockensubstanz eines Hirnteils um so weniger Stickstoff findet, je höher der Trockensubstanzgehalt des betreffenden Hirnteils liegt. Die Trockensubstanz erweist sich somit von ungleicher Zusammensetzung, wobei sich Stammrest und Corpora bigemina einerseits und Hemisphären und Cerebellum andererseits ziemlich nahe stehen. Aus dem geringeren Stickstoffanteil der Erstgenannten ist zu schliessen, dass sie gegenüber der zweiten Gruppe verhältnismässig weniger Proteine und dafür mehr Lipide enthalten, was v. BIBRA (1853, 1854) in bezug auf den Fettgehalt tatsächlich nachgewiesen hat. Nach seinen Untersuchungen lassen sich die Hirnteile nach steigendem Fettgehalt folgendermassen ordnen: Hemisphären, Cerebellum, Corpora bigemina, Medulla oblongata. Dies stellt gleichzeitig die Reihe mit steigendem Trockensubstanzgehalt oder abnehmendem Stickstoffgehalt dar. KOCH und RIDDLE (1919), die das Gehirn lediglich in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt trennten, erhielten bei der Taube entsprechende Ergebnisse: dem geringeren Proteinanteil im hinteren Abschnitt steht ein höherer Lipoidanteil gegenüber, während die Extractiva ungefähr gleichmässig verteilt sind. Der verschiedene Lipoidgehalt der Hirnteile ist ein Ausdruck für die ungleiche Verteilung der markhaltigen Fasern im Gehirn. Im Stammrest und in etwas geringerem Mass auch in den Corpora bigemina sind Markscheiden sehr zahlreich vorhanden, im Cerebellum finden sich bedeutend weniger und in den Hemisphären, im Vergleich zur überwiegenden Masse an Zellkörpersubstanz und marklosen Fasern, relativ am wenigsten.

Es stellt sich nun die Frage, ob die Markscheiden, die in bezug auf ihre stoffliche Zusammensetzung unter den Gewebelementen eine auffallende Sonderstellung einnehmen, auch im Wachstum von jenen abweichen. Die eigenen Untersuchungen an Gehirnen von Jung-

Tabelle 26

Sturnus v. vulgaris L. Stickstoffgehalt des Gesamthirns und der Hirnteile

		Hem	Cer	Big	Str	tot
9. pe-Tag	Stickstoff in mg	7.84	1.87	1.56	2.27	13.54
	Stickstoff in % des Frischgewichts	1.26	1.55	1.36	1.44	1.33
	Stickstoff in % des Trockengewichts	10.21	11.20	10.9	9.92	10.37
	Trockensubstanzgehalt %	12.3	13.9	12.5	14.5	12.8
adult	Stickstoff in mg	25.56	4.08	3.55	4.66	37.85
	Stickstoff in % des Frischgewichts	2.09	2.19	2.19	2.13	2.12
	Stickstoff in % des Trockengewichts	9.70	9.56	8.76	8.10	9.36
	Trockensubstanzgehalt %	21.6	23.0	25.0	26.3	22.6

vögeln können dazu allerdings nur indirekt Anhaltspunkte liefern, da sie bloss einen Hinweis auf das Wachstum der Proteinkomponente geben. Die Verteilung des Stickstoffs im Gehirn des jüngsten untersuchten Stadiums, des 9tägigen Nestlings, ist im Vergleich zum adulten Gehirn recht aufschlussreich.

Da das Gehirn noch sehr wasserreich ist, liegt der Stickstoffgehalt der Frischsubstanz bedeutend unter dem Adultwert, wobei der Vorsprung von Stammrest und Cerebellum gegenüber Hemisphären und Corpora bigemina auffällt. Die Trockensubstanz enthält ausnahmslos verhältnismässig mehr Stickstoff als später, woraus notwendigerweise ein geringerer Lipoidgehalt und ein ungleiches Wachstum der beiden Komponenten abgeleitet werden muss. Wie die relativen Vermehrungsfaktoren des Stickstoffs in bezug auf das Trockengewicht zeigen, nimmt der Stickstoff verhältnismässig weniger zu als die gesamte Trockensubstanz (Tab. 27).

Tab. 27

Sturnus v. vulgaris L. Vergleich der Stickstoff- und Trockensubstanzzunahme
Vermehrungsfaktor des Stickstoff- und Trockensubstanzgewichts (pe 9-ad):

	Hem	Cer	Big	Str	tot
ges. Trockensubstanz	3.43	2.56	2.85	2.51	3.10
Stickstoff	3.26	2.18	2.28	2.05	2.79

Relativer Vermehrungsfaktor des Stickstoffgewichts in bezug auf das Gewicht der gesamten Trockensubstanz (pe 9-ad):

	0.95	0.85	0.80	0.82	0.90
--	------	------	------	------	------

Die gleiche Erscheinung geht auch klar aus der graphischen Darstellung des Stickstoffwachstums als Funktion des Trockensubstanzwachstums hervor, wobei ganz besonderes Gewicht auf den Umstand zu legen ist, dass der Wert der Wachstumskonstante nach dem 20. Tag ausser bei den Hemisphären überall stark herabgesetzt ist (Abb. 39). Das späte Trockensubstanzwachstum scheint also namentlich auf Aufbau von Fetten und damit auf Markscheidenbildung zu beruhen. Zum relativen Stickstoffwachstum des Cerebellums ist zu bemerken, dass nach dem 20. Tag ähnlich wie bei Stammrest und Corpora bigemina die Wachstumskonstante einen geringeren Wert als vorher aufweist. Daneben schart sich auffallenderweise ein Teil der Punkte um eine Gerade im Winkel von 45° , was Isometrie bedeutet. Es handelt sich um die Stickstoffwerte zwischen dem 80. und 170. Tag, also nach Abschluss des Trockensubstanzwachstums, deren Verteilung den Bereich der individuellen Grössenvariation anzeigt. Da der Stickstoffgehalt im ausgewachsenen Organ unverändert bleibt, erfolgt die Variation proportional, und die «Wachstumskonstante», in diesem Fall besser «Gleichgewichtskonstante» genannt (HUXLEY und TEISSIER [1936]), erhält den Wert 1. Bei den Hemisphären tritt diese Erscheinung nicht deutlich hervor, weil die Wachstumskonstante sowieso nahe bei 1 liegt, Stammrest und Corpora bigemina hingegen zeigen während der ganzen untersuchten Periode fortschreitendes allometrisches Wachstum.

Dass im Gehirn des Jungvogels weniger Lipide enthalten sind, haben schon HAUFF und WALTHER (1853) nachgewiesen. Auch KOCH und RIDDLE (1919) fanden bei 45tägigen Tauben mehr Wasser und Proteine sowie weniger Lipide als im Gehirn älterer Tiere. Sie nehmen an, dass mit 3 Monaten die Myelinisation praktisch beendet sei, doch steigt der Fettgehalt noch bis zur Gruppe der ältesten, etwa 6 Jahre alten Vögel etwas an.

Am besten ist in dieser Hinsicht das Wachstum des Rattengehirns durch die Untersuchungen von W. und M. L. KOCH (1913) bekannt geworden, die wertvolle Anhaltspunkte für die Deutung

der Analysenergebnisse beim Star geben. Das Gehirn der neugeborenen Ratte unterscheidet sich vom erwachsenen Gehirn ebenfalls u. a. durch hohen Wasser- und Protein- und durch geringen Fettgehalt. Der postembryonale Vermehrungsfaktor für die gesamte Trockensubstanz beträgt 14, für die Proteine 11.7 und die Lipide 24.6. Die Lipide nehmen stets verhältnismässig stärker zu als die Proteine, und zwar wird die Differenz der Geschwindigkeiten nach dem 20. Tag erheblich grösser. Die Wachstumskonstante des Proteins weist sowohl im 1. wie im 2. Abschnitt fast denselben Wert auf, der beim Star für den Stickstoff gefunden wurde (vgl. Abb. 39 und 40). Für die sehr aufschlussreichen Unterschiede im Wachstum der einzelnen Lipide und andere Einzelheiten sei auf die Originalarbeit oder deren ausführliche Besprechung durch NEEDHAM (1931) verwiesen. Der Vergleich der chemischen Analysen mit den histologischen Tatbeständen führt die Autoren zu folgenden Ergebnissen: Bis zur Geburt wahrscheinlich wenig chemische Veränderungen, Phase der Zellteilungen, die nach der Geburt bald aufhören. Vom 1. bis 20. pe-Tag stärkstes Proto-

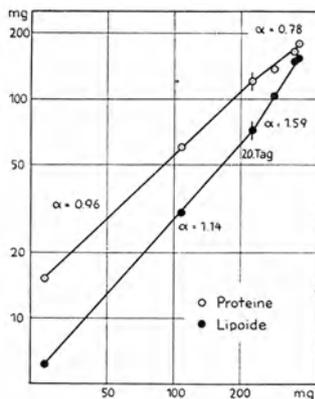


Abb. 40

Ratte. Gewicht der Proteine und Lipide des Gehirns als Funktion des Hirntrockengewichts, 0.—210. pe-Tag. Nach Werten von W. und M. L. KOCH (1913). Logarithmische Koordinaten.

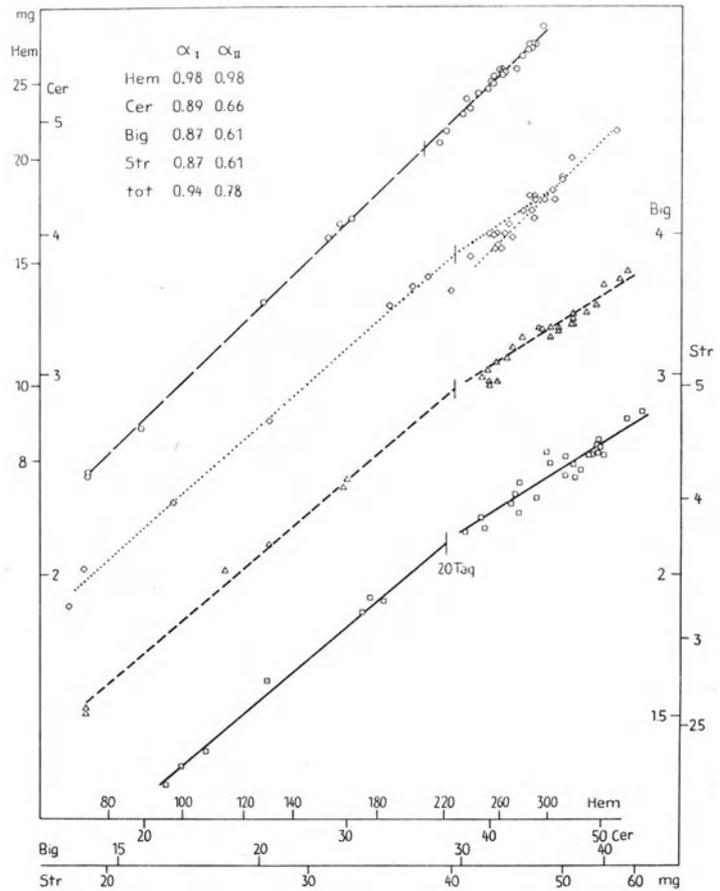


Abb. 39

Sturnus v. vulgaris L. Gewicht des Stickstoffs als Funktion des Trockengewichts, 9.—170. pe-Tag. Einzelwerte, logarithmische Koordinaten.

plasmawachstum, Auswachsen der Fasern und Grössenzunahme der Zellkörper. Nach dem 10. pe-Tag Beginn der Markscheidenbildung, die bis zum Alter von 210 Tagen andauert. Bestimmte Lipide entstehen erst in dieser Periode. Das Gehirn der erwachsenen Ratte besteht zu 88% aus Axonen und Markscheiden, auf deren Vermehrung und Aufbau die Grössenzunahme des Gehirns im postembryonalen Leben in erster Linie beruht. Besonders hervorzuheben ist, dass die Markscheidenbildung erst einsetzt, wenn die Ausbildung der übrigen Gewebestandteile weit fortgeschritten ist, und dass sie ausserdem überaus lange anhält. Sehr wahrscheinlich verhält es sich beim Star im Prinzip gleich, denn aus dem übereinstimmenden Verlauf des relativen Wachstums des Stickstoffanteils beim Star und des Proteinanteils bei der Ratte gegenüber der gesamten Trockensubstanz muss auf einen ähnlichen Verlauf des Lipidwachstums geschlossen werden.

Das Verhalten der einzelnen Hirnteile ist meines Wissens noch nie zusammenhängend untersucht worden, so dass uns hierin kein Vergleichsmaterial zur Verfügung steht. Die Ergebnisse der Stickstoffanalysen erlauben uns nun, das unterschiedliche Trockensubstanz-

wachstum der einzelnen Hirnteile etwas schärfer zu fassen. Bis dahin konnte lediglich festgestellt werden, dass das Wachstum der Hirnteile mit relativ geringem Trockensubstanzgehalt früher als bei jenen mit höherem abgeschlossen wird. Jetzt wissen wir, dass die letzteren, nämlich Stammrest und Corpora bigemina, durch einen besonders grossen Anteil an markhaltigen Fasern ausgezeichnet sind, was in stofflicher Hinsicht einen höheren Fettgehalt bedeutet. Aus der verhältnismässig geringen Stickstoffzunahme während des späteren Wachstums ist abzuleiten, dass der erhöhte Lipoidbestand vor allem in der Spätphase erreicht wird, woran sich die weitere Folgerung anschliesst, dass der Bildungsprozess der Markscheiden ausserordentlich lange anhalten muss. Über das Vogelgehirn liegen keine Beobachtungen vor ausser einer Angabe von SCHRÖDER (1911), wonach im Vorderhirn des Haushuhns im Alter von 7 Wochen die Markscheidenbildung noch längst nicht abgeschlossen ist. Die ungleiche Wachstumsdauer der Hirnteile des Stars dürften im wesentlichen im verschieden grossen Anteil an aufzubauender Myelinsubstanz begründet sein. Damit steht scheinbar der Befund im Widerspruch, dass die Stickstoffmenge bei Stammrest und Corpora bigemina noch am 170. Tag in Zunahme begriffen ist, während sie bei den Hemisphären am 80. Tag und beim Cerebellum schon am 40. Tag den Adultwert erreicht hat. Möglicherweise betrifft die spätere Zunahme in der Hauptsache Lipoidstickstoff, mit welcher Annahme die längere Dauer auch der Stickstoffvermehrung bei Stammrest und Corpora bigemina verständlich wäre.

Über den Beginn der Markscheidenbildung lässt sich auf Grund der Analysen nichts aussagen. Am 9. pe-Tag scheint der Stammrest mehr Lipoide als die anderen Hirnteile zu enthalten und somit auch mehr Markscheiden ausgebildet zu haben. Dass dies tatsächlich der Fall ist, erwies die Durchsicht mehrerer Schnittserien, deren Benutzung mir cand. phil. A. SCHIFFERLI freundlicherweise gestattete. Es ist noch auf die Sonderstellung der Hemisphären hinzuweisen, deren Stickstoffanteil an der Trockensubstanz sich während der ganzen Entwicklungsdauer fast gar nicht verändert, und schon am 9. pe-Tag einen geringeren Wert als Cerebellum und Corpora bigemina aufweist.

Zusammenfassend ist als Ergebnis der Stickstoffanalysen festzuhalten: Während des post-embryonalen Wachstums finden unter den Bestandteilen der Trockensubstanz Proportionsverschiebungen statt, derart, dass der Stickstoffanteil zurückgeht und der Lipoidanteil (nach KOCH und RIDDLE [1919], HAUFF und WALTHER [1853] u. a.) zunimmt. Daraus wird geschlossen, dass die lange über den Zeitpunkt des Ausfliegens hinaus fortdauernde Substanzvermehrung des Gehirns hauptsächlich mit der Markscheidenbildung im Zusammenhang stehe. Diese scheint bei Hemisphären und Cerebellum früher abgeschlossen zu werden als bei Stammrest und Corpora bigemina, welche letztere weit mehr markhaltige Fasern als die erstgenannten aufweisen.

B. Über den Wassergehalt

Auf Grund der Stickstoffanalysen lässt sich ein neues und einheitlicheres Bild der Wasser-Verteilung im Gehirn des Stars gewinnen. Wir gehen mit RUBNER (1923) von der Überlegung aus, dass das Wasser in erster Linie dem Eiweiss und weniger dem Fett zugeordnet ist. Beziehen wir nun den Wassergehalt allein auf das Eiweiss, so entstehen viel näher beieinanderliegende Werte als bei Berücksichtigung der gesamten Trockensubstanz. In Ermangelung direkter Eiweissbestimmungen wurde die Eiweissmenge aus dem Stickstoffgewicht durch Multiplikation mit dem Faktor 6.5 berechnet, um wenigstens in grober Annäherung Werte von der erfahrungsgemäss zu erwartenden Grössenordnung zu erhalten. Die derart ermittelten Zahlen sind zwar unter sich vergleichbar, doch kommt ihrer absoluten Grösse kein Wirklichkeitswert zu.

Der Anteil des Wassers wurde aus der Gewichtssumme des im betreffenden Hirnteil gefundenen Wassers und der berechneten Proteinmenge ermittelt. Bei dieser Berechnungsweise

ergeben Stammrest, Corpora bigemina und Cerebellum fast denselben Wassergehalt, nur die Hemisphären zeigen eine grössere Abweichung. Der höhere Wassergehalt scheint eine ganz allgemeine Eigenschaft der Hemisphären zu sein, denn nach den Angaben von RANDALL (1938) lassen sich für das menschliche Gehirn mit der iden-

tischen Berechnungsmethode ganz entsprechende Verhältnisse nachweisen: weisse Substanz, Hirnstamm und Thalamus stehen sich im Wassergehalt sehr nahe, während die Werte für das Cortexgrau 2—3% höher liegen. Das Verhältnis bleibt sich gleich, ob der gesamte Stickstoff oder nur der Proteinstickstoff berücksichtigt wird.

Während des Wachstums verändert sich der auf der Basis der Eiweissmenge ermittelte Wasser- resp. Trockensubstanzgehalt im Prinzip ähnlich wie der gewöhnliche Trockensubstanzgehalt, doch sind die Kurven der Hirnteile infolge der anderen Lage der Adultwerte gegeneinander verschoben. Da die letzteren mit Ausnahme der Hemisphären fast übereinstimmen, sind die Kurven sehr leicht zu vergleichen (Abb. 41). Im ganzen ist das Ausmass der Wassergehaltsänderung im untersuchten Wachstumsabschnitt wesentlich geringer als unter Einbeziehung der Lipide und der übrigen Trockensubstanzbestandteile, und die Unterschiede zwischen den Hirnteilen sind viel kleiner. Die Sonderstellung des Cerebellums tritt aus diesem Grunde um so deutlicher hervor, während die Hemisphären, abgesehen von einer gesamthaften Verschiebung nach unten, weniger stark von Stammrest und Corpora bigemina abweichen. Die Ähnlichkeit mit dem Kurvenverlauf des Cerebellums, auf welche im Kapitel II, p. 45, aufmerksam gemacht wurde, bleibt aber dabei bestehen. Nach dem 100. Tag gehen die Kurven völlig parallel, wobei daran zu erinnern ist, dass der Wassergehalt der Hemisphären und des Cerebellums ausschliesslich infolge von Wasserverlust, derjenige des Stammrests und der Corpora bigemina aber bei fortgesetzter Substanzzunahme abnimmt.

Das Absinken des Wassergehalts ist einer der grundlegendsten Vorgänge, die sich im wachsenden Organismus abspielen. Es scheint eine enge Beziehung zwischen dem Quellungs-zustand des Protoplasmas und der Wachstumsintensität zu bestehen, und besonders RUBNER (1923) und SCHEMINSKY (1930) zeigten an verschiedenen Objekten, dass der Wassergehalt parallel mit der Abnahme der Wachstumsintensität absinkt. RUBNER wies auch darauf hin, dass der Wassergehalt auf den fett- und aschefreien Organismus bezogen werden muss, da der Fettgehalt die Verhältnisse verschleiert. Die Beobachtungen am Starengehirn fügen sich diesen Vorstel-

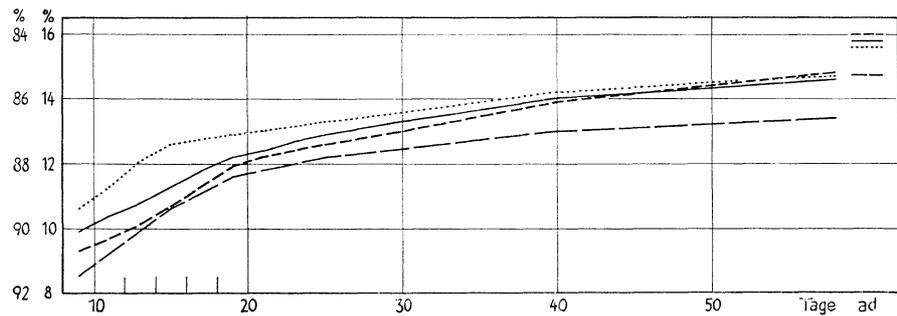


Abb. 41

Sturnus v. vulgaris L. Wasser- und Trockensubstanz- («Protein»-) Gehalt berechnet aus der Summe Stickstoffgewicht · 6.5 + Wasser. Die erste Kolonne des Ordinatenmaßstabes gibt den Wasser-, die zweite den Trockensubstanzgehalt an.

Tab. 28

Sturnus v. vulgaris L. Wassergehalt der Hirnteile

	Hem	Cer	Big	Str	tot
Bezogen auf das gesamte Frischgewicht. %	78.4	77.0	75.0	73.7	77.4
Bezogen auf das berechnete Proteinfrischgewicht. %	85.2	84.4	84.0	84.2	84.9

lungen im allgemeinen recht gut. Während der Periode der höchsten Wachstumsintensität bleibt der Wassergehalt annähernd konstant und liegt beim Cerebellum, das am stärksten wächst, am höchsten. Die Verringerung des Wasseranteils setzt jedoch schon vor der Abnahme der Wachstumsintensität ein, es ist aber vielleicht mit einer anderen Entwicklung zu rechnen, wenn der Wassergehalt allein auf die Eiweissmenge bezogen werden könnte. Vom 9. Tag an ist diese Forderung erfüllt, doch lässt sich keine für alle Hirnteile gültige Beziehung zwischen Wassergehalt und Wachstumsgeschwindigkeit auffinden. Erst der Vergleich der einander in der Wachstumsweise näher stehenden Teile führt zu dem Ergebnis, dass der langsamer wachsende Stammrest weniger Wasser als die etwas stärker zunehmenden Corpora bigemina enthält und im gleichen Sinne das wasserärmere Cerebellum langsamer wächst als die Hemisphären mit ihrem höheren Wassergehalt.

Beim Haushuhn ist die Grösse des Stickstoff- oder Proteinanteils nicht bekannt, so dass ein entsprechender Vergleich von Wassergehalt und Wachstumsgeschwindigkeit nicht durchführbar ist. Auf die bemerkenswerte Erscheinung, dass der Wassergehalt schon bei 3 Wochen alten Küken dem Adultzustand sehr nahe kommt, während das Gehirn noch nicht die halbe Endgrösse aufweist, ist bereits hingewiesen worden (p. 18).

C. Vergleich des Trockensubstanzgehalts bei den *Phasianidae* und *Passeres*

Die Stickstoffbestimmungen am Starengehirn geben uns die Möglichkeit, die Veränderungen des Trockensubstanzgehalts besser zu verstehen. Auch für die Betrachtung der Verhältnisse bei den andern Arten, deren Gehirn in dieser Hinsicht nicht untersucht wurde, lassen sich aus den beim Star erhaltenen Ergebnissen neue Anhaltspunkte gewinnen.

Die Kurven, welche die Veränderung des Trockensubstanzgehalts bei den *Phasianidae* und *Passeres* darstellen, verlaufen nach einem gemeinsamen Grundplan, und die gruppenspezifischen Modifikationen bestehen im allgemeinen nur in zeitlichen Verschiebungen (Abb. 42). Das Gemeinsame liegt im gegenseitigen Verhältnis der Kurven, diejenigen des Stammrests und der Corpora bigemina sind fast parallel, steigen in ziemlich ausgeglichenem Lauf an und nähern sich relativ spät dem Adultwert; Hemisphären- und Cerebellumkurven steigen am Anfang rascher und nähern sich früher dem Adultwert, allerdings ohne dass die völlige Angleichung vor den anderen Hirnteilen erfolgt. Am stärksten ist die anfängliche Beschleunigung beim Cerebellum ausgeprägt, das vorübergehend sämtliche Hirnteile im Trockensubstanzgehalt übertrifft, während der Stammrest dadurch eine Sonderstellung einnimmt, dass sein Trockensubstanzgehalt am frühesten anzusteigen beginnt.

Im einzelnen ist der Entwicklungstypus der *Phasianidae* gekennzeichnet durch frühes und rasches Ansteigen des Trockensubstanzgehalts. Sein Verhalten im 1. Drittel der Embryonalzeit ist nicht bekannt, im 2. scheint er nur wenig zuzunehmen und geht am Ende desselben über in die Phase der regelmässigen Zunahme. Bei den *Passeres* fällt dieser Übergang erst auf den 5./8. pe-Tag. Die Erhöhung des Trockensubstanzanteils setzt beim Hühnervogel nicht nur früher ein, sondern geht auch viel rascher vonstatten. Sie ist bis zum 10./20. pe-Tag deutlich gesteigert, was sich in einer höheren Wachstumskonstante im Verhältnis des Trocken- zum Frischsubstanzwachstum, d. h. in einer stärker positiven Allometrie des Trockensubstanzwachstums verglichen mit der folgenden Periode ausdrückt. Das Stadium, welches Huhn oder Wachtel nach 2 Wochen erreichen, findet man bei Star und Amsel erst am Ende der 4., bei der Rabenkrähe am Ende der 7. pe-Woche. Dabei besitzt das Gehirn des *Passeres* Adultgrösse, während das Wachtelgehirn die Hälfte und dasjenige des Haushuhns einen Drittel derselben aufweisen. Das Gehirn der *Phasianidae* nähert sich somit auf einem vom Endgewicht viel weiter entfernten Wachstums-

stadium dem Trockensubstanzgehalt des adulten Organs.

Es soll nun versucht werden, das Verhalten der *Phasianidae* auf Grund der in den beiden vorhergehenden Kapiteln gewonnenen Einsichten zu deuten. Die Hauptschwierigkeit liegt darin, dass einerseits eine Beziehung zwischen Wassergehalt und Wachstumsintensität besteht, andererseits im erwachsenen Gehirn eine solche zwischen Trockensubstanzgehalt und der relativen Menge markhaltiger Fasern. Zunahme der Myelinisation und Abnahme der Wachstumsintensität können sich beide in

einer Zunahme des Trockensubstanzgehalts auswirken. Die Untersuchungen SCHROEDER'S (1911) über die Entwicklung der Markscheiden im Vorderhirn des Huhns ergaben folgendes: Die Markscheidenbildung beginnt am 14. e-Tag, schreitet bis zum Schlüpftag bedeutend weiter und scheint ihren Höhepunkt in der ersten Woche nach dem Schlüpfen zu haben. Am 20. pe-Tag sind in fast allen Faserzügen Markscheiden vorhanden, aber noch lange nicht in der gleichen Zahl wie im Adulthirn. Aus den Zeichnungen ist zu entnehmen, dass auch die anderen Hirnteile schon früh, vielleicht sogar früher als die Hemisphären, dem Adultzustand sehr nahe kommen, wenn man von den Unterschieden in quantitativer Hinsicht absieht. Die beiden Vorgänge, Markscheidenbildung und Erhöhung des Trockensubstanzgehalts, zeigen im allgemeinen Verlauf eine weitgehende Übereinstimmung. Der hohe Trockensubstanzgehalt des Phasianidengehirns am Schlüpftag steht deutlich in Zusammenhang mit dem fortgeschrittenen Stadium der Markscheidenbildung, umgekehrt scheint der geringe Trockensubstanzgehalt des Gehirns der *Passeres* auf einen Rückstand in der Myelinisation zu deuten. Im Vorderhirn des Haussperlings (*Passer d. domesticus* [L.]) hat EDINGER (1904) am Schlüpftag überhaupt keine markhaltigen Fasern gefunden. Herr cand. phil. A. SCHIFFERLI, der mit der Untersuchung der Markscheidenentwicklung bei Vögeln beschäftigt ist, teilte mir mit, dass auch im Starenhirn am Schlüpftag sehr wenig markhaltige Fasern zu finden sind und eine starke Vermehrung derselben erst in der zweiten Postembryonalwoche einsetzt. Der späte Anstieg des Trockensubstanzgehalts der *Passeres* darf somit als Ausdruck eines sehr wichtigen Unterschiedes im zeitlichen Verlauf der inneren Differenzierungsvorgänge gegenüber dem Verhalten der *Phasianidae* aufgefasst werden. Das Gehirn der letzteren ist schon früh durch einen hohen Differenzierungsgrad ausgezeichnet, in Korrelation zur weitgehenden Selbständigkeit des Jungvogels, während das Gehirn des extrem abhängigen Sperlingsvogelnestlings am Schlüpftag auf einer sehr niedrigen Differenzierungsstufe steht. Im einzelnen wäre noch zu prüfen, ob der auffällige Vorsprung des Cerebellums in bezug auf den Trockensubstanzgehalt als funktionelle Anpassungserscheinung aufzufassen ist, denn er fällt bei den *Phasianidae* auf den Schlüpftag, bei den *Passeres* auf den Zeitpunkt, zu dem die Freibrüter das Nest verlassen und die Höhlenbrüter regsamer werden.

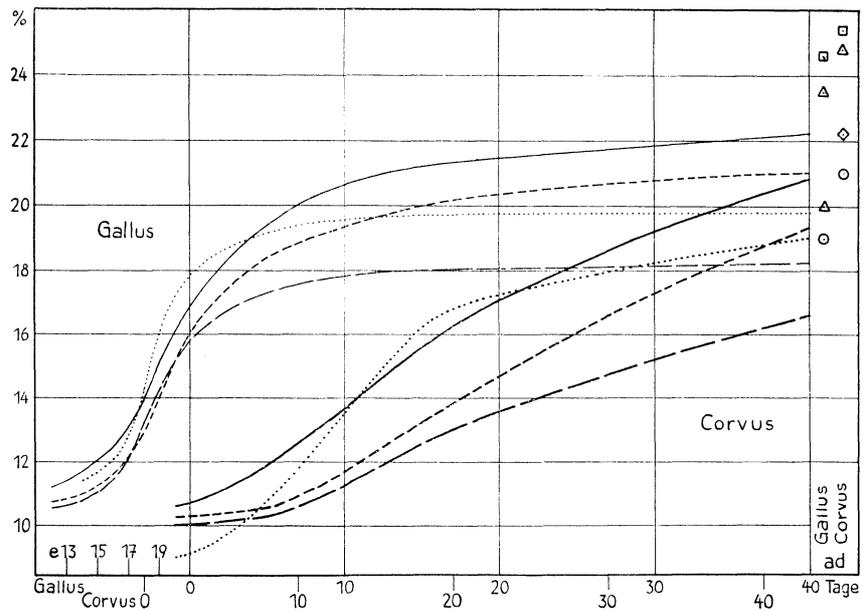


Abb. 42

Vergleich der Entwicklung des Trockensubstanzgehalts der Hirnteile von *Gallus* und *Corvus*. Die Verschiebung der Altersmassstäbe in Abb. 42 und 44 ergibt sich aus der um 3 Tage kürzeren Brutdauer von *Corvus*.

Schliesslich ist noch auf die Erscheinung hinzuweisen, dass das weit differenzierte Gehirn der *Phasianidae* nach dem Schlüpfen relativ langsam und das wenig differenzierte Gehirn der *Passeres* sehr rasch heranwächst. In dieser Wechselbeziehung von Wachstumsgeschwindigkeit und Differenzierungsgrad kommt ein ganz allgemeines Gesetz zum Ausdruck. Von verschiedenen Forschern ist nachgewiesen worden, dass Differenzierungsvorgänge mit einer Verringerung der Substanzvermehrung verknüpft sind. Da die Markscheidenbildung ein ausgeprägter Differenzierungsvorgang ist, steht ihr Ausmass möglicherweise direkt in Korrelation zur Höhe der Wachstumsgeschwindigkeit. Daraus ergibt sich eine neue Betrachtungsweise des Hirnwachstums. Bei den *Passeres* wird die Hirnsubstanz in relativ wenig differenziertem Zustand in der ersten Präjuvenilwoche in geradezu stürmischem Wachstum stark vermehrt. Der Differenzierungsgrad erfährt dabei nur geringe Änderungen und erst am Ende dieses Abschnitts beginnt die erhöhte Differenzierung, während gleichzeitig das Gewichtswachstum an Intensität abnimmt. Die Vorgänge der reinen Substanzvermehrung und der Differenzierung sind danach weitgehend gespalten. Anders bei den *Phasianidae*, wo beides nebeneinander hergeht und der Wachstumsgeschwindigkeit dadurch eine obere Grenze gesetzt ist. Das Wachstum relativ unabhängiger und deshalb mit ziemlich weit differenzierten Organen ausgestatteter Jungvögel kann danach zum vornherein nur mit geringer Intensität ablaufen.

In diesem Zusammenhang möchte ich an die Untersuchungen von SCHMALHAUSEN (1931) erinnern, der als extremes Beispiel einer Spaltung der beiden Vorgänge das Wachstum der holometabolen Insekten anführt. Die Differenzierung ist fast völlig beschränkt auf die Periode der Metamorphose und die Substanzvermehrung in der Larvenzeit ist gekennzeichnet durch konstante Wachstumsgeschwindigkeit, also dasselbe Verhalten, das auch beim Nesthockergehirn in der frühen Postembryonalzeit gefunden wurde. Diese Überlegungen und Vergleiche sind nur als Hinweise aufzufassen, denn vieles deutet darauf hin, dass die vermuteten Zusammenhänge von äusserst komplexer Natur sind. So erklärt beispielsweise BERTALANFFY (1934) die Konstanz der Wachstumsgeschwindigkeit bei den Insektenlarven auf ganz andere Weise als SCHMALHAUSEN. Vielleicht besteht aber doch die Möglichkeit, dass der von BERTALANFFY definierte Wachstumstypus nur darum in so reiner Form auftritt, weil er durch Differenzierungsvorgänge in keiner Weise modifiziert wird. An einer Beziehung zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Differenzierungsvorgang selbst ist nicht zu zweifeln, auch wenn es noch nicht gelungen ist, dafür eine exakte Formulierung zu finden.

IV. Vergleich *Phasianidae* - *Passeres*

A. Das embryonale Wachstum

Dem Vergleich des embryonalen Hirnwachstums der *Phasianidae* und *Passeres* sind einige allgemeinere Bemerkungen vorzuschicken. Bei der Untersuchung dieser Gruppen, von denen die eine weit entwickelte, relativ selbständige Junge aufweist, während bei der anderen nach einer kürzeren Brutdauer hilflose, extrem abhängige Nesthocker dem Ei entschlüpfen, muss man sich fragen, ob hier die Embryonalzeit nicht ganz verschiedene Teile des Gesamtwachstums einschliesse. Es wird darum eine unserer wichtigsten Aufgaben sein, durch eine exakte Umschreibung des Gegensätzlichen im Wachstum der *Phasianidae* und *Passeres* einen Beitrag zum Problem zu leisten, inwiefern die Schlüpfzustände der beiden Gruppen und damit die embryonalen Wachstumsprozesse vergleichbar sind und welche Stellung sie im Gesamtwachstum einnehmen. Als erster Ausgangspunkt dazu soll die weitgehende Identität der Hirnanlage und der frühen Formzustände genommen werden, wobei zu prüfen ist, wie sich spätere, gleichaltrige Stadien der Vergleichsgruppen verhalten. Weiterhin ist der Umstand in die vergleichende Betrachtungsweise einzubeziehen, dass Hirnbau und Hirngewicht der Reifformen verschieden sind. Neben der Gegenüberstellung des Abstandes vom Hirngewicht der Frühstadien ist deshalb auch derjenige vom Adultgewicht zu untersuchen. Schliesslich sind diejenigen Wachstumsvorgänge zusammenfassend darzustellen, welche als Vorbereitung des Gehirns auf die besonderen Lebensbedingungen nach dem Schlüpfen anzusehen sind. Dies führt zum Vergleich der Schlüpfzustände, also von Stadien verschiedenen Wachstumsalters, da bei gleicher Körpergrösse die Brutdauer der *Phasianidae* etwa um $\frac{1}{3}$ länger als bei den *Passeres* ist. Wenn auch in erster Linie das Hirnwachstum Gegenstand dieses Vergleiches ist, so kann dieses doch nur im Zusammenhang mit dem Wachstum des gesamten Körpers einem tieferen Verständnis entgegengeführt werden. Die Grundlagen dazu sind von PORTMANN (1942) vorgezeichnet worden, ausserdem sind in der Untersuchung von LAURA KAUFMANN (1930) über das embryonale Wachstum von Haushuhn und Taube viele wertvolle Angaben enthalten. Ein abschliessendes Urteil über Bedeutung und Stellung des embryonalen Wachstums innerhalb des gesamten Wachstumsverlaufs ist allerdings erst möglich, nachdem auch eine Übersicht über das postembryonale Wachstum gegeben worden ist.

Zuerst soll das Hirnwachstum gleichaltriger Staren- und Wachtelembryonen verglichen werden (vgl. Anhang Tab. VI und X). Vom 10.—13. Bruttag, innerhalb welcher Zeit das Hirnwachstum beider Arten bekannt ist, sind annähernd dieselben absoluten Gewichte des Gesamthirns und der Hirnteile, ähnliche Wachstumsgeschwindigkeit und gleichartige Proportionsverschiebungen zu beobachten. Ein exakter Vergleich ist allerdings bei der Unsicherheit der Zahlen für die Wachtel nicht durchführbar, doch darf wohl angenommen werden, dass Differenzen, falls solche einmal gefunden werden, gering sind. Im Vergleich zum Hühnerembryo ist beim Star der Unterschied zwischen den Wachstumsgeschwindigkeiten von Hemisphären und Stammrest geringer, da sich aber die Wachtel in dieser Hinsicht ebenfalls wie der Star verhält, ist vorläufig auch darin keine Besonderheit der *Passeres* zu sehen.

Vergleicht man Amsel und Wachtel, so geht die Übereinstimmung weniger weit. Das Amselhirn, welches rascher als das Starenhirn wächst, unterscheidet sich darin auch von der Wachtel und kommt in der Wachstumsgeschwindigkeit dem Haushuhngehirn nahe. Wieder anders liegen die Verhältnisse bei der Rabenkrähe. Ihr embryonales Hirnwachstum ist zwar nicht untersucht worden, doch kann aus dem Umstand, dass das Hirngewicht am Schlüpftag kleiner ist als bei gleichaltrigen Fasanen- oder Haushuhnembryonen, eine geringere Wachstumsgeschwindigkeit abgeleitet werden. Möglicherweise wäre die Differenz etwas kleiner, wenn gleichgrosse und nicht grössere Vergleichsarten zur Verfügung ständen.

Allgemein lässt sich aussagen, dass das embryonale Hirnwachstum der *Phasianidae* und *Passeres* bei Arten gleicher Körpergröße in gleichen Altersabschnitten sehr ähnlich verläuft. Die Wachstumsgeschwindigkeit schwankt bei beiden Gruppen innerhalb derselben Grenzen und kann im Einzelfall beim Sperlingsvogel gleich hoch, höher oder niedriger als bei der Vergleichsform sein. Wenn angenommen wird, dass auch das frühembryonale Wachstum der beiden Gruppen übereinstimmt, was mir auf Grund von Präparaten sehr wahrscheinlich vorkommt, so entspricht das embryonale Gewichtswachstum der *Passeres* weitgehend den Vorgängen in den ersten $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ der Embryonalperiode der *Phasianidae*. Aus dieser Gleichartigkeit dürfen aber nicht zu weitgehende Schlüsse gezogen werden, etwa im Sinn einer absoluten Identität der gesamten Wachstumsprozesse in der angegebenen Zeitspanne. Der Vergleich von Schnittpräparaten zeigt nämlich, dass sich Haushuhn und Amsel in Umfang und Anordnung der Hirnkerne schon früh, etwa vom 8. e-Tag an, unterscheiden lassen, was gegen eine so lange Periode paralleler Entwicklung spricht. Dieses Beispiel zeigt deutlich, wie sehr wir uns stets der Grenzen der rein quantitativen Methode bewusst sein müssen.

Ein sehr verändertes Bild entsteht, wenn die beobachteten Gewichte in ihren prozentualen Anteil am Endgewicht umgerechnet werden; das embryonale Gehirn ist zwar bei beiden Gruppen von ähnlichem Gewicht, das Adulthirn der *Passeres* aber viel schwerer. Der Vergrößerungsfaktor des adulten Starengehirns gegenüber dem adulten Wachtelgehirn beträgt für den Stammrest und die Corpora bigemina 1.35, für das Cerebellum 1.86 und für die Hemisphären 2.72. Daraus folgt, dass das embryonale Starengehirn viel weiter vom Adultzustand entfernt ist als das gleichaltrige Wachtelgehirn, wobei die Differenz bei Hemisphären und Cerebellum am bedeutendsten ist (Tab. 29).

Tab. 29

Phasianidae - *Passeres*. Hirngewicht am 13. Bruttag in % des Adultgewichts

	Hem	Cer	Big	Str	tot
<i>Coturnix</i>	13.3	12.0	35.8	27.8	19.2
<i>Sturnus</i>	5.1	4.3	23.8	19.9	8.5
<i>Turdus</i>	6.9	5.7	25.7	21.4	10.9

Aus diesen Vergleichen darf wohl in allgemeinsten Form entnommen werden, dass sich die *Phasianidae* und *Passeres* in bezug auf Hirnproportion und Hirnwachstum am Anfang mehr gleichen als später. Bevor die innere Struktur untersucht ist, lässt sich aber nicht entscheiden, zu welchem Zeitpunkt die Entwicklungswege sich endgültig scheiden. Jedensfalls tritt dies früher ein, als es auf Grund der Gewichtsverhältnisse erwartet werden müsste. Ebenso wichtig wie die prinzipielle Übereinstimmung am Anfang ist der Umstand, dass das Gehirn des frischgeschlüpften Sperlingsvogels vom Gewicht des erwachsenen Organs sehr viel weiter entfernt ist als dasjenige des gleichaltrigen Hühnervogelembryos. Diese Erscheinung tritt noch viel schärfer hervor, wenn an Stelle gleichaltriger Stadien die Entwicklungszustände am Schlüpftag verglichen werden. Bevor wir auf diesen Vergleich eintreten, sei die Untersuchung gleicher Altersstadien noch erweitert durch eine Darstellung des Hirnwachstums im Zusammenhang mit dem Wachstum der übrigen Organsysteme und des gesamten Körpers.

Der ähnlichen Wachstumsgeschwindigkeit des Gehirns bei Staren- und Wachtelebryonen steht ein sehr verschiedenartiges Körperwachstum gegenüber. Dieses schreitet beim Star im Vergleichsabschnitt fast doppelt so rasch voran, und schon am 13. e-Tag weist der Körper das Gewicht auf, welches die Wachtel am 17. e-Tag erreicht. Die Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Organe ist zwar nicht bestimmt worden, doch lassen sich aus dem Vergleich des

frischgeschlüpften Stars mit dem 13tägigen Embryo der Wachtel die wichtigsten Beziehungen leicht erschliessen. Es zeigt sich, dass ausser Hirn und Augen sämtliche untersuchten Organe (Brustapparat, Lunge, Herz, Darm, Leber, Niere) beim Star an diesem Tage sehr viel grösser ausgebildet sind und somit beträchtlich rascher aufgebaut werden müssen. Der Gegensatz zwischen Hirn- und Körperwachstum lässt sich am exaktesten durch die Wachstumskonstante und den relativen Vermehrungsfaktor darstellen (Tab. 30, Abb. 43). Die erstere gilt bei Star und Amsel für den ganzen, bei Wachtel und Fasan für den grösseren Teil des untersuchten Abschnitts der Embryonalperiode. Zur Berechnung des letzteren wurden Abschnitte

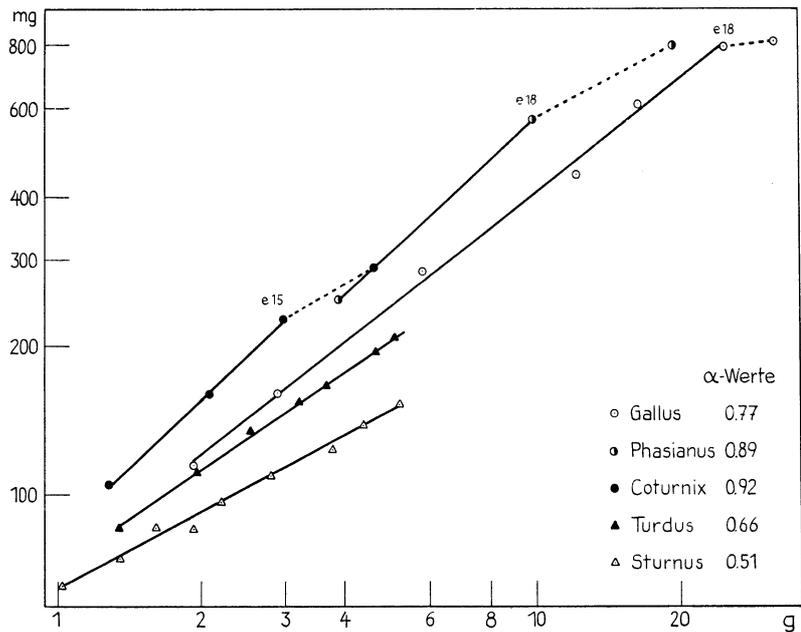


Abb. 43

Vergleichende Darstellung des embryonalen Wachstums des Gesamthirns als Funktion des Körperwachstums. Gefundene Mittelwerte, logarithmische Koordinaten.

gewählt, in denen das Körpergewicht bei allen Arten um einen möglichst ähnlichen Betrag vervielfacht wird, und die auch ähnliche Entwicklungsstadien umfassen, um wirklich vergleichbare Zahlen zu erhalten. Die Werte vom Haushuhn sind beigefügt, um die Variationsbreite der *Phasianidae* in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit zu zeigen, doch ist zu beachten, dass das Verhältnis des Hirns zum Körper atypisch ist (vgl. p. 30 u. 33). Die Unterschiede zwischen den *Phasianidae* und *Passeres* gehen aus der Tabelle klar hervor. Auch für die Rabenkrähe, deren embryonales Wachstum nicht untersucht wurde, ist das typische Sperlingsvogelverhalten zu erwarten, da am Ende der 18tägigen Embryonalzeit das Gehirn leichter, der Körper aber schwerer ist als beim gleichaltrigen Fasanenembryo.

Tab. 30

Phasianidae - *Passeres*. Vergleich des embryonalen Hirn- und Körperwachstums

Altersabschnitt	Wachstumsgeschwindigkeit		Wachstumskonstante α	Vermehrungsfaktor		Relativer Vermehrungsfaktor
	Hirn	Körper		Hirn	Körper	
10 — 13 <i>Sturnus</i>	16.9	33.5	0.50	1.67	2.72	0.61
10 — 13 <i>Turdus</i>	20.4	33.0	0.62	1.77	2.50	0.71
10 — 15 <i>Coturnix</i>	15.4	16.8	0.92	2.17	2.32	0.93
13 — 18 <i>Phasianus</i>	16.7	18.8	0.89	2.31	2.56	0.90
11 $\frac{1}{2}$ — 15 $\frac{1}{2}$ <i>Gallus</i>	21.0	(27.1)	(0.77)	2.31	(2.96)	(0.78)

Die Untersuchung gleichaltriger Embryonen ergibt somit bemerkenswerte Verschiedenheiten im Verhältnis der Geschwindigkeiten des Hirnwachstums zum Körperwachstum. Das letz-

tere verläuft bei den *Passeres* wesentlich rascher; bei kürzerer Brutdauer wird von diesen ein ebenso grosser Embryo ausgebildet wie bei den *Phasianidae* in einer um $\frac{1}{3}$ längeren. Gleich grosse Vertreter der beiden Gruppen unterscheiden sich in Eigrösse und Schlüpfgewicht der Jungen kaum. Das Gesamtwachstum ist in der Embryonalzeit beidesmal von gleicher Ergiebigkeit, der Anteil des Gehirns ist jedoch bei den *Phasianidae* bedeutender als bei den *Passeres*. Die verschiedene Stellung des Hirnwachstums innerhalb des gesamten Körperwachstums ist, wie noch gezeigt wird, für die Charakterisierung der beiden Wachstumstypen des Nestflüchters und Nesthockers von besonderer Wichtigkeit. Neben ihr erscheint die beschriebene zeitliche Parallelität des Hirnwachstums bei Star und Wachtel eine mehr zufällige Erscheinung ohne tiefere Bedeutung (vgl. p. 75), während die Gleichartigkeit des Anfangswachstums beim Gehirn, namentlich der Vorgänge der Formänderungen, ebenfalls als wesentlicher Tatbestand festgehalten werden muss.

Um weiter Anhaltspunkte für ein Verständnis dieser Verhältnisse zu gewinnen, wenden wir uns dem Vergleich der Schlüpfzustände zu und suchen im embryonalen Wachstum nach Vorgängen, die als Vorbereitung des postembryonalen, namentlich des präjuvenilen Lebensabschnittes aufzufassen sind. Die Verschiedenheit der Lebensweise nach dem Schlüpfen macht sich im Körperbau der Nestflüchter und Nesthocker deutlich bemerkbar. Nach KAUFMANN (1930) liegt beim Taubennestling das Gesamtgewicht der Organe des vegetativen Systems relativ höher als beim Hühnerküken, womit die Voraussetzung für die gesteigerte Aufnahme- und Verwertungsfähigkeit der von den Altvögeln überaus reichlich gespendeten Nahrung geschaffen ist. Noch drastischer kommt dieser Gegensatz zum Ausdruck, wenn man mit PORTMANN (1942) das relative Darmgewicht wildlebender Hühnervögel mit demjenigen von Sperlingsvögeln entsprechender Körpergrösse vergleicht. *Columbae* und *Passeres* verhalten sich zwar sehr ähnlich, hingegen weist das domestizierte Haushuhn ein grösseres relatives Darmgewicht als seine Verwandten auf. Noch viel mehr werden beim Vergleich von Huhn und Taube die Unterschiede im relativen Hirngewicht verwischt, welche bei den *Phasianidae* und *Passeres* so auffällig hervortreten. Sie sind zwar von KAUFMANN bemerkt worden, aber erst PORTMANN hat die grundsätzliche Bedeutung dieses Gegensatzes erkannt. Er deutet das relativ geringe Hirngewicht der *Passeres* am Schlüpftag als Kompensationserscheinung zum erhöhten Darmgewicht, erzwungen durch die begrenzte Menge der im geschlossenen System des Eis enthaltenen Nährmaterials.

Die unterschiedlichen Organproportionen können auf zweierlei Art verwirklicht werden, entweder durch verschiedene Grösse der Organanlage oder durch verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit. KAUFMANN (1930) fand bei Huhn und Taube für Gehirn und Darm entsprechende embryonale Wachstumsgeschwindigkeiten und schliesst deshalb auf unterschiedliche Anlagegrösse. Wenn auch mit dieser Möglichkeit gerechnet werden muss, ist doch darauf hinzuweisen, dass die Intensitätsunterschiede in der Zeit vor dem 5. e-Tag, was nicht untersucht wurde, liegen könnten. Die Allgemeingültigkeit, welche KAUFMANN ihrer Feststellung beimisst, ist jedoch aus anderen Gründen in Frage gestellt. Wie die Untersuchung des Hirnwachstums ergeben hat, sind verschieden grosse Arten nicht ohne weiteres vergleichbar und ausserdem sind die Wachstumsprozesse beim Huhn infolge der Domestikation erheblich modifiziert (bei der Taube liegen dafür keine Anzeichen vor). Meine Untersuchungen ergaben im Gegensatz zu KAUFMANN deutliche gruppentypische Verschiedenheiten in der Wachstumsgeschwindigkeit homologer Teile. Ein direkter Vergleich des Hirnwachstums ist infolge des rascheren Gesamtwachstums der *Passeres* nicht am Platz. Wird die relative Betrachtungsweise eingeführt, so ergibt sich bei den *Phasianidae* ein nur wenig hinter dem Körperwachstum zurückbleibendes Hirnwachstum, bei den *Passeres* aber eine wesentliche Differenz. Das Verhalten des Darms ist nicht untersucht worden.

Die hohe Geschwindigkeit des embryonalen Wachstums ist zwar ein wesentliches Kennzeichen der *Passeres*, stellt aber nicht ein generelles Nesthockermerkmal dar. So wächst bei-

spielsweise der Embryo von *Micropus m. melba* (L.) langsamer als der Wachtelembryo, wie nach der langen Brutdauer angenommen werden muss, während das relative Hirn- und Darmgewicht am Schlüpftag dem typischen Nesthockerzustand entspricht (PORTMANN [1942]). Dieses Beispiel zeigt ausserdem, dass das Zurückbleiben des Gehirns bei den *Passeres* nicht einfach eine Folge der verkürzten Brutdauer sein kann. Bezeichnend für das embryonale Wachstum der Nesthocker ist nicht eine bestimmte Gesamtintensität, sondern die geschilderte Besonderheit im Wachstumsverhältnis der einzelnen Organe zueinander und zum Gesamtkörper.

Die Wesensverschiedenheit des Nestflüchter- und Nesthockerzustandes am Schlüpftag lässt sich auf Grund der Gewichtsverhältnisse allein nur zum Teil fassen. Wenn auch in der unterschiedlichen Ausbildung von Hirn und Darm ein überaus tiefer Gegensatz gegeben ist, steht diesen beiden Organen doch eine Mehrzahl von anderen gegenüber, welche in beiden Gruppen nahezu dieselben Gewichte aufweisen. Es sind dies Brustapparat, Herz, Leber, Niere und Auge, auch die Gesamtmuskulatur mit dem Skelett ist bei den Nesthockern nur wenig schwächer ausgebildet. Sehr wahrscheinlich unterscheiden sich diese Organe aber im Differenzierungsgrad. Aus dem Verhalten des Jungvogels sowie aus den Anforderungen, welche an die Leistungsfähigkeit des Körpers und der einzelnen Organe gestellt werden, lässt sich ableiten, dass der Stoffwechsel- und Betriebsapparat wohl bei den *Phasianidae* und *Passeres* einen ähnlichen, Bewegungs- und Orientierungsapparat bei den ersteren aber einen bedeutend höheren Differenzierungsgrad erreichen. In bezug auf den Trockensubstanzgehalt stehen fast alle Organe der frischgeschlüpften Wachtel dem Adultzustand näher als beim Star; dem Schlüpfzustand des Stars entsprechen die Verhältnisse beim 13tägigen Wachtelembryo.

Aus allen diesen Beobachtungen folgt, dass die *Phasianidae* während der Embryonalperiode an gesamter Frischsubstanz ebensoviel, an Trockensubstanz jedoch mehr aufbauen als die *Passeres* und die Gewebedifferenzierung allgemein weiter fortschreitet. Die Wachstumsintensität ist dabei geringer, die Entwicklungsdauer länger. Die *Passeres* unterscheiden sich vom Hühnertypus ausser den genannten allgemeineren Eigenschaften durch einseitige Förderung des Betriebs- und Stoffwechselapparates, vor allem des Darms, während andere Organsysteme zurückbleiben, was im besonderen Masse das Gehirn und die Hauptsinnesorgane trifft. Die wesentlichen Richtlinien zur Einordnung des Hirns in die Wachstumsprozesse des Gesamtkörpers sind damit gegeben, und es soll nun das embryonale Hirnwachstum im einzelnen dargestellt werden.

Die embryonale Entwicklung der *Phasianidae* hat die Ausgestaltung eines relativ selbständigen Jungvogels zu leisten. Dies verlangt bereits am Schlüpftag ein ausgeglichenes Organ-system, das in mancher Hinsicht dieselbe Leistungsfähigkeit wie beim Altvogel aufweisen muss. Die Proportionen im inneren und äusseren Bau entsprechen zwar noch lange nicht dem Adultzustand, worauf später (p. 87 f.) eingegangen werden soll, hier sei allein das Verhalten des Gehirns untersucht. Dieses nimmt dadurch eine besondere Stellung ein, als sein Gewicht am Schlüpftag in Prozenten des Adultgewichts ausgedrückt dasjenige sämtlicher übriger Organe weit übertrifft, nur die Augen kommen ihm in dieser Beziehung nahe. Im Vergleich zu seiner Körpergrösse ist der junge Hühnervogel mit einem ganz aussergewöhnlich grossen Gehirn ausgestattet. So beträgt der Hirnanteil am Schlüpftag bei der Wachtel das 7fache, beim Fasan das 13fache des Adultwertes. Auf der Suche nach einer Erklärungsmöglichkeit für das hohe jugendliche Hirngewicht wurde zunächst geprüft, ob sich dieses nicht einfach auf Grund der von DUBOIS (1897) formulierten gesetzmässigen Beziehung zwischen Hirn- und Körpergrösse ergeben muss. Berechnet man mit dem für die Hühnervögel typischen Cephalisationsfaktor 6—7 (K·100) und dem Relationsexponenten 0.56 das Hirngewicht für Tiere von der Körpergrösse frischgeschlüpfter Küken, so zeigt es sich, dass das Hirngewicht der letzteren etwa doppelt so gross als das berechnete ist. Diese Auffassung führt also nicht zu einer Erklärung ihres bedeutenden Hirn-

gewichts.⁵ Auf eine zweite Deutungsmöglichkeit führt die Beobachtung, dass das relative Hirngewicht in jedem Entwicklungsgang am Anfang am höchsten und am Ende am geringsten ist. Der Zustand am Schlüpftag kann als ein frühes Stadium dieses Vorganges betrachtet werden. Gegen ein solches passives Zustandekommen des hohen Hirngewichts spricht aber ganz klar der Schlüpfzustand des Nesthockers, so dass eine andere Deutung versucht werden muss. Ausgehend von der hohen Komplexität der Hirnstruktur kann man die Auffassung vertreten, dass beim Hirn die Ausbildung einer annähernd adultwertigen Leistungsfähigkeit erst möglich wird, wenn eine bestimmte, gegenüber den anderen Organen sehr hohe Minimalgrösse erreicht ist.

Noch mehr als im Gesamtgewicht ist das Hühnergehirn am Schlüpftag in den Proportionen der Teile dem Adultzustand genähert. Die Ausbildung eines relativ grossen und im Bau ziemlich ausgeglichenen Hirns steht in klarer Korrelation zu der selbständigen Lebensweise des Jungvogels; der Zustand am Schlüpftag stellt in diesem Sinne ein erstes Ziel dar, auf welches die embryonalen Wachstumsvorgänge ausgerichtet sind. Schwieriger zu entscheiden ist die Frage, inwiefern die Differenzen, welche noch im Entwicklungszustand der Teile bestehen, als Anpassungserscheinungen an die funktionellen Bedürfnisse des Jungvogels zu deuten sind. Überblickt man den Gesamtablauf des Wachstums und nimmt die Allometrie der Teile als zum vornherein gegeben an, so bezeichnet der Schlüpftag eine Stelle vor dem völligen Ausgleich des Systems und vermittelt den Eindruck eines nahezu, aber doch nicht ganz fertigen Zustandes. Der Entwicklungsvorsprung des Stammrests und der Corpora bigemina ist auf früheren Stadien viel grösser, was im gleichen Sinne für den Rückstand von Cerebellum und Hemisphären gilt. Auf den Schlüpftag hin wird offensichtlich ein rascher Ausgleich herbeigeführt, was besonders auffällig im Wachstumsverlauf des Cerebellums ausgeprägt ist. Dass der von der frühesten Anlage an bestehende Vorsprung des Stammrests auch funktionell von Bedeutung sein kann, ist auf Grund dieser Betrachtungsweise, die vom reinen Formvergleich ausgeht, nicht ausgeschlossen. Im gleichen Sinne kann das Wachstum der Hemisphären auf verschiedene Weise gedeutet werden. Ihre Eigenart besteht darin, dass sie lange Zeit den grössten Abstand vom Endgewicht aufweisen und die bedeutendste Änderung der Hirnform nach dem Schlüpfen bewirken. Dies kann mit dem ausgeprägt progressiven Charakter dieses Hirnabschnitts in Zusammenhang gebracht werden; sein Entwicklungsweg ist gegenüber dem Primärzustand als verlängert zu betrachten, was sich in der Individualentwicklung auswirken könnte. Gleichzeitig ist der Jungvogel wohl mehr auf den Besitz der vollen Stammrestfunktionen angewiesen als auf fertig ausgebildete Hemisphären. Einen Sonderfall stellt der Schlüpfzustand der Wachtel dar, die gegenüber Huhn und Fasan durch einen grösseren Rückstand der Hemisphären hinter den anderen Hirnteilen auffällt. Das Hirngewicht ist bei dieser kleinen Form im Verhältnis zum Körper besonders hoch, und bei dem beschränkten Vorrat an Nährmaterial im Ei kann vielleicht die Gewichtssteigerung des Hirns nicht gleichmässig durchgeführt werden. Im Gegensatz zu Fasan und Haushuhn zeigt die Wachtel in ihren Hirnproportionen am Schlüpftag eine deutliche Bevorzugung der funktionell wichtigeren Hirnteile.

Schliesslich ist noch an die bereits geschilderte Entwicklung des Trockensubstanzgehalts zu erinnern. Der Anstieg beginnt viel früher als bei den *Passeres*, und am Schlüpftag ist er in allen Hirnteilen bedeutend höher als bei diesen, so dass das Phasianidengehirn auch in dieser Hinsicht dem Adultzustand näher steht. Der hohe Trockensubstanzgehalt deutet auf einen fortgeschrittenen Zustand der Gewebedifferenzierung, namentlich der Markscheidenbildung, und verdient aus diesem Grunde hervorgehoben zu werden. Dem Vorsprung von Cerebellum und Stammrest entspricht wohl auch ein Vorsprung im Differenzierungsgrad, was leicht in Einklang

⁵ Zu dieser Untersuchungsweise ist zu bemerken, dass die Verwendung des Relationsexponenten 0.25 als «ontogenetischer Exponent» nicht zu rechtfertigen ist, ebenso wie die Berechnung des Cephalisationsfaktors von Jungtieren, dessen Wert nicht dem an Alttieren gewonnenen entspricht. (Vgl. die Kritik von KAPPERS [1936] an ANTHONY [1928].)

mit den funktionellen Erfordernissen zu bringen wäre. Diese Feststellung ist interessant als Hinweis auf die Unabhängigkeit von Differenzierungsgrad oder Trockensubstanzgehalt und relativem Entwicklungsstand in bezug auf den Endgewichtanteil, welcher beim Cerebellum geringer als beim Stammrest ist. Sie bildet damit eine Stütze für die formale Betrachtungsweise des Grössenwachstums und mahnt zur Zurückhaltung bei der funktionellen Auslegung von Unterschieden der Hirnteile im Endgewichtanteil.

Im gesamten erweist sich das Phasianidengehirn am Schlüpftag in Formzustand und Trockensubstanzgehalt als weit fortgeschritten, obschon der Abstand vom Endgewicht noch beträchtlich ist. Die wichtigsten Bildungsprozesse dürften am Ende der Embryonalzeit abgeschlossen sein.

Wie gross der Gegensatz zwischen Hühner- und Sperlingsvogelgehirn am Schlüpftag ist, zeigt der Vergleich der Abb. 44, 45 und 46, der Tab. 31 und VI und X im Anhang. Das Gehirn der *Passeres* ist nicht einfach kleiner, sondern steht in jeder Beziehung auf einem früheren Entwicklungsstadium. Darauf weisen nicht nur das absolute Gewicht, der Trockensubstanzgehalt und die Hirnproportionen, sondern auch der Wachstumsverlauf selbst.

Tab. 31

Phasianidae - Passeres. Gewicht der Hirnteile in % des Stammrestgewichts
am Schlüpftag

	Hem	Cer	Big
<i>Sturnus</i>	142	18	89
<i>Coturnix</i>	180	53	80

Die Gewichtsverhältnisse der Hirnteile verschieben sich bei den *Phasianidae* und *Passeres* besonders am Anfang nach dem gleichen Prinzip, ob dabei die Gewichte der Hirnteile auf das Gewicht des Totalhirns, des Adulthirns oder des Stammrests bezogen werden. Greift man das relative Wachstum von Hemisphären und Cerebellum, bezogen auf ihr Adultgewicht, heraus, so findet man auf frühen Embryonalstadien übereinstimmend ein grösseres relatives Hemisphärgewicht, während später das Cerebellum infolge seines rascheren Wachstums die Hemisphären erreicht und übertrifft. Der Kreuzungspunkt liegt bei der Wachtel am 13.—14., beim Haushuhn am 17. e-Tag, beim Star am 1. und bei der Amsel am 2. pe-Tag, allgemein bei den *Phasianidae* stets in der Embryonalperiode und bei den *Passeres* erst nach dem Schlüpfen. Einer ähnlichen zeitlichen Verschiebung unterliegt auch die Zunahme des Trockensubstanzgehaltes. Der Zustand mit dem charakteristischen Vorsprung des Cerebellums, den die Wachtel am Schlüpftag erreicht, findet sich ganz ähnlich auch beim Star, aber erst am 15. pe-Tag. Ein Teil der Hirnentwicklung, die bei den *Phasianidae* im Ei verläuft, ist somit beim Star in die Präjuvenilzeit verlegt. Diese Feststellung ist unbedingt zu beachten, wenn auf Grund der Gewichtsverhältnisse am Schlüpftag der Wachstumsertrag und das Ausmass der Proportionsverschiebungen in der postembryonalen Phase berechnet und mit den Werten der *Phasianidae* verglichen werden. Dadurch, dass auf jüngeren Wachstumsstadien Hemisphären und Cerebellum gegenüber Stammrest und Corpora bigemina viel mehr im Rückstand sind als später, ergeben sich bei den *Passeres* allein infolge des verschiedenen Entwicklungsstandes für die beiden erstgenannten Teile relativ höhere Vermehrungsfaktoren als für die letzteren. In der gleichen Richtung wirkt sich aber auch die Vergrösserung des Hemisphären- und Cerebellumanteils im Adulthirn der *Passeres* auf die Vermehrungsfaktoren aus, so dass diese einen zusammengesetzten Wert darstellen. Der durch den ungleichen Entwicklungsstand bedingte Anteil kann weitgehend eliminiert werden, wenn die Berechnungen nicht von den Schlüpfzuständen, sondern von vergleichbaren Entwicklungsstadien ausgehen (Tab. 32).

Tab. 32

Phasianidae-Passeres. Vermehrungsfaktoren des Hirnfrischgewichts

		Hem	Cer	Big	Str	tot
<i>Coturnix</i>	0—ad	3.6	2.7	2.1	2.3	2.9
	13—ad	7.5	8.3	2.8	3.6	5.2
<i>Sturnus</i>	0—ad	19.7	23.3	4.2	5.0	11.8

Da die Zahlen für die Wachtel nur auf zwei Exemplare zurückgehen, gibt diese Zusammenstellung nur die Grössenordnung. Sie zeigt, dass die Differenz der auf den Schlüpftag berechneten Vermehrungsfaktoren von Wachtel und Star bei Hemisphären und Cerebellum mehr und bei Stammrest und Corpora bigemina weniger als zur Hälfte durch das höhere Endgewicht beim Star, im übrigen durch den ungleichen Entwicklungsstand am Schlüpftag bedingt ist. An Hand dieses Beispiels gewinnt man einen Einblick in die Schwierigkeiten des abschnittweisen Vergleichs der Hühner- und Sperlingsvogelontogenesen, die nicht nur auf verschiedene Endzustände gerichtet sind, sondern sich auch in der Verteilung der Wachstumsvorgänge auf den embryonalen und postembryonalen Abschnitt grundsätzlich unterscheiden.

B. Der zeitliche Verlauf des Wachstums

Überblickt man den gesamten Verlauf des Hirnwachstums nach den Schlüpfen, so heben sich die *Passeres* von den *Phasianidae* ab durch höhere Wachstumsintensität und höhere Gesamtergiebigkeit, die letztere bedingt durch das relativ geringere Anfangs- und relativ grössere Endgewicht. Die Kurven des Frischgewichts steigen viel rascher als bei den *Phasianidae* zum Adultwert empor und verlaufen ausser beim Stammrest über ein charakteristisches Maximum (Abb. 44). Die Kurven des Trockengewichtwachstums ergeben bis zur ersten Annäherung an den Adultwert in bezug auf den Steigungsgrad ein ähnliches Bild, während der Zuwachs der letzten 10—20% so langsam vor sich geht, dass der Abschluss des Wachstums kaum früher als bei den *Phasianidae* eintritt. In drastischer Weise kommt die Verschiedenheit der beiden Wachstumstypen zum Ausdruck, wenn man den Übergang des spätembryonalen Wachstums zum postembryonalen untersucht. Bei den *Phasianidae* nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit im gleichen oder sogar verstärkten Masse weiter ab wie in der Embryonalzeit und sinkt bald auf einen sehr geringen Wert. Bei den Sperlingsvögeln steigt die Wachstumsgeschwindigkeit der Hemisphären und des Cerebellums stark an, diejenige der Corpora bigemina verändert sich nicht und nur der Stammrest wächst etwas langsamer als im Ei. Der sprunghafte Anstieg der Wachstumsintensität nach dem Schlüpfen und die mehr als eine Woche dauernde Konstanz derselben trägt deutlich den Charakter eines abgeleiteten, sekundären Verhaltens. Zu dieser Auffassung kommt man nicht nur auf Grund des Vergleichs mit dem Verlauf des Phasianidenwachstums, sie folgt auch aus verbreiteten theoretischen Vorstellungen über das Wachstum. Exponentiales Wachstum, wie es bei den *Passeres* bis zum 7. pe-Tag vorkommt, findet sich bei Wirbeltieren nur in der frühen Embryonalzeit als generell verbreiteter Wachstumstypus (SCHMALHAUSEN, 1927 b). Nach dieser allerfrühesten Phase, die beim Hühnchen etwa bis zum 4. Bruttag dauert, sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit in der Regel kontinuierlich ab. In diesem früh einsetzenden Abfall der Geschwindigkeit sehen fast alle Autoren eine Grundeigenschaft des Wachstums; auf dieser Auffassung haben in neuerer Zeit BERTA-

LANFFY (1934) und SCHMALHAUSEN (1927a, 1929) ihre Wachstumstheorien aufgebaut. Zahlreiche Gründe sprechen für die Richtigkeit dieses Gedankens. Es ist wohl kein Zufall, dass das Wachstum des Huhns dem theoretisch abgeleiteten Idealwachstum sehr nahe und dasjenige der *Passeres* diesem sehr fern steht. Deren postembryonal exponentiales Hirnwachstum ist aufzufassen als ein gegenüber der Hühnernorm andauernd gesteigertes Wachstum. Es

liegt nicht in meiner Absicht, über diese kurzen Andeutungen hinaus in die Diskussion der allgemeinen Wachstumsprobleme einzutreten, weshalb die weitere Auswertung des Materials in dieser Richtung unterbleiben soll.

Bei der vergleichenden Betrachtung der Wachstumskurven homologer Hirnteile treten die Ähnlichkeiten im allgemeinen Verlauf stärker hervor als die ebenfalls vorhandenen bedeutsamen Unterschiede. Die prinzipielle Gleichartigkeit ergibt sich aus der nach demselben Grundbauplan gestalteten Endform und der Identität der frühembryonalen Bildungsprozesse. Wie am Beispiel des Hühnerembryos ausgeführt wurde, wird der Stammrest am grössten angelegt, Hemisphären und Corpora bigemina relativ klein und das Cerebellum am kleinsten. Am 9. Bruttag beim Huhn und etwas früher beim Star ist ein wichtiges Zwischenstadium erreicht; Stammrest und Corpora bigemina sind gemessen an ihrem Endgewicht viel weiter entwickelt als Hemisphären oder gar Cerebellum. Von da an wachsen die ersteren während der ganzen Zeit des intensivsten Wachstums weniger rasch als die letzteren und ihr Wachstumsertrag liegt entsprechend niedriger. Im einzelnen wächst der Stammrest des Huhns stets etwas stärker als die Corpora bigemina, was auch für den Star, mit Ausnahme der Zeit vom 8.–20. pe-Tag, gilt. Das Cerebellum übertrifft längere Zeit die Hemisphären an Wachstumsgeschwindigkeit, beim Huhn bis zum 20. pe-Tag und bei Star und Amsel bis zum 6. pe-Tag, sinkt dann aber später bis zu den Werten von Stammrest und Corpora bigemina oder noch tiefer hinab, welcher Zustand beim Huhn etwa am 40., beim Star am 18. pe-Tag erreicht ist. Ein klares Bild dieser Verhältnisse geben die Kurven, welche auf Grund der in Prozente des Adultgewichts umgerechneten Gewichte entworfen wurden (Abb. 22, 23, 33, 44). Als besonders bezeichnend ist der Wachstumsverlauf des Cerebellums hervorzuheben, das nacheinander Hemisphären, Stammrest und Corpora bigemina überholt. Die Hemisphärenwerte steigen erst in der Spätphase über diejenigen von Stammrest, Corpora bigemina und Cerebellum, wie aus dem Beispiel von Star und Amsel hervorgeht. Bei den Hühnervögeln ist der Verlauf des letzten Formausgleichs noch nicht genau bekannt.

Im Rahmen der gruppentypischen Sonderentwicklungen können diese Grundvorgänge als Ganzes einmal mit hoher, einmal mit geringer Intensität ablaufen und verschieden auf den Wachstumsweg verteilt werden, auch kommen geringe Verschiebungen innerhalb des Systems vor. Auf diese Verhältnisse wird im Abschnitt über das relative Wachstum genauer eingegangen.

Anhangsweise sei erwähnt, dass das langsame, wenig ergiebige Wachstum von Stammrest und Corpora bigemina und das rasche, viel ertragreichere von Hemisphären und Cerebellum in der späteren embryonalen und in der postembryonalen Zeit zusammengefasst nicht nur beim

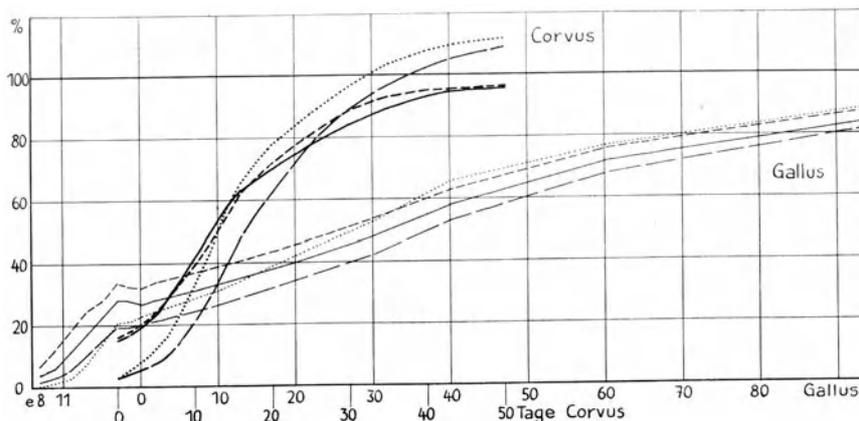


Abb. 44

Das Frischgewichtwachstum der Hirnteile von *Gallus* und *Corvus* in Prozenten ihres Adultgewichts. Nach gefundenen (e-Wachstum) und ausgeglichenen (pe-Wachstum) Mittelwerten.

Vogel vorkommt. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen bei der Ratte (STEWART [1918], SUGITA [1917]) und beim Menschen (DUNN, 1921) vor. Die Zahlen sind natürlich nicht unmittelbar vergleichbar, leiten sich aber doch von einem entsprechenden Gegensatz der embryonalen und adulten Hirnproportionen her. Das Kleinhirnwachstum ist bei Säugern und Mensch ebenfalls vorübergehend ausserordentlich stark beschleunigt und übertrifft in diesen Stadien sämtliche Hirnteile an Wachstumsgeschwindigkeit. Die Angaben über Säuger sind noch zu spärlich, als dass sichere Anhaltspunkte für die Festlegung von Unterschieden gegenüber den Vögeln gewonnen werden könnten. Da mir auch keine Arbeit über das Hirnwachstum der Reptilien bekannt ist, kann im Wachstumsverlauf des Vogelgehirns eine Ausscheidung der speziell vogeltypischen Züge von den allgemein amniotenmässigen nicht vorgenommen werden.

C. Die Formänderungen des Gehirns

Auf die ausführliche Darstellung der im Laufe des Wachstums ablaufenden Formverschiebungen wurde in dieser Arbeit besonderer Wert gelegt. Die Vergleichs- und Darstellungsarten weichen in mancher Hinsicht von den allgemein üblichen Methoden ab und sollen deshalb noch einmal kurz begründet werden, nachdem ihr Anwendungsbereich nun überblickt und ihre Brauchbarkeit besser beurteilt werden kann.

Das relative Gewicht eines Hirnteils wird nicht wie gewöhnlich auf das Gewicht des Gesamthirns, sondern eines Hirnteils, des Stammrests, bezogen, wodurch zunächst einmal vermieden wird, dass der verglichene Teil in der Vergleichsnorm selbst enthalten ist. Die Wahl des Stammrests als Vergleichsnorm geht auf die ersten Versuche zurück, die bei Hühner- und Sperlingsvögeln einen geringeren Unterschied im Stammhirn- als im Hemisphärenwachstum ergeben hatten (PORTMANN und SUTTER, 1940). Da sich das Gehirn adulter Hühner- und Sperlingsvögel, gleiche Körpergrösse vorausgesetzt, im Gewicht des Stammrests (und der Corpora bigemina) am wenigsten unterscheidet, ist zum vornherein ein ähnlicher Wert für den Gesamtertrag des Stammrestwachstums gegeben. Weiterhin zeigt dieses unter allen Hirnteilen den regelmässigsten Verlauf, insbesondere macht es bei den *Passeres* weder die postembryonale Steigerung der Wachstumsintensität mit, noch überschreitet es im Frischgewicht den Adultwert. Bei nahe verwandten Arten kann das Stammrestwachstum völlig übereinstimmen, und Unterschiede bei den anderen Hirnteilen heben sich dann von der gemeinsamen Norm überaus klar ab. Mit zunehmendem Abstand der Wachstumstypen wird bei den Vergleichsformen auch der Wachstumsverlauf des Stammrests immer unähnlicher, aber in geringerer Masse als bei den anderen Hirnteilen. PORTMANN (1942) hat diese Methode weiter ausgebaut und wendet sie in etwas abgeänderter Form auf den Vergleich adulter Gehirne an.

Das auf den Stammrest als Vergleichsnorm bezogene relative Wachstum wird nach der Methode von HUXLEY (1924) untersucht, erweitert durch die Einführung des „relativen Vermehrungsfaktors“, welcher ein Mass für die im Vergleichsabschnitt vollzogenen Formveränderungen ist. Die Wachstumskonstante α von HUXLEY, welche das Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten des Teils y zur Norm x darstellt, gibt Art und Verlauf der Formverschiebung an. Das Ausmass der Formverschiebung hängt ausser vom Verhältnis der Geschwindigkeiten auch von der Wachstumsdauer ab, die im relativen Vermehrungsfaktor beide enthalten sind. Er bildet das Verhältnis der Vermehrungsfaktoren des Teiles y zur Norm x , gleichzeitig auch das Verhältnis des Endformquotienten $\left(\frac{y_2}{x_2}\right)$ zum Anfangsformquotienten $\left(\frac{y_1}{x_1}\right)$.

Aus der im vorhergehenden Kapitel formulierten prinzipiellen Übereinstimmung der *Phasianidae* und *Passeres* in bezug auf den allgemeinen Wachstumsverlauf homologer Hirnteile folgt,

dass auch die Grundvorgänge der Formänderung gleichartig verlaufen müssen. Auf frühen Embryonalstadien ist der Stammrest grösser als die anderen Teile zusammengenommen. Corpora bigemina und Hemisphären sind von ähnlichem Umfang und relativ klein, das Cerebellum noch viel kleiner. Die Corpora bigemina vergrössern ihr relatives Gewicht bis zum 9. e-Tag (Haushuhn) ausserordentlich rasch, steigen über das Stammrestgewicht hinaus und erreichen ein Maximum. Während des ganzen späteren Wachstums sinkt ihr relatives Gewicht im Falle des einfacheren Wachstumstypus allmählich zum Adultwert herab. Das Cerebellum bildet am Anfang einen auffallend geringen Anteil am Gesamthirn und verlässt den Formzustand der einfachen Platte relativ spät (7.—8. e-Tag beim Huhn). Erst dann beginnt die charakteristische Phase seines alle Hirnteile an Intensität übertreffenden Wachstums und der raschen Vergrösserung des relativen Gewichts. In der Postembryonalperiode tritt ein Maximum auf, das den Stammrestwert überschreiten kann. Die Hemisphären erreichen den hohen Adultwert in kontinuierlichem Anstieg; sie wachsen stets rascher als der Stammrest, während das Cerebellum in den späteren postembryonalen und die Corpora bigemina fast während der ganzen Wachstumsperiode mit Ausnahme des frühesten Abschnitts langsamer als dieser wachsen. Damit sind die allgemeinsten Vorgänge skizziert, durch welche die Umbildungsweise der Anfangsform in die Endform bestimmt wird.

Die Besonderheiten der einzelnen Gruppen betreffen namentlich das Ausmass der relativen Zu- oder Abnahme, bedingt durch die Verschiedenheit der Endform, die zeitliche Verteilung auf die einzelnen Wachstumsabschnitte und das Auftreten zusätzlicher Minima und Maxima im Verlaufe der relativen Gewichtskurven (vgl. Abb. 12, 13, 29, 38). Bei der vergleichenden Untersuchung des allometrischen Wachstums erweisen sich die Unterschiede im Ausmass der Formverschiebung von besonderer Wichtigkeit. Sie dürfen als Anhaltspunkt für den Funktionswert des Gehirns verglichen mit dem Adulttypus betrachtet werden, denn solange die Hirnform noch stark verändert wird, kann eine funktionelle Adultähnlichkeit nicht verwirklicht sein. Gleicher Allometriegrad liegt vor, wenn der relative Vermehrungsfaktor in vergleichbarer Zeiteinheit denselben Wert ergibt.

Im Hirnwachstum der *Phasianidae* lassen sich, wie im speziellen Teil ausgeführt ist, in bezug auf den Allometriegrad drei Stufen erkennen. Die erste wird am Schlüpftag erreicht. Zu ihr führt ein hochgradig allometrisches Wachstum, welches auf die Bildung einer bereits weitgehend adultähnlichen Hirnform gerichtet ist. Nachdem am Schlüpftag oder 2—3 Tage vorher die hauptsächlichsten Proportionsverschiebungen abgeschlossen sind, nimmt der Allometriegrad sprunghaft ab. Sowohl in den Wachstumskonstanten wie in den relativen Vermehrungsfaktoren wird der Abstand zum Wert 1 des isometrischen Wachstums verringert, wobei die Differenz bei den Hemisphären und beim Cerebellum, die im Verhältnis zu den anderen Hirnteilen noch zu klein sind, am bedeutendsten ist. Darin bereitet sich in den ersten drei Wochen nach dem Schlüpfen eine bedeutsame Wandlung vor, indem das Cerebellum sehr rasch heranwächst und zwischen dem 20. und 40. pe-Tag seine maximale Grösse gegenüber dem Stammrest erreicht. Auch das relative Hemisphärgewicht rückt in dieser Periode dem Adultgewicht beträchtlich näher, so dass etwa am 20.—30. pe-Tag (beim Haushuhn) der Abstand zwischen dem Formzustand des jugendlichen und adulten Gehirns im Vergleich zum Schlüpftag um einen wesentlichen Schritt verringert ist. Im juvenilen Abschnitt, etwa vom 20.—30. pe-Tag an, geht unter schwach positiv allometrischem Wachstum der Hemisphären und schwach negativ allometrischem des Cerebellums (vom 40. pe-Tag an beim Huhn) und der Corpora bigemina das Juvenilorgan ganz allmählich in den Formzustand des erwachsenen Hirns über.

Das Gehirn der *Passeres* steht am Schlüpftag in bezug auf das Gewicht und die Grössenverhältnisse der Teile auf einem Stadium, welches die *Phasianidae* nach dem zweiten Drittel der Embryonalperiode erreichen, so dass ein Teil der Wachstumsprozesse, besonders der Proportionsverschiebungen, welche bei den *Phasianidae* im Ei verlaufen, hier in die Postembryonal-

periode verlegt ist. In der Embryonalzeit ist in entsprechenden Entwicklungsabschnitten, im zweiten Drittel der Embryonalzeit bei Phasianiden und in der zweiten Hälfte bei Sperlingsvögeln, ungefähr derselbe Allometrie-grad festzustellen. Dieser Befund muss überraschen, wenn man bedenkt, dass das Gehirn der erwachsenen *Passeres* relativ grösser und die Grössendifferenz der Teile, besonders zwischen Hemisphären und Stammrest viel bedeutender ist, sich also für das Gesamtwachstum zum vornherein ein höherer Allometrie-grad ergibt. Die erwartete Abweichung vom Verhalten der *Phasianidae* ist erst nach dem Schlüpfen zu beobachten: Gleichzeitig mit der Intensitätssteigerung des Gesamtwachstums wird der Allometrie-grad stark erhöht, was seinen Ausdruck sowohl in den Werten des relativen Vermehrungsfaktors als der Wachstumskonstanten findet. Namentlich die relative Grösse der Hemisphären und des Cerebellums steigt ausserordentlich rasch an: das sind die Hirnteile, welche gegenüber dem Hühnervogelgehirn in besonderem Masse vergrössert sind. Der Allometrie-grad des Hirnwachstums erreicht bei den *Passeres* in der frühen Präjuvenilzeit einen Wert, der weit über dem embryonalen Allometrie-grad der *Phasianidae* liegt. Die Steigerung ist darum so auffallend, weil die sichtbar auf die spezielle Form des Sperlingsvogelgehirns bezogenen Formverschiebungen erst im Schlüpfmoment einsetzen und so auf eine relativ kurze Zeitspanne zusammengedrängt sind. Auf Grund dieses Verhaltens gewinnt man den Eindruck, dass im Gegensatz zum geschlossenen embryonalen System mit beschränkter Baustoffmenge das offene System nach dem Schlüpfen im Falle des extrem abhängigen Ontogenesetypus den Wachstumsvorgängen einen weit grösseren Spielraum lässt. Das stark allometrische Wachstum dauert bei der Amsel bis zum 9., beim Star bis zum 13. und bei der Rabenkrähe bis zum 25.—30. pe-Tag. Sucht man bei Hühnervögeln nach dem Zeitpunkt, von welchem aus das Wachstum in derselben Zeiteinheit einen ähnlichen Allometrie-grad wie bei den *Passeres* nach den oben genannten Alterstagen aufweist, so ist dies beim Fasan nach dem 10. pe-Tag und beim Haushuhn nach dem Schlüpfstag der Fall. Um den Unterschied voll zu bieten, müssen diese Zahlen mit denen der Rabenkrähe verglichen werden, welche in der Grössenordnung des Körpergewichts Huhn und Fasan am nächsten steht.

Tab. 33

Phasianidae - Passeres. Vergleich des Allometrie-grades des postembryonalen Hirnwachstums
Relativer Vermehrungsfaktor

Altersabschnitt	Corvus				Phasianus				
	pe	Hem	Cer	Big	(Str) ¹	Hem	Cer	Big	(Str) ¹
0—10		2.75	4.42	0.91	(2.68)	1.15	1.21	0.95	(1.35)
10—20		1.75	1.36	1.05	(1.73)	1.08	1.05	0.96	(1.27)
20—30		1.20	1.05	1.04	(1.19)	1.07	1.03	0.98	(1.21)
30—40		1.06	1.00	0.96	(1.11)				

¹ Zum Vergleich ist der Vermehrungsfaktor des Str angegeben.

Die Gegenüberstellung von Fasan und Rabenkrähe führt zu dem bemerkenswerten Ergebnis, dass bei der Rabenkrähe der Abschnitt des hochgradig allometrischen Wachstums länger dauert als beim Fasan, nämlich 18 e- und 30 pe-Tage, insgesamt 48 Entwicklungstage gegenüber 24e- und 10 pe-, also total 34 Entwicklungstagen beim Fasan. Der stark allometrische Abschnitt überwiegt bei der Rabenkrähe nicht nur nach der absoluten Dauer, sondern erstreckt sich auch auf einen viel grösseren Teil der Entwicklungsleistung, wie aus den Zahlen hervorgeht, die das Gewicht am Ende dieses Abschnittes in Prozenten des Adultgewichts angeben:

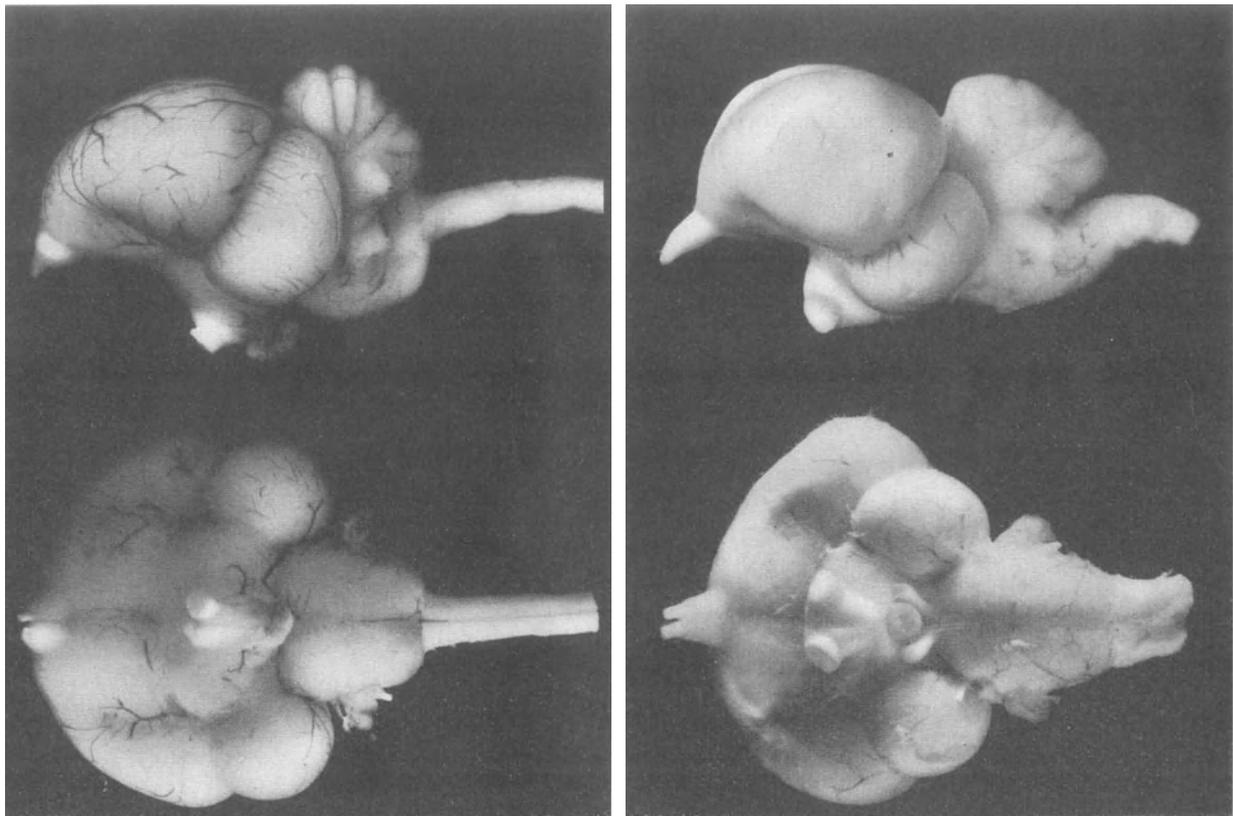
Frischgewicht	<i>Corvus</i> 90 %	<i>Phasianus</i> 31 %
Trockengewicht	„ 64 %	„ 27 %

Im einzelnen verläuft das allometrische Wachstum der Sperlingsvögel nicht so einfach wie bei den Hühnervögeln. Die Gliederung in drei und mehr Allometrieabschnitte mit jedesmaliger Änderung der Wachstumskonstante, die grössere Differenz zwischen den Wachstumsgeschwindigkeiten der Hirnteile, die Erscheinung des Übergewichts und die verschieden lange Dauer des Trockensubstanzwachstums haben zur Folge, dass die Formverschiebungen ein überaus kompliziertes Bild aufweisen. In den relativen Gewichtskurven treten ausser dem embryonalen Maximum der Corpora bigemina und dem postembryonalen des Cerebellums, in der Postembryonalperiode weitere Minima und Maxima hinzu. Ob in der Aufeinanderfolge der einzelnen Allometrieabschnitte zwischen den Vergleichsarten ausser den zeitlichen Verschiebungen wirklich grundsätzliche Unterschiede bestehen, kann erst an einem grösseren Vergleichsmaterial entschieden werden. Ohne Entsprechung bei den *Phasianidae* scheint die vorübergehende positive Allometrie der Corpora bigemina gegenüber dem Stammrest zu sein.

* * *

Die vergleichende Betrachtung des Hirnwachstums ist nun so weit geführt worden, dass sich vom Wesen der Wachstumsvorgänge bei Hühner- und Sperlingsvögeln in mancher Hinsicht eine genauere Vorstellung gewinnen lässt und der Versuch unternommen werden kann, die wichtigsten Züge im Zusammenhang darzustellen.

Das Hirnwachstum der *Phasianidae* ist deutlich in drei Etappen gegliedert, die mit den drei wichtigsten Lebensabschnitten zusammenfallen: der Embryonalzeit, der Präjuvenilphase bis zur Erreichung der Flugfähigkeit und der daran anschliessenden Juvenilphase. Der Schlüpfstag bringt die tiefgreifendste Umstellung der Lebensweise und stellt nicht umsonst auch die wichtigste Stufe des Hirnwachstums dar. Auf diesen Zeitpunkt hin stehen die wesentlichsten Bildungsvorgänge kurz vor ihrem Abschluss, und das Gehirn des frischgeschlüpften Kükens kommt dem Adultzustand in den Grössenverhältnissen der Teile ziemlich nahe. Noch sind Hemisphären und Cerebellum relativ klein und weist der Trockensubstanzgehalt typisch jugendliche Werte auf, wenn er auch in der Embryonalzeit ein bedeutendes Stück des Entwicklungsweges zurückgelegt hat. Das Gewicht des Gesamthirns ist 3—5 mal kleiner als das Endgewicht, was im Vergleich zum Schlüpfgewicht des Gesamtkörpers, das 20—60 mal kleiner ist als beim Altvogel, eine auffallend weitgehende Annäherung an den Adultzustand bedeutet. Der Hirnanteil am Schlüpfstag ist 7—13 mal grösser als beim Altvogel. Während in der Embryonalzeit die Lebensweise im präjuvenilen Abschnitt vorbereitet wird, ist das präjuvenile Wachstum im wesentlichen auf die Entwicklung der vollen Flugfähigkeit, mit der zugleich die Lösung vom Altvogel einhergehen kann, gerichtet. Dieses Ereignis tritt bei den hier untersuchten Hühnervögeln im Alter von 2—5 Wochen ein. Im präjuvenilen Abschnitt vollzieht sich als wichtigster Fortschritt eine sehr starke Zunahme des Trockensubstanzgehalts fast bis zur Erreichung des Adultwertes, und eine weitere, gegenüber später deutlich beschleunigte Annäherung der Hirnform an den Endzustand. Speziell der Cerebellumanteil wird stark vergrössert und überschreitet am Ende des Abschnitts den Adultwert, während die Hemisphären, ebenfalls bezogen auf den Stammrest, noch einen geringeren Anteil als später bilden. Die Adultähnlichkeit hat damit einen Grad erreicht, der von einem wachsenden Organ wohl kaum überschritten werden kann. Das Endgewicht beträgt jetzt noch das 2—3fache, womit der beträchtliche Umfang der Substanzvermehrung im juvenilen Abschnitt bezeichnet ist. Das Wachstum ist dabei auf eine längere Zeit verteilt und besteht hauptsächlich in einer gleichmässigen Vergrösserung des bereits voll tätigen Organs. Nach dem Eintritt der Flugfähigkeit unterscheidet sich der Jungvogel in der Lebensweise kaum mehr vom Altvogel, woraus eine annähernd funktionelle Adultwertigkeit des Gehirns abgeleitet werden kann, was mit dem Befund über dessen Formzustand im Einklang stehen würde.



a

b

Abb. 45a und b

Gallus gallus L. Gehirn eines frischgeschlüpften und eines erwachsenen Vogels, Lateral- und Ventralansicht. a) 3.5mal, b) 2mal vergrößert.

Das Hirnwachstum der *Passeres* ist in ähnlicher Weise wie bei den *Phasianidae* deutlich auf die Herstellung eines ersten relativ ausgeglichenen Stadiums gerichtet, das zu einem Zeitpunkt erreicht wird, wenn Bewegung und Orientierung einsetzt, die Flugfähigkeit aber noch nicht voll entwickelt ist. Es muss aber jetzt schon betont werden, dass diese erste Wachstumsetappe nicht ohne weiteres der gleichbenannten der *Phasianidae* gleichgesetzt werden darf. Sie dauert bei der Amsel bis zum 9., beim Star bis zum 13. und bei der Rabenkrähe bis zum 25./30. pe-Tag, umfasst somit die gesamte Embryonalperiode und den grösseren Teil der Präjuvenilzeit.

In der Embryonalzeit bleibt das Gehirn, wohl in Kompensation zum gesteigerten Darmwachstum (PORTMANN 1942) im Vergleich zu den *Phasianidae* zurück und steht am Schlüpftag auf einem von der Endform sehr weit entfernten Formzustand (vgl. Abb. 45 und 46). Der Trockensubstanzgehalt entspricht noch den embryonalen Verhältnissen, und das absolute Gewicht stellt erst den 10. bis 20. Teil des Endgewichts dar.

Die hauptsächlichste Aufbauarbeit wird (abgesehen von der nicht berücksichtigten frühembryonalen Periode) in jeder Hinsicht in der Präjuvenilzeit geleistet. Dabei wird eine Phase fast reiner Substanzvermehrung bei konstanter Wachstumsgeschwindigkeit und extrem hohem Allometriegrad von einer Phase abnehmender Geschwindigkeit und zunehmenden Differenzierungsgrades abgelöst. Das Ergebnis am Ende des Abschnittes steht im Hinblick auf den Trockensubstanzgehalt und die Ähnlichkeit mit der adulten Hirnform dem Entwicklungsstand des Hühnervogelgehirns am Schlüpftag nahe, unterscheidet sich von diesem aber grundlegend durch den viel geringeren Abstand vom Endgewicht, das bloss das 1.3—1.7fache beträgt, und weiterhin

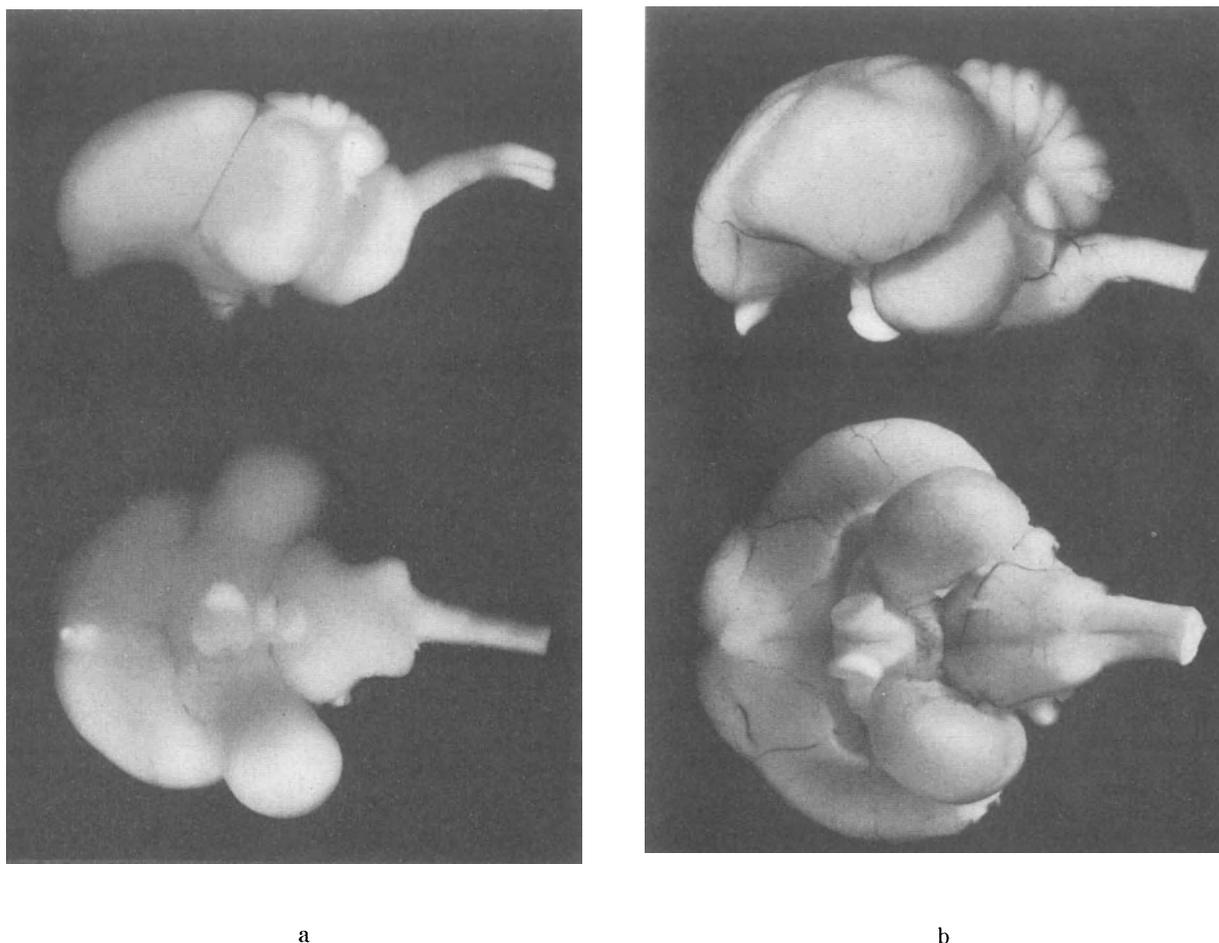


Abb. 46 a und b

Turdus m. merula L. Gehirn eines frischgeschlüpften und eines erwachsenen Vogels, Lateral- und Ventralansicht. a) 5mal, b) 3mal vergrößert.

durch den hohen, den Adultwert bereits übersteigenden relativen Cerebellumanteil. Das wichtigste Kriterium zur zeitlichen Festlegung der ersten Ausbildungsstufe bildet der Abschluss des stark allometrischen Wachstums. In der Folge verändert sich die Hirnform nicht mehr stark, doch dauert es noch lange, bis der adulte Formzustand ganz hergestellt ist. Eine scharfe Unterteilung dieser Periode auf Grund der Formverschiebungen ist nicht möglich, immerhin scheint der Zeitpunkt des Ausfliegens in mancher Hinsicht auch im Hirnwachstum deutlich zu werden. Folgende Vorgänge erfahren ungefähr zwischen dem 16. und 20. pe-Tag bei der Amsel und zwischen dem 18. und 23. pe-Tag beim Star eine Änderung: das in der Frischsubstanz enthaltene Wasser erreicht sein maximales Gewicht (mit Ausnahme der Hemisphären), die Intensität des Trockensubstanzwachstums sinkt auf einen sehr geringen Wert hinab, die Trockensubstanz zeigt eine Verlangsamung der Zunahme, und das Wachstumsverhältnis des Stickstoffs zur Trockensubstanz wird am 21. pe-Tag im Sinne einer relativen Verminderung der Stickstoffzunahme verschoben. Wenn diese Vorgänge auch zeitlich nicht genau zusammenfallen und es sich hauptsächlich um graduelle Veränderungen handelt, ergibt sich doch aus deren Häufung eine deutliche Umstellung der Wachstumsvorgänge ungefähr zu Beginn des Flüggezustandes. Das Endgewicht des Gesamthirns ist dann von der Frischsubstanz ganz und von der Trockensubstanz zu $\frac{4}{5}$ erreicht.

In die Juvenilphase fällt der letzte Teil der Trockensubstanzvermehrung, wobei Stammrest und Corpora bigemina einen grösseren Zuwachs und eine längere Wachstumsdauer als

Hemisphären und Cerebellum aufweisen. Ausserdem wird die Menge des Wassers vermindert, und beide Vorgänge zusammen bewirken eine allmähliche Erhöhung des Trockensubstanzgehalts. Der Adultzustand ist beim Star im Alter von 9 Monaten erreicht. Das juvenile Gehirn ist zu erkennen am geringeren Trockensubstanzgehalt und an den gegenüber dem Adultgehirn im Frischgewicht absolut und im Trockengewicht relativ (zum Stammrest) grösser ausgebildeten Hemisphären und Cerebellum, was mit dem starken Übergewicht der Frischsubstanz und dem früheren Abschluss des Trockensubstanzwachstums dieser Hirnteile zusammenhängt.

Einen Einblick in die Entwicklung der Hirnfunktion verschaffen die Untersuchungen von TINBERGEN und KUENEN (1939) und HOLZAPFEL (1939) über den Sperrinstinkt der Amsel und des Stars. Bis zum 9. oder 10. pe-Tag erfolgt die Auslösung durch ziemlich unspezifische Reize, und der Jungvogel sperrt senkrecht in die Höhe. Nachdem der Lidverschluss vom 5. bis 7. pe-Tag gelöst worden ist und einige Tage später die Augen offen gehalten werden, tritt eine wichtige Wandlung ein: vom 11.—13. Tag an sperrt der Nestling gegen den fütternden Altvogel, er ist also der Orientierung und der Orientierungsbewegung mit dem Hals fähig. In diesem Alter beginnt allgemein eine grössere Regsamkeit, bei vielen Arten verlassen die Jungvögel das Nest, wobei sie allerdings weiterhin von den Altvögeln in bezug auf die Futterbeschaffung abhängig bleiben und nur schlecht fliegen können. Die jungen Staren fangen vom 14. pe-Tag an zum Flugloch der Nisthöhle zu klettern und den Alten das Futter dort abzunehmen. Die Art der Futterabnahme wird mit zunehmendem Alter weiter differenziert, bis einige Tage nach dem Ausfliegen, bei einzelnen Arten erst nach einer mehrwöchigen Führungszeit durch die Altvögel, das Sperren vom Picken abgelöst und damit der Übergang zur selbständigen Nahrungsaufnahme vollzogen wird.

Der Entwicklungsgang des Sperrinstinkts lässt deutlich zwei Wendepunkte erkennen, das Einsetzen der Orientierungshandlung und der Abbau und Ersatz des Sperrrens durch eine neue Verhaltensweise. In den Abschnitten zwischen diesen Ereignissen bleibt die Verhaltensweise nicht stationär, sondern erfährt eine zunehmende Reifung und Differenzierung. Der Phase der allein durch die Schwerkraft gesteuerten Orientierung der Sperrbewegung entspricht im Hirnwachstum die Phase intensivster Substanzvermehrung und höchsten Allometriegrades. Mit dem Einsetzen der optischen Steuerung, die auch an den muskulären Bewegungsmechanismus höhere Ansprüche stellt, fällt das Ende des extrem allometrischen Abschnitts des Hirnwachstums zusammen. Man kommt somit auf Grund dieser Verhaltensanalyse zu einer Gliederung der präjuvenilen Wachstumsperiode, die mit der vom Grössenwachstum abgeleiteten weitgehend übereinstimmt. Bei beiden ist der erste Wendepunkt zeitlich genauer festgelegt als der zweite. Sehr aufschlussreich ist das überaus einfache, gegen aussen in jeder Beziehung blinde Verhalten am Anfang, was einer minimalen Leistung des Gehirns gleichkommt, wie man es bei einem so intensiv und allometrisch wachsenden Organ erwarten kann. Einen verhältnismässig ausgeglichenen Formzustand und fortgeschrittenen Differenzierungsgrad verlangt dagegen die eigentliche Aufnahme der Beziehungen zur Umwelt, welcher Schritt durch den Beginn der optischen Orientierung angezeigt wird.

Die wesentlichste Eigenart der Sperlingsvögel gegenüber den Hühnervögeln liegt wohl in der beschleunigten Ausbildung eines nicht nur in der Form, sondern auch in der Grösse dem Adultzustand sehr nahe stehenden Hirns auf den Zeitpunkt des Ausfliegens hin. Während das Hühnervogelgehirn in der Juvenilzeit beträchtlich vergrössert wird, ist das beim Sperlingsvogel in viel geringerem Masse der Fall und betrifft nur die Trockensubstanz. In welchem Zusammenhang diese Befunde einzuordnen sind, lässt sich noch nicht mit Sicherheit angeben. Angesichts des auffallend hohen Hirngewichts frischgeschlüpfter Hühnervögel wurde die Vermutung ausgesprochen, dass das Gehirn erst dann annähernd adultwertige Funktionen ausüben könne, wenn ein bestimmter, relativ hoher Bruchteil des Endgewichts aufgebaut ist. Im Anschluss daran kann weiter angenommen werden, dass diese Minimalgrösse mit steigender Komplikation des Organs

zunimmt und zuletzt mit der Endgrösse zusammenfällt. Das späte Selbständigwerden der Sperlingsvögel erscheint dann als Ausdruck der hohen Organisationsstufe ihres Gehirns.

Es ist noch eine andere Beziehung zu beachten. Mit der Erreichung der Flugfähigkeit ist nicht allein das Gehirn, sondern der gesamte Körper nahezu fertig ausgebildet, eine Feststellung, die ganz allgemein für die Nesthockerentwicklung gilt. Man kann dabei als ausschlaggebend den Umstand betrachten, dass die Ausbildungsweise des Flugmechanismus von Anfang an auf die Gewichtsverhältnisse des Adultkörpers abgestimmt ist. Die Wachstumsprozesse, welche zur Herstellung dieses Zustandes führen, verlaufen in einer Weise, welche die psychische und körperliche Selbständigkeit vor Erreichen der Flugfähigkeit zum vornherein ausschliesst. Angesichts dieser wechselweisen Verknüpfung von Hirn- und Körperwachstum hält es schwer, die mit der Organisationshöhe des Gehirns zusammenhängenden Bedingtheiten des Wachstumsverlaufs klar zu erkennen. Einige Ansätze dazu soll der Abschnitt über das Hirnwachstum der Taube (p. 91 f.) bringen.

D. Das gesamte Körperwachstum

Die vergleichende Betrachtung des Hirnwachstums einiger *Phasianidae* und *Passeres* liess erkennen, dass die Wachstumsvorgänge stufenweise auf den ersten Beginn der Orientierungs- und Bewegungsfunktionen, auf den Eintritt der Flugfähigkeit und auf die Erreichung des Endzustandes abgestimmt sind. Die ersten beiden Stufen werden während des Heranwachsens zur Endgrösse bei den *Phasianidae* relativ früh, bei den *Passeres* spät ausgebildet, wobei der Aufbau des Körpers bei den ersteren langsam, bei den letzteren sehr rasch voranschreitet. Im einzelnen verlaufen die Wachstumsvorgänge bei den Vergleichsgruppen sehr verschiedenartig.

Die Verschiedenheiten im Hirnwachstum der *Phasianidae* und *Passeres* sind nur in Zusammenhang mit der Eigenart ihres Körperwachstums zu verstehen. Es soll darum in einem knappen Überblick das Wachstum der anderen Organsysteme unter besonderer Beachtung der Wechselbeziehungen zum Hirn dargestellt werden, um auch von dieser Seite das Bild des Hirnwachstums ergänzen zu können. Die Grundlagen zu dem Vergleich der beiden Ontogenesentypen geben in allen wesentlichen Punkten die Untersuchungen von PORTMANN (1938, 1942). Seine Angaben über das Körperwachstum lassen sich jetzt in verschiedener Hinsicht genauer fassen, nachdem das auf dem hiesigen Institut gesammelte Material erheblich angewachsen ist. Die ausführliche Belegung der gewonnenen Einsichten übersteigt allerdings den Aufgabenkreis dieser Arbeit, aus dem gleichen Grunde wird auch auf Vollständigkeit in der Darstellung verzichtet und nur eine enge Auswahl der für unsere Fragestellung wichtigsten Daten geboten, die in den Diagrammen Abb. 47 und 48 zusammengestellt sind.

Phasianidae

Bei den *Phasianidae* ist die erste Stufe am Schlüpftag erreicht. Sie ist ausgezeichnet durch gut ausgebildete Bewegungs- und Orientierungsfähigkeit und Selbständigkeit in bezug auf die Nahrungsaufnahme, es fehlt aber noch das Flugvermögen, und die Jungen sind auf Wärmezufuhr und allgemeine Beaufsichtigung durch den Altvogel angewiesen. Dieser Zustand dauert 2—5 Wochen und ist als präjuvenile Phase von der späteren juvenilen Wachstumsperiode abzutrennen. Mit der Erreichung dieser Stufe sind die wichtigsten Schritte zur Annäherung an die Adultorganisation getan, namentlich was die späteren Formbildungs- und Differenzierungsprozesse anbelangt, welche in der Embryonalzeit weit gefördert werden. Das postembryonale Wachstum unterscheidet sich vom embryonalen durch geringere Intensität und geringeren Allometriegrad, wie schon am Beispiel des Gehirns ausführlich dargelegt worden ist. Bis zum Eintritt der Flugfähigkeit ergeben sich jedoch für das letztere noch einige wesent-

liche Formveränderungen, die deutlich auf die Dauer der präjuvenilen Phase beschränkt erscheinen. Das gleiche ist bei einigen anderen Organen der Fall. Der Anteil der Verdauungs- und Exkretionsorgane am Körpergewicht steigt beispielsweise beim Fasan ziemlich stark an, und noch viel mehr wird der Anteil des Brustapparates in Zusammenhang mit der Vorbereitung der Flugfähigkeit vergrößert. Ähnliche Vorgänge hat LATIMER (1925 b) vom Haushuhn beschrieben, sie sind aber bei domestizierten Formen weniger klar ausgeprägt.

Im allgemeinen ist in der präjuvenilen Phase das Wachstum etwas intensiver als später, und der Allometriegrad ist höher, es geschehen sogar Proportionsverschiebungen, die eine Entfernung vom Adultzustand darstellen, wie bei der relativen Vergrößerung von Darm, Leber und Nieren.

Mit Eintritt in den juvenilen Abschnitt kann der Jungvogel fliegen und ist in der Regel nicht mehr vom Altvogel abhängig. Sein Körper hat zu diesem Zeitpunkt erst den 10.—20. Teil (bei Fasan und Huhn) des Endgewichts erreicht. Der Beginn dieser Wachstumsperiode fällt ungefähr mit dem letzten Wendepunkt im relativen Wachstum der Organe zusammen: dem Übergang der Verdauungs- und Exkretionsorgane von positiver zu negativer Allometrie, demselben Vorgang innerhalb des Gehirns beim Cerebellum und der starken Herabsetzung der positiven Allometrie des Brustapparates. Die Proportionsverschiebungen zielen direkt auf die Verwirklichung des Adultzustandes, sind auf eine lange Zeit verteilt und auf die Zeiteinheit berechnet von kleinem Ausmasse. Sie bestehen in der Verringerung des Anteils von Hirn und Augen, von Darm, Leber und Nieren, von Lunge und Herz, wobei die beiden erstgenannten am stärksten, die beiden letzten am wenigsten abnehmen. Eine relative Vergrößerung erfährt der Brustapparat und ganz allgemein die Muskulatur, während der Anteil von Skelett und

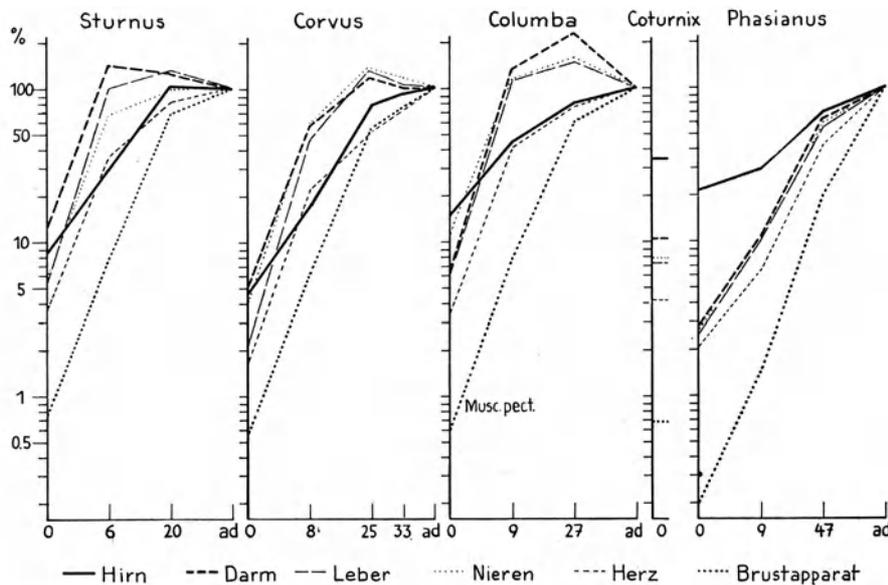


Abb. 47

Vergleichende Darstellung des Wachstums von Hirn, Darm, Leber, Nieren, Herz und Brustapparat in Prozenten ihres Adultgewichts bei Nesthockern (*Sturnus*, *Corvus*, *Columba*) und Nestflüchtern (*Coturnix*, *Phasianus*).

Stadien: Schlüpftag; — Erreichen des maximalen Anteils von Darm, Leber und Nieren am Körpergewicht; — ungefähres Ende des präjuvenilen Wachstums; — Adultzustand. Für *Corvus* ist das Stadium vom 25. Tag zur Darstellung des Darmübergewichts beigelegt. Aus dem Neigungswinkel der Geraden ist der relative Wachstumsertrag im Vergleichsabschnitt abschätzbar. Werte von *Columba* nach KAUFMANN (1927).

Integument nach LATIMER (1925 b) mehr oder weniger konstant bleibt. Die Verschiebungen erfolgen nach dem Prinzip der einfachen Allometrie und unterliegen beim Haushuhn vom 20.—130. pe-Tag bei allen daraufhin geprüften Organen keiner oder höchstens einer ganz geringfügigen Änderung der Wachstumskonstante, ob schon sich das Körpergewicht in dieser Zeit verzehnfacht. Es liegt also ein denkbar einfacher Typus allometrischen Wachstums vor.

Die Größenverhältnisse der Organe können während der Wachstumszeit dem Adultzustand aus verschiedenen Gründen nicht entsprechen. Allein schon die geringere Körpergröße bedingt andere Propor-

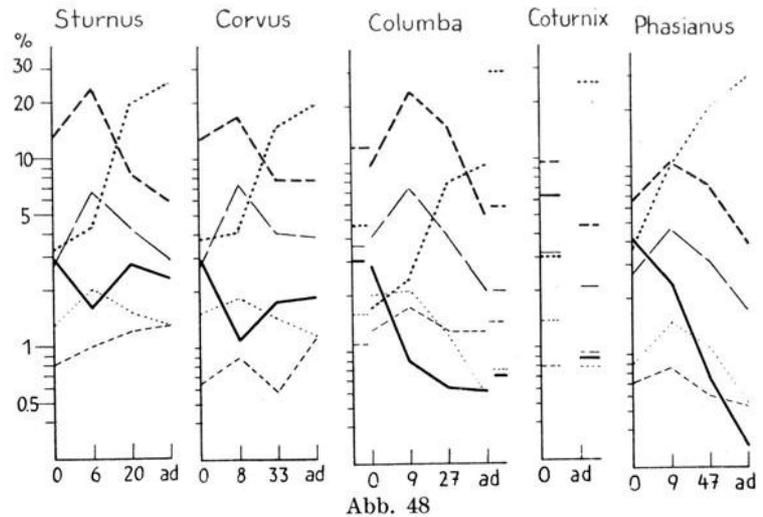
tionen, im gleichen Sinne wirkt sich die starke Beanspruchung der Stoffwechselorgane zum Unterhalt der Wachstumsprozesse aus, und schliesslich gibt es Organe wie Hirn und Augen, die offenbar erst von einer bestimmten Minimalgrösse an die ihnen gestellten Aufgaben erfüllen können. Aus dieser Feststellung folgt, dass das Wachstum von Jungvögeln, die in Gestalt und Lebensweise den Altvögeln bereits weitgehend gleichen, dennoch zwangsläufig allometrisch verlaufen muss. Diese Art gewissermassen primär bedingten allometrischen Wachstums unterscheidet sich grundsätzlich von den bei den Nesthockern gefundenen, viel komplexeren Allometrieverhältnissen, die als abgeleitet zu betrachten sind.

Das Wesen der Phasianidenontogenese liegt in der Ausbildung eines früh selbständigen, dem Adultzustand in Bau und Lebensweise weitgehend ähnlichen Jungvogels, der nur im Körpergewicht hinter dem Altvogel beträchtlich zurücksteht. Die gesamte abhängige Periode, der embryonale und präjuvenile Abschnitt zusammen, ist kürzer oder gleich lang wie bei den *Passeres* entsprechender Körpergrösse. Der Wachstumsertrag des präjuvenilen Abschnitts ist viel geringer, der bedeutendere Teil des Gewichtwachstums nach dem Schlüpfen fällt in den juvenilen Abschnitt. Das Körperwachstum verläuft von Anfang an langsamer als bei den *Passeres* und dauert im gesamten beträchtlich länger.

Der Typus des Körperwachstums ist beim Gehirn dahin verändert, dass der Anteil der Embryonalperiode am Entwicklungsweg grösser, derjenige der Juvenilperiode geringer ist. Infolge des grossen Vorsprungs am Schlüpftag gegenüber der Gesamtheit der anderen Organe kommt es zu der für die Hühnervogel charakteristischen starken Abnahme des Hirnteils am Körpergewicht während des präjuvenilen und juvenilen Wachstums.

Passeres

Zum Ausgangspunkt der Beschreibung sei die am auffälligsten mit dem Entwicklungsgang der *Phasianidae* kontrastierende extreme Abhängigkeit des Jungvogels in der Präjuvenilzeit gewählt. Sie steht in Korrelation zu einer intensiven Brutpflege, namentlich ausgiebiger Ernährung von seiten der Altvögel, womit ein sehr rasches, gegenüber dem spätembryonalen Wachstum gesteigertes präjuveniles Wachstum bei minimalster Beanspruchung des Bewegungs- und Orientierungsapparates zusammenhängt. Die erste Stufe der Bewegungs- und Orientierungsfähigkeit wird relativ spät, etwa im 2. Drittel der Präjuvenilzeit erreicht, wann neben den wichtigsten Proportionsänderungen auch das Gewichtwachstum schon weit fortgeschritten ist. Am Ende der Präjuvenilzeit, mit Erreichen der 2. Stufe, ist die Gewichtzunahme abgeschlossen und der flügge Jungvogel äusserlich nur bei genauester Prüfung vom Altvogel zu unterscheiden. Der Aufbau des gesamten Körpergewichts in so kurzer Zeit steht mit der Ausbildung eines sehr umfangreichen Stoffwechselapparates in Zusammenhang, wobei der auch bei den *Galli*



Hirn, Darm, Leber, Nieren, Herz und Brustapparat in Prozenten des gesamten Körpergewichts bei Nesthockern und Nestflüchtern. Gleiche Stadien wie in Abb. 47. Werte von *Columba* nach KAUFMANN (1927), für den Schlüpf- und Adultzustand sind am Rand die eigenen Werte beigefügt; die punktierte Linie bezeichnet bei KAUFMANN den *Musc. pectoralis*, bei den eigenen Werten den Brustapparat.

zu beobachtende Unterschied zwischen dem Wachstumsverlauf der vegetativen, das Wachstum unterhaltenden und der animalen Organe aufs äusserste gesteigert ist.

Diese Entwicklung beginnt schon in der Embryonalzeit, in der Wachstum und Differenzierung des Verdauungssystems den Vorrang erhält, und die Ausbildung des animalen Systems, insbesondere des Gehirns, auffallend zurückbleibt (vgl. p. 74 f.). In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen steigt der Anteil von Darm, Leber und Niere am Körpergewicht weiterhin stark an und erreicht beim Star am 6. pe-Tag das Maximum. Das absolute Gewicht von Darm und Leber liegt dabei bereits über dem Adultwert. Gegenüber den Galli fällt ausser der hohen absoluten Zunahme die besonders starke Vermehrung des Lebergewichts auf, was auf eine sehr umfangreiche Speicherung assimilierter Stoffe hindeutet. Ausserdem nimmt der Brustapparat bei den *Passeres* am Anfang relativ weniger zu als die Stoffwechselorgane, was deren unbedingten Vorrang in der frühen Präjuvenilzeit aufs neue bestätigt. Während dieser Zeit ist die Wachstumsintensität am höchsten, höher als in der spätembryonalen Zeit, und bleibt nahezu konstant. Es ist beim Gehirn die Periode der intensivsten Vermehrung der Substanz bei fast gleichbleibendem Trockensubstanzgehalt.

Nach dem 6. pe-Tag, wenn der Anteil der Stoffwechselorgane abzunehmen beginnt, sinkt auch die Wachstumsgeschwindigkeit rapid ab, und neben die reine Substanzvermehrung treten in zunehmendem Masse Differenzierungsvorgänge, wie die Erhöhung des Trockensubstanzgehalts der Hirnsubstanz und anderer Organe oder die Gefiederbildung. Das absolute Gewicht von Darm, Leber und Niere steigt nur noch wenig an, bleibt längere Zeit konstant und beginnt bei Darm und Leber, die ein beträchtliches Übergewicht aufweisen, gegen Ende der Postembryonalzeit abzunehmen. Das Wachstum von Hirn und Brustapparat als Vertreter des animalen Systems ist zwar auch verlangsamt, aber doch in viel geringerem Masse, so dass ihr Anteil am Körpergewicht steigt, besonders rasch derjenige des Brustapparates. Der Allometriegrad des präjuvenilen Wachstums ist ausserordentlich hoch. Eine allseitige Angleichung der Organproportionen an den Adultzustand beginnt sich erst etwa um den Zeitpunkt des Ausfliegens herzustellen.

Beim flügenden Jungvogel gehen die Proportionsverschiebungen in geringem Masse und auf eine ziemlich lange Zeitspanne verteilt noch weiter, indem das absolute Gewicht von Darm und Leber abnimmt, dasjenige des Brustapparates, des Herzens und der Lunge ansteigt. Es sind im Prinzip ähnliche Veränderungen, wie sie in der Juvenilperiode der *Phasianidae* vorkommen, nur dass sie bei nahezu gleichbleibendem Körpergewicht, also innerhalb des Systems, ablaufen. Man könnte deshalb von einer juvenilen Reifungszeit sprechen, um den Unterschied gegenüber den *Phasianidae* hervorzuheben, deren Juvenilphase sowohl Wachstum als Reifung umfasst.

Abschliessend ergibt sich als wesentlichste Eigenart des extrem abhängigen Entwicklungstypus der *Passeres* ein auf eine sehr kurze Zeit zusammengedrängtes Gewichtwachstum, das mit dem Erreichen der Flugfähigkeit weitgehend abgeschlossen ist. Die hohe präjuvenile Wachstumsgeschwindigkeit steht in Zusammenhang mit einer intensiven Ernährung von seiten der Altvögel und einer frühen, umfangreichen Ausbildung der Verdauungs- und Exkretionsorgane. Das rasche Anfangswachstum gilt in erster Linie der reinen Substanzvermehrung, und es entspricht ihm ein geringer Differenzierungsgrad der Organe des animalen Systems. Aus der weitgehenden Trennung von Wachstum und Differenzierung und dem Gegensatz zwischen dem vegetativen und animalen System entsteht in der Präjuvenilzeit eine hochgradige Allometrie. Während bei den *Phasianidae* die auf Grund des Entwicklungsstandes von Orientierungs- und Bewegungsapparat durchgeführte Gliederung der Wachstumsperiode leicht auf den Stoffwechselapparat übertragen werden kann, sind die Verhältnisse bei den *Passeres* viel komplizierter.

Das Gehirn steht wie andere Organe des animalen Systems am Schlüpftage auf einem relativ frühen Entwicklungsstadium, und die wichtigsten späteren Aufbau- und Differenzierungs-

prozesse, speziell die Gestaltung der gruppentypischen Hirnform, verlaufen ganz in der Präjuvenilzeit. In der Periode des allgemein beschleunigten Wachstums wächst auch das Gehirn sehr rasch heran, erreicht aber doch nicht den Intensitätsgrad des Körperwachstums, und sein relatives Gewicht geht zurück. Im nächsten Abschnitt, wenn das Körpergewicht nur noch wenig zunimmt, wird das Hirngewicht stärker als dieses vermehrt, und sein Anteil am Körpergewicht steigt wieder an. Im gesamten ergibt sich vom Schlüpftag bis zum Adultzustand in Zusammenhang mit dem kleineren Hirnanteil am Schlüpftag und dem grösseren am Ende eine auffallend geringe Abnahme des relativen Hirngewichts, verglichen mit den Werten bei den *Phasianidae* (Tab. 34).

Tab. 34

Phasianidae-Passerres. Hirngewicht in % des Körpergewichts am Schlüpftag und im Adultzustand

	Schlüpftag %	Adult %	Quotient Schlüpftag: Adult
<i>Coturnix</i>	6.28	0.88	7.1
<i>Phasianus</i>	4.12	0.32	12.9
<i>Gallus</i>	2.57	0.17	15.1
<i>Sturnus</i>	2.92	2.28	1.3
<i>Turdus</i>	3.87	2.02	1.9
<i>Corvus</i>	2.88	1.71	1.7

V. Das Hirnwachstum der Haustaube (*Columba livia* Gm.) im Vergleich zum Hirnwachstum der *Passeres*

Bei der vergleichenden Untersuchung des Hirnwachstums der *Phasianidae* und *Passeres* standen sich die Ontogenesetypen des relativ unabhängigen Nestflüchters und extrem abhängigen Nesthockers gegenüber, gleichzeitig aber auch das Wachstum eines im Sinne von PORTMANN (1942) rangniedrigen und eines ranghohen Vogelhirns. Unter dieser Komplikation litt die Einheitlichkeit der Darstellung, da oft nicht klar war, welchem der beiden Umstände eine Beobachtung zugeordnet werden müsse. Ich möchte deshalb den Versuch unternehmen, die dadurch entstandenen Unklarheiten zu beseitigen. Zunächst stellt sich die Frage, ob eine methodische Trennung des Ontogenesetypus von der zugehörigen Reifeform möglich ist, oder ob sie nicht vielmehr als völlig unlösbar miteinander verbunden zu betrachten sind. PORTMANN (1942) fand bei den Vögeln ganz allgemein den Reifeformen mit hohem Cerebralisationsgrad eine abhängige Ontogenese zugeordnet und sieht in diesem Zusammentreffen eine obligatorische Korrelation. Anders bei den Formen, welche auf einer niedrigeren Cerebralisationsstufe stehen. In diesen Gruppen findet man zwar in der Regel Nestflüchterjunge ausgebildet, ausnahmsweise kann aber auch der Nesthockerzustand auftreten. Dies ist bei den Tauben (*Columbae*) der Fall, die gleich den *Phasianidae* in die systematische Grossgruppe der *Alectoromorphae* (GADOW [1891 – 1893]) eingereiht werden und einen ähnlichen Hemisphärenindex wie die *Phasianidae* aufweisen (PORTMANN [1942]).

Tab. 35

Vergleich der Adulthirne. Gewicht der Hirnteile in % des Stammrestgewichts

	Hem	Cer	Big
<i>Phasianus</i>	330	67	71
<i>Columba</i>	298	82.5	75
<i>Corvus</i>	891	92	72

Ein Vergleich der Tauben- und Sperlingsvogelontogenese müsste es also ermöglichen, die generell mit dem Nesthockerzustand verknüpften Besonderheiten des Wachstums von denjenigen zu lösen, die in direkter Beziehung zum Komplikationsgrad des Adulthirns stehen. Leider kann dieser Vergleich, von dem so wichtige Aufschlüsse zu erwarten sind, nur lückenhaft durchgeführt werden, da noch zu wenig über das Hirnwachstum der Taube (*Columba livia*, *domestica* Gm.) bekannt ist. In der sehr ausführlichen Untersuchung von L. KAUFMANN (1927, 1930) sind die Angaben über das Gehirn auf die Totalgewichte beschränkt und aus dem Material der Zoologischen Anstalt Basel standen mir nur Analysen von frischgeschlüpften und erwachsenen Vögeln zur Verfügung. Die Befürchtung, die Taube könne als domestizierte Form kein einwandfreies Vergleichsobjekt darstellen, erwies sich als unbegründet, nachdem der Vergleich mit Ringel- und Lachtaube ein vollständig gruppentypisches Verhalten der Haustaube in Wachstum und Adultorganisation ergeben hatte.

Die Verhältnisse am Schlüpftag sind in Tab. 36 und in Tab. XII des Anhangs wiedergegeben. Zum Vergleich sei in erster Linie die Rabenkrähe (*Corvus c. corone* L.) herangezogen, welche in Körpergewicht, Brut- und Nestlingsdauer der Taube am nächsten kommt. In den Körperproportionen, namentlich in bezug auf das relative Hirn- und Darmgewicht, besteht völlige Übereinstimmung, wahrscheinlich verläuft auch das embryonale Wachstum sehr ähnlich. Das embryonale Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper hält sich mit dem α -Wert 0.63 (berechnet nach den Zahlen von KAUFMANN [1930]) durchaus an die für die *Passeres* ermittelte Grössenordnung. Das Gehirn entspricht im Gewicht seiner Teile mit Ausnahme des Cerebellums weitgehend dem Sperlingsvogelgehirn vom Schlüpftag. Vielleicht deutet das höhere Gewicht des Cerebellums, das dem Endgewicht bereits näher steht als die Hemisphären, auf einen kleinen Entwicklungsvorsprung des ganzen Hirns gegenüber den *Passeres*, vielleicht handelt es sich aber auch um ein Sonderverhalten dieses Hirnteils. Bedeutungsvoller als diese Einzelheit ist der bei allen Hirnteilen zu beobachtende geringe Abstand vom Endgewicht und damit im Zusammenhang der geringe Wert der postembryonalen Vermehrungsfaktoren. Weiterhin zeigt der relative Vermehrungsfaktor, dass die Summe der Proportionsverschiebungen während

Tab. 36

Columba livia Gm. Das Gehirn am Schlüpftag

	Hem	Cer	Big	Str	tot
Gewicht der Hirnteile in % des Adultgewichts	11.1	12.4	24.7	25.0	15.6
Gewicht der Hirnteile in % des Körpergewichts	1.15	0.36	0.64	0.87	3.02
Gewicht der Hirnteile in % des Stammrestgewichts	132	41	74		

des postembryonalen Wachstums sehr viel kleiner ist als bei den *Passeres*. Die Unterschiede im Entwicklungsweg des Gehirns der rangniedrigen Taube und der ranghohen *Passeres* lassen sich dank des Umstandes, dass der Schlüpfzustand ein gleichwertiges Ausgangsstadium darstellt, eindeutig formulieren.

Tab. 37

Columba — *Passeres*. Vergleich des postembryonalen Hirnwachstums
Vermehrungsfaktoren des Hirnfrischgewichts und des Körpergewichts

	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr
<i>Columba</i> . . .	9	8	4.1	4	6.4	30.4
<i>Corvus</i>	36	35.8	6.2	6.6	21.4	36
<i>Sturnus</i>	19.7	23.3	4.2	5.0	11.8	15.1

Relative Vermehrungsfaktoren der Hirnteile in bezug auf das Stammrestwachstum:

<i>Columba</i> . . .	2.25	2.0	1.02			
<i>Corvus</i>	5.45	5.40	0.94			
<i>Sturnus</i>	3.92	4.63	0.83			

Die Differenz im Wachstumsertrag von Stammrest und Corpora bigemina ist entsprechend der geringen relativen Vergrößerung im Adulthirn der *Passeres* nicht gross. Das Cerebellum ist im Reifezustand bei beiden Gruppen ungefähr gleich stark entwickelt, d. h. relativ grösser als bei den *Galli*. Das Ausmass der Gewichtszunahme ist so ungleich, weil das Taubencerebellum am Schlüpftag beinahe doppelt so gross ist wie bei den *Passeres*. Bei den Hemisphären bedeutet die Differenz der Vermehrungsfaktoren etwas ganz anderes. Ihr Gewicht ist am Schlüpftag bei den *Passeres* sogar etwas höher, und der hohe Wert des Vermehrungsfaktors ist ein Ausdruck für die gewaltige Steigerung des Hemisphärenanteils im Adulthirn der *Passeres*.

Über den Verlauf des präjuvenilen Wachstums ist zunächst auszusagen, dass der Unterschied im Körperwachstum der *Columbae* und *Passeres* gering ist. Nach dem Schlüpfen ist das Wachstum gegenüber der späteren Embryonalzeit beschleunigt und verläuft während einer Woche mit fast unverändert hoher Intensität. Bis dahin besteht eine vollständige Übereinstimmung mit der Rabenkrähe, später wächst die Taube etwas langsamer und ist am Ende der Nestlingszeit noch um $\frac{1}{4}$ leichter als der Altvogel, während die Rabenkrähe ebenso schwer ist wie dieser. Das Wachstum der Verdauungs- und Exkretionsorgane ist bei der Taube in derselben extremen Weise wie bei den von uns untersuchten *Passeres* gesteigert, ja sie übertrifft diese darin sogar in mancher Hinsicht. Soweit das Körperwachstum der beiden Gruppen übersehen werden kann, verläuft es im wesentlichen auffallend gleichartig. Diese Feststellung ist bei der vergleichenden Untersuchung des Hirnwachstums vor Augen zu halten (Abb. 47, 48, 49).

Auch beim Hirn ist bis zum 7. pe-Tag weitgehende Identität von Taube und Krähe festzustellen: Steigerung gegenüber dem spätembryonalen Wachstum und auffallend hohe, fast gleichblei-

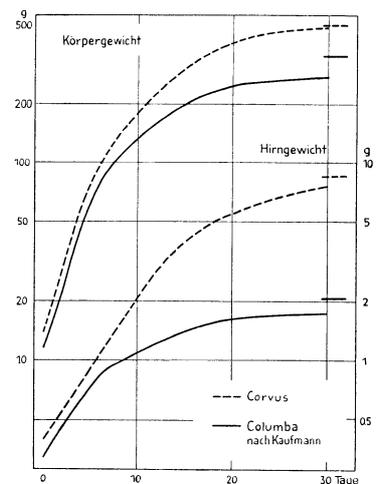


Abb. 49

Vergleich des Hirn- und Körperwachstums von *Columba* und *Corvus*.

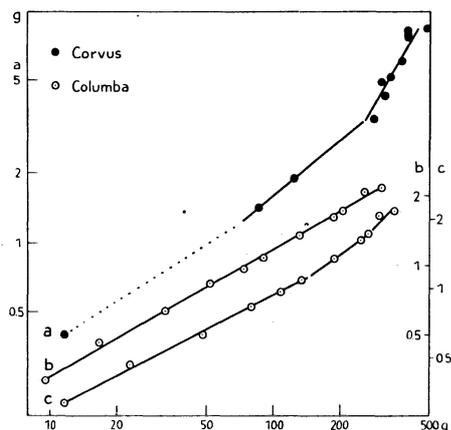


Abb. 50

Hirnwachstum als Funktion des Körperwachstums bei *Columba* und *Corvus*, Schlüpftag bis Adult. Logarithmische Koordinaten. a und b Körpergewicht ohne Darm, Leber und Nieren, c gesamtes Körpergewicht.

in der Postembryonalperiode sehr einfach dar (Abb. 50). Noch einfacher erweist sich die Beziehung, wenn vom totalen Körpergewicht das Darm-, Leber- und Nierengewicht abgezogen wird. Zu dieser Vergleichsnorm steht das Hirnwachstum vom Schlüpftag bis zum Wachs­tumsende in einem konstanten Verhältnis. Die *Passeres* zeigen demgegenüber viel kompliziertere Zustände. Beim Star, dessen relatives Hirnwachstum besser untersucht ist als bei der Rabenkrähe, wird das Wachstumsverhältnis zum Körper (ohne die inneren Organe) mehrmals in bedeutendem Masse verschoben. Im ersten Allometrieabschnitt, bis zum 3. pe-Tag, scheint der Grössenordnung der Wachstumskonstante nach dasselbe Verhältnis vorzuliegen, das bei der Taube das gesamte postembryonale Wachstum bestimmt. Dieser Abschnitt entspricht offenbar demjenigen des anfänglich weitgehend gleichartigen Wachstums bei Rabenkrähe und Taube. Während darauf das Körperwachstum der beiden Arten weiterhin ziemlich ähnlich verläuft, nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit des Sperlingsvogelgehirns nicht so stark ab wie bei gleichaltrigen Tauben, was sich in der stufenweisen Erhöhung der Wachstumskonstante bemerkbar macht. Wie gross die Differenz ist, ergibt sich aus dem Befund, dass das Taubenhirn stets nur etwa halb so rasch als der Körper, das Starenhirn vom 7.—13. pe-Tag mehr als doppelt so rasch als dieser wächst. Die bemerkenswerte Einfachheit im Wachstumsverhältnis von Hirn und Körper bei der Taube und die hohe Komplexität bei den Sperlingsvögeln bildet wohl den klarsten Ausdruck für den grossen Abstand zwischen dem Hirnwachstum einer rangniedrigen und einer ranghohen Reifeform.

Abschliessend seien noch einige Bemerkungen über das Verhalten der jungen Tauben beigefügt. Bei der Futterabnahme entwickeln die Nestlinge von Anfang an eine etwas grössere Aktivität als die Sperlingsvögel, indem sie Schnabel und Schlund des fütternden Altvogels tastend aufsuchen. (Vielleicht steht damit das höhere Cerebellumgewicht am Schlüpftag in Zusammenhang.) Nach dem Ausfliegen werden sie noch längere Zeit von den Altvögeln gefüttert, und die volle Selbständigkeit wird ebenso spät wie bei den *Passeres* erreicht.

Auf unsere Frage, welche Vorgänge im Hirnwachstum der *Passeres* auf das Nesthockerleben und welche auf den höheren Komplikationsgrad des Organs Bezug haben, kann jetzt eine Antwort versucht werden. Das embryonale Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper ist bei ranghohen und rangniedrigen Nesthockern gleich, ebenso am Schlüpftag der Anteil des Hirns am Körpergewicht. Sehr ähnlich ist zu diesem Zeitpunkt auch der Formzustand und der

bende Intensität. Nach dem 7. Tag geht das Hirnwachstum der Taube stark verlangsamt weiter, und am 27. pe-Tag, wenn die Jungen ausfliegen, sind 80% des Endgewichts und im Alter von drei Monaten 90% desselben vorhanden. Der Gegensatz zum Hirnwachstum der Rabenkrähe ist bedeutend (Abb. 49). Dort dauert die Periode des intensivsten Wachstums doppelt so lange, auch nachher nimmt die Geschwindigkeit nicht so rasch ab, und am 35. pe-Tag, bei Eintritt der Flugfähigkeit, ist das Adultgewicht beinahe erreicht. Ein Übergewicht, wie es bei der Rabenkrähe später auftritt, ist bei der Taube nicht zu beobachten. Das ist nicht nur durch die etwas weit auseinanderliegenden Zahlen von KAUFMANN, sondern auch durch diejenigen von KOCH und RIDDLE (1919) eindeutig festgelegt.

Besonders aufschlussreich ist der Vergleich von Hirn- und Körperwachstum. Obschon die Proportionsverschiebungen innerhalb des Körpers infolge des gewaltig gesteigerten Stoffwechselapparates von grossem Ausmass sind, stellt sich das Wachstumsverhältnis von Hirn und Körper

Wassergehalt: ganz allgemein steht das Gehirn des eben geschlüpften Nesthockers auf einem früheren Entwicklungsstadium als dasjenige des Nestflüchters. Die Steigerung der Wachstumsintensität nach dem Schlüpfen, die hohe Ergiebigkeit des präjuvenilen Wachstums und die geringe Grössenzunahme in der Juvenilperiode sind weitere gemeinsame Züge des Hirnwachstums bei Tauben und Sperlingsvögeln. Auch im Verhalten gleichen sich die beiden Gruppen, indem das Abhängigkeitsverhältnis zu den Altvögeln erst gelöst wird, wenn Hirn und Körper nahezu ausgewachsen sind. Der spezielle Entwicklungsweg des Gehirns ranghoher Nesthocker ist in der Präjuvenilzeit charakterisiert durch bedeutend höheren Wachstumsertrag und umfangreichere Formveränderungen in Zusammenhang mit dem grossen Abstand zwischen dem Gehirn am Schlüpftag und dem Adulthirn in bezug auf Gewicht und Form. Das Wachstum verläuft am Anfang nicht rascher als bei der Taube, die maximale Intensität hält aber länger an, und auch in der Periode des verlangsamten Wachstums ist die Geschwindigkeit stets höher als bei der Taube. In Zusammenhang mit dem raschen Aufbau kommt es zu einem Übergewicht der Frischsubstanz. Auch das Trockengewicht steht am Ende der Präjuvenilzeit dem Endgewicht näher als bei der Taube, so dass das Wachstum in der Juvenilperiode noch unbedeutender ist als bei jener. Das Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper (ohne Darm, Leber und Nieren) ist beim rangniedrigen Nesthocker in der gesamten Postembryonalperiode konstant, beim ranghohen wird es abschnittsweise verschoben, und aus der anfänglich negativen wird zuletzt eine stark positive Allometrie. Vor dem Schlüpfen kommen im Gewichtwachstum die Unterschiede der Ranghöhe nicht zur Geltung. Das embryonale Wachstum und der Ausbildungszustand am Schlüpftag sind offenbar ganz von der physiologischen Notwendigkeit bestimmt, in Vorbereitung des intensiven präjuvenilen Stoffwechsels ein besonders leistungsfähiges vegetatives System aufzubauen, was bei der beschränkten Baustoffmenge im Ei in Korrelation zur geringeren Ausbildung anderer Organe, wie Hirn, Sinnesorgane, Integument, zu stehen scheint. Die gruppentypischen Besonderheiten entfalten sich, soweit sie der quantitativen Analyse zugänglich sind, beinahe ausschliesslich in der Präjuvenilzeit.

Zusammenfassung

1. Auf Grund von Frisch- und Trockengewichtsbestimmungen und einigen Stickstoffanalysen wird das spätembryonale und postembryonale Wachstum des Gesamthirns, des Stammrests, der Corpora bigemina, des Cerebellums und der Hemisphären einiger *Phasianidae*, niedrig cerebralisierter Nestflüchter und einiger *Passeres*, hoch cerebralisierter Nesthocker, ausführlich beschrieben und miteinander verglichen. Anhangsweise wird auf das Hirnwachstum der Taube eingegangen.

2. Im Adulthirn stellen die Hemisphären den grössten, Cerebellum oder Corpora bigemina den kleinsten Hirnteil dar. Bezogen auf das Körpergewicht ist das Gehirn der untersuchten *Passeres* zwei- bis dreimal grösser als das Phasianidengehirn, wobei Stammrest und Corpora bigemina am wenigsten, das Cerebellum stärker und die Hemisphären weitaus am stärksten vergrössert sind. Auf das Gewicht des Stammrests bezogen, erreichen die Hemisphären der *Passeres* einen doppelt so hohen Wert als bei den *Phasianidae*.

Nach der Höhe des Trockensubstanzgehalts bilden die Hirnteile vom höchsten zum niedrigsten Wert stets folgende Reihe: Stammrest, Corpora bigemina, Cerebellum, Hemisphären. Der unterschiedliche Trockensubstanzgehalt ist auf einen verschieden hohen Lipoidanteil zurückzuführen, während der Stickstoff- oder Eiweissanteil aller Hirnteile weitgehend übereinstimmt. Die Hirnteile mit hohem Trockensubstanz- und Lipoidgehalt sind besonders reich an Markfasern. Wird der Wassergehalt auf die aus dem Stickstoffgewicht ermittelte Eiweissmenge bezogen, so erhält man für Stammrest, Corpora bigemina und Cerebellum fast denselben und für die Hemisphären einen etwas höheren Wert.

3. Der zeitliche Verlauf des Hirnwachstums stimmt bei den untersuchten Arten in folgenden Zügen überein:

Im ersten Drittel oder in der ersten Hälfte der Embryonalperiode werden Hemisphären und Corpora bigemina am stärksten vergrössert. Der Stammrest wächst entsprechend der umfangreichen Anlage langsamer, das sehr kleine Cerebellum verharrt in der ursprünglichen Plattenform und beginnt sich erst am Ende dieses Abschnittes zu entfalten. Fast während der ganzen späteren Zeit wachsen Hemisphären und Cerebellum am schnellsten, wobei das Cerebellum die Hemisphären anfänglich weit übertrifft, bald nach dem Schlüpfen aber rasch an Geschwindigkeit verliert. Der Wachstumsertrag des Stammrests und noch mehr derjenige der Corpora bigemina ist in der späteren Embryonal- und der gesamten Postembryonalperiode erheblich geringer als bei Hemisphären und Cerebellum.

Der Trockensubstanzgehalt beginnt frühestens im letzten Drittel der Embryonalzeit und zuerst beim Stammrest deutlich zu steigen. Einen stark beschleunigten Anstieg zeigt das Cerebellum, welches vorübergehend, etwa wenn die erste Formstufe (vgl. 4) erreicht ist, den höchsten Trockensubstanzanteil innerhalb des Gehirns aufweist. Am Ende der Präjuvenilphase ist der Abstand vom Adultzustand nicht mehr gross, dieser ist aber erst im Alter von 9—12 Monaten verwirklicht. Beim Star dauert das Trockensubstanzwachstum des Stammrests und der Corpora bigemina etwa 9 Monate, dasjenige der Hemisphären und des Cerebellums 3 Monate. Die späte Erhöhung des Trockensubstanzgehaltes beruht vorwiegend oder ganz auf Wasserabnahme.

Der Stickstoffanteil der Trockensubstanz nimmt beim Star in der Postembryonalperiode ab, besonders ausgesprochen nach dem 20. Tage. Daraus wird auf eine Erhöhung des Lipoid-

anteils geschlossen und vermutet, dass das spätere Trockensubstanzwachstum hauptsächlich mit der Markscheidenbildung in Zusammenhang steht.

4. Die unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit der Hirnteile (Allometrie) steht in Zusammenhang mit umfangreichen Formänderungen des Gehirns während des Wachstums. Zu deren Untersuchung wird als Vergleichsnorm das Wachstum des Stammrests benutzt (Begründung p. 80). Der Verlauf des relativen Hirnwachstums wird analysiert auf Grund des Verhältnisses der Wachstumsgeschwindigkeiten des Teils und der Norm (nach HUXLEY [1924]), das Ausmass der Formänderung wird aus dem Verhältnis der Vermehrungsfaktoren ermittelt. Der «relative Vermehrungsfaktor», auf eine bestimmte Zeiteinheit berechnet, findet Verwendung als relatives Mass für den Allometriegrad des Wachstums.

Das allometrische Wachstum der Hirnteile folgt in der Regel dem Gesetz der einfachen Allometrie. Eine Ausnahme macht das Cerebellum während kurzer Zeit im präjuvenilen Abschnitt und teilweise das späte Trockensubstanzwachstum des Stars.

Das relative Gewicht der Corpora bigemina nimmt in der frühen Embryonalzeit stark zu, erreicht ein Maximum und fällt während der ganzen übrigen Zeit langsam ab. Das relative Cerebellumgewicht steigt im zweiten Drittel der Embryonalzeit von einem sehr geringen Anfangswert rasch bis auf ein Maximum im präjuvenilen Abschnitt und geht zuletzt wieder etwas zurück. Die Hemisphären, nach Abschluss der Formbildungsvorgänge der ersten 48 Stunden etwa gleich gross wie die Corpora bigemina, sind zur Zeit des relativen Maximums derselben leichter als diese, übertreffen sie dann aber bald an Gewicht. Gegenüber dem Stammrest nimmt ihr relatives Gewicht stetig und in bedeutendem Ausmass zu, namentlich im späteren präjuvenilen und im juvenilen Abschnitt verändert sich die Hemisphärenproportion mehr als diejenige der anderen Hirnteile.

Im Laufe der Formänderungen werden drei aufeinanderfolgende Abschnitte hohen, geringen und sehr geringen Allometriegrades unterschieden, die zur schrittweisen Ausbildung von drei Formstufen führen: der 1. und 2. Stufe weitgehender Adultähnlichkeit und 3. dem Adultzustand selbst. In funktioneller Hinsicht bezeichnet die 1. Stufe den Zustand der ersten, noch beschränkten Bewegungs- und Orientierungsfähigkeit, mit Erreichen der 2. Stufe sind diese voll ausgebildet, namentlich was die Flugfähigkeit anbetrifft. Im Wachstumsverlauf sind die Stufen meist deutlich durch Herabsetzung der Wachstumsintensität und Änderung der Wachstumskonstanten der Hirnteile gekennzeichnet.

5. Das Hirnwachstum wird mit dem Wachstum des gesamten Körpers und verschiedener Organe verglichen, wozu Einzelheiten über deren Wachstumsverlauf mitgeteilt werden. Entsprechend der verhältnismässig grossen Anlage nimmt das relative Gewicht des Gesamthirns von einem Maximum in der frühen Embryonalzeit während des Wachstums ab. Hemisphären und Cerebellum können zeitweise rascher als der Körper wachsen und vergrössern dann ihren Anteil am Körpergewicht. Dasselbe Verhältnis besteht zu fast allen Organen; am meisten gleichen die Augen dem Hirnwachstum, am wenigsten die vegetativen Organe.

Die Methode, das Organwachstum als Funktion des Körperwachstums darzustellen, wird eingehend diskutiert. Es muss beachtet werden, dass der Wachstumsverlauf des Gesamtkörpers oft ausgesprochen zusammengesetzten Charakter trägt und dann eine ungünstige Vergleichsbasis abgibt. Dem Gesamtgewicht ist die Verwendung eines Längenmasses am Körper oder des Gewichtes eines Organs oder einer Organgruppe als Norm vorzuziehen.

6. Als wesentliche Züge des Hirnwachstums der *Phasianidae* sind hervorzuheben:

Am Schlüpftag ist die 1. Formstufe erreicht, der Hirnanteil am Körpergewicht ist sehr gross, der Trockensubstanzgehalt in Zusammenhang mit der fortgeschrittenen Markscheidenbildung ziemlich hoch. Die embryonale Wachstumsperiode umfasst die Phase der höchsten Wachstumsintensität, der wichtigsten Formwandlungen und einen erheblichen Teil der Differenzierungs-

prozesse. In der präjuvenilen Phase ist die Wachstumsintensität verringert, der Allometriegrad herabgesetzt. Hemisphären und Cerebellum vergrössern noch ihren Anteil am Gesamthirn. Der Trockensubstanzgehalt steigt rasch an und nähert sich bald dem Adultwert. Am Ende der Präjuvenilphase ist die 2. Formstufe erreicht, und das juvenile Wachstum besteht in einer zwei- bis dreifachen Vergrösserung des Gehirns ohne weitere wesentliche Formänderungen. Der Hirnanteil am Körpergewicht nimmt in der Postembryonalperiode stark ab.

7. Das embryonale Hirnwachstum der *Passeres* geht demjenigen der *Phasianidae* in deren frühen und mittleren Embryonalzeit weitgehend parallel, doch wächst das Gehirn im Verhältnis zum Körper langsamer als bei diesen. Am Schlüpftag entspricht das Gehirn in Grösse, Trockensubstanzgehalt und Formzustand dem Phasianidengehirn im zweiten Drittel der Embryonalzeit. Der Anteil des Hirns am Körpergewicht ist verhältnismässig klein. Nach dem Schlüpfen sind Wachstumsintensität und Allometriegrad gegenüber der späteren Embryonalzeit gesteigert. Der Trockensubstanzgehalt nimmt erst in der zweiten Präjuvenilwoche stärker zu, wenn die Wachstumsgeschwindigkeit abzunehmen beginnt. Daraus wird geschlossen, dass die Markscheidenbildung relativ spät einsetzt. Die 1. Formstufe ist am Ende des zweiten Drittels der Präjuvenilzeit erreicht, wesentlich später als bei den *Phasianidae*, aber bei einem viel höheren Hirngewicht. Die 2. Formstufe bezeichnet den Beginn des juvenilen Abschnitts. Um diese Zeit erreicht das Frischgewicht der Corpora bigemina und des Cerebellums, etwas später auch dasjenige der Hemisphären, ein Maximum. Das juvenile Wachstum besteht hauptsächlich in einer langsamen Vermehrung der Trockensubstanz, grössere Formänderungen finden keine mehr statt.

Das rasche Anfangswachstum des Gehirns in der Präjuvenilzeit hält länger als bei anderen Organen an, und der Hirnanteil am Körpergewicht, der zuerst abnimmt, steigt später wieder an; im gesamten geht er nur unbedeutend zurück. Das relative Wachstum verläuft in jeder Beziehung komplizierter als bei den *Phasianidae*.

Die abschnittsweise Gliederung des Hirnwachstums findet eine Entsprechung in der Entwicklung von Verhaltensweisen, wie am Beispiel des Sperrinstinkts gezeigt wird.

8. Es wird eine knappe Übersicht über das Wachstum des gesamten Körpers und der wichtigsten Organgruppen bei den *Phasianidae* und *Passeres* gegeben (p. 87—91). Die Verschiebungen der Organproportionen sind bei Nestflüchtern und Nesthockern nicht prinzipiell, aber in hohem Masse graduell verschieden. Bei den Phasianiden fällt der grössere Teil des postembryonalen Gewichtswachstums in die Juvenilphase; die Präjuvenilphase ist im Wachstumsverlauf aller Organe deutlich von der juvenilen durch ein anderes Wachstumsverhältnis zum Gesamtkörper abgegrenzt. Während des juvenilen Wachstums ändern die Organe ihren Anteil am Körper sehr langsam und stets im gleichen Sinne. Bei den *Passeres* ist das Wachstum am Ende der Präjuvenilzeit bereits weitgehend abgeschlossen.

9. Die Tauben (*Columbae*), rangniedrige Nesthocker, gleichen in ihrem Körperwachstum sehr stark den *Passeres*. Das Gehirn ist am Schlüpftag ähnlich ausgebildet wie bei diesen. Die präjuvenile Wachstumsintensität ist anfangs gegenüber der embryonalen gesteigert. Entsprechend der geringeren Grösse und einfacheren Form des Adulthirns ist der Wachstumsertrag und der Allometriegrad in der Präjuvenilzeit kleiner. Zu Beginn der Juvenilzeit ist das Hirnwachstum dem Abschluss nicht ganz so nahe wie bei den *Passeres*. Der Hirnanteil am Körpergewicht nimmt in der Postembryonalperiode stark ab.

10. Vom Hirnwachstum der Taube unterscheiden sich die ranghohen *Passeres* erst in der Präjuvenilperiode. Das intensive Anfangswachstum dauert bei ihnen länger, der Wachstumsertrag ist grösser, der Allometriegrad innerhalb des Gehirns wie des Körpers ist höher und das relative Wachstum verläuft komplizierter. Charakteristisch ist für sie auch das Frischgewichtmaximum. Der Hirnanteil am Körpergewicht geht nach dem Schlüpfen nur wenig zurück.

Literatur

- 1928 ANTHONY, R.: Anatomie comparée du cerveau. Paris (Doin).
- 1880 ASKENASY, E.: Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität in wachsenden Teilen zu bestimmen. Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg 2, 70—153.
- 1934 v. BERTALANFFY, L.: Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. I. Roux'Arch. 131, 613—652.
- 1853 v. BIBRA, E.: Über das Gehirn. Ann. d. Chem. u. Pharm 85, 201—224.
- 1854 — Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn des Menschen und der Wirbeltiere. Mannheim.
- 1927 BRODY, S.: Growth and development. III. Growth rates, their evaluation and significance. Univ. Missouri Agr. Exp. Stat. Bull. 97.
- 1897 DUBOIS, E.: Über die Abhängigkeit des Hirngewichts von der Körpergrösse bei den Säugetieren. Arch. f. Anthropol. 25, 1—28.
- 1921 DUNN, H. L.: The growth of the central nervous system in the human fetus as expressed by graphic analysis and empirical formulae. J. Comp. Neur. 33, 405—491.
- 1939 a DUYFF, J. W.: Growth of chick embryos. Acta neerl. morph. norm. et path. 2, 152—164.
- 1939 b — Dry matter content of embryonic organs. Acta neerl. morph. norm. et path. 2, 165—169.
- 1903 EDINGER, L., WALLENBERG A. u. HOLMES G.: Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel. Abh. senckenb. Naturf. Ges. 20, 341—426.
- 1891—93 GADOW, H.: Vögel, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6, 4. Abt. Leipzig.
- 1941 HAARDICK, H.: Wachstumsstufen in der Embryonalentwicklung des Hühnchens. Biol. gen. 15, 30—74.
- 1853 HAUFF, J. und WALTHER, R.: Vergleichende Untersuchung des Wasser- und Fettgehalts des Gehirns. Ann. d. Chem. u. Pharm. 85, 42—55.
- 1924—33 HEINROTH, O. u. M.: Die Vögel Mitteleuropas. Berlin.
- 1934 HICKS, L. E.: Individual and sexual variations in the European Starling. Bird-Banding 6, 103—118.
- 1939 HOLZAPFEL, M.: Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars. J. Orn. 87, 525—553.
- 1924 HUXLEY, J. S.: Constant differential growth-ratios and their significance. Nature 114, 895—896.
- 1936 HUXLEY, J. S. und TEISSIER, G.: Zur Terminologie des relativen Grössenwachstums. Biol. Zentralbl. 56, 381—383.
- 1936 KAPPERS, J. A.: Brain-bodyweight relation in human ontogenesis and the «indice de valeur cérébrale» of Anthony and Coupin. Proc. Kon. Acad. Wet. Amsterdam, 39, 1019—1028.
- 1927 KAUFMANN, LAURA: Recherches sur la croissance du corps et des organes du Pigeon. Biol. gen. 3, 105—128.

- 1930 KAUFMANN, LAURA: Innere und äussere Wachstumsfaktoren. Untersuchungen an Hühnern und Tauben. Roux' Arch. 122, 395—431.
- 1913 KOCH, W. and KOCH, M. L.: Contributions to the chemical differentiation of the central nervous system. III. The chemical differentiations of the brain of the albino rat during growth. J. biol. chem. 15, 423—448.
- 1919 KOCH, M. L. and RIDDLE, O.: Further studies on the chemical composition of the brain of normal and ataxic pigeons. J. Comp. Neur. 31, 83—110.
- 1906 LAPIQUE et GIRARD: Poids des diverses parties de l'encephale chez les oiseaux. C. R. Soc. biol. Paris 58, 30—33.
- 1924 LATIMER, H. B.: Postnatal growth of the body, systems and organs of the single-comb White Leghorn chicken. J. Agr. Res. 29, 363—397.
- 1925 a — The postnatal growth of the central nervous system of the chicken. J. Comp. Neur. 38, 251—297.
- 1925 b — The relative postnatal growth of the systems and organs of the chicken. Anat. Rec. 31, 233—253.
- 1928 — Growth changes in the body and some of the organs of the chick at time of hatching. Anat. Rec. 39, 215—228.
- 1925 MURRAY, H. A. jr.: Physiological ontogeny. A. Chicken embryos. III. Weight and growth rate as functions of age. J. gen. Physiol. 9.
- 1931 NEEDHAM, J.: Chemical embryology. Cambridge.
- 1932 — Les aspects chimiques de l'hétérogenie embryonnaire. Bull. Soc. Philomatique de Paris 115, 11—57.
- 1937—42 NIETHAMMER, G.: Handbuch der deutschen Vogelkunde. Leipzig.
- 1919 POHLMANN, A. G.: Concerning the causal factor in hatching of the chick, with particular reference to the musculus complexus. Anat. Rec. 17, 89—104.
- 1935 PORTMANN, A.: Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem. Acta biotheor. 1, 59—90.
- 1938 — Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. I. Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel. Rev. Suisse Zool. 45, 273—348.
- 1942 — Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit. Rev. Suisse Zool. 49, 169—185.
- 1940 PORTMANN, A. und SUTTER, E.: Über die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln. Rev. Suisse Zool. 47, 195—202.
- 1938 RANDALL, L. O.: Chemical topography of the brain. J. biol. Chem. 124, 481—488.
- 1923 RUBNER, M.: Die Beziehung des Kolloidzustandes der Gewebe für den Ablauf des Wachstums. S. ber. preuss. Akad. Wiss. Berlin, Physik.-math. Kl. 253—259.
- 1930 SCHEMINZKY, F.: Wasserhaushalt und Wachstum. Pflüger's Arch. 223, 645—656.
- 1926 SCHMALHAUSEN, I.: Studien über Wachstum und Differenzierung. III. Die embryonale Wachstumskurve des Hühnchens. Roux' Arch. 108, 322—387.
- 1927 a — Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. I. Über die Gesetzmässigkeiten des embryonalen Wachstums. Roux' Arch. 109, 455—512.

- 1927b SCHMALHAUSEN, I.: id. II. Das Problem des proportionalen Wachstums. Roux'Arch. 110, 33—62.
- 1929 — Zur Wachstumstheorie. Roux'Arch. 116, 567—603.
- 1931 — Das Wachstum als Gesetz der progressiven Differenzierung. Roux'Arch. 123, 153—178.
- 1911 SCHROEDER, K.: Der Faserverlauf im Vorderhirn des Huhnes, dargestellt auf Grund von entwicklungs-
geschichtlichen (myelogenetischen) Untersuchungen, nebst Beobachtungen über die Bildungsweise und
Entwicklungsrichtung der Markscheiden. J. Psychol. u. Neur. 18, 115—173.
- 1922 SCHÜEPP, O.: Wachstumsmessungen an Knospen und Vegetationspunkten. Verh. Natf. Ges. Basel 33, 41—68.
- 1918 STEWART, C.A.: Weights of the various parts of the brain in normal and underfed albino rats at different
ages. J. Comp. Neur. 29, 511—528.
- 1917 SUGITA, N.: Comparative studies on the growth of the cerebral cortex. I. On the changes in the size and
shape of the cerebrum during postnatal growth of the brain. Albino rat. J. Comp. Neur. 28, 495—510.
- 1934 TEISSIER, G.: Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. Act. Sci. et Industr. 95, Paris (Hermann).
- 1937 — Les lois quantitatives de la croissance. Act. Sci. et Industr. 455, Paris (Hermann).
- 1939 TINBERGEN, N. und KUENEN, D.J.: Über die auslösenden und die richtunggebenden Reizsituationen der
Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. und *T. e. ericetorum* Turton). Z. Tier-
psychol. 3, 37—60.
- 1938—41 WITHERBY, H.F., JOURDAIN, F.C.R., TICEHURST, N.F. und TUCKER, B.W.: The handbook of British birds.
London.

Tabellarischer Anhang

I. *Gallus gallus* L., Adulthirn

Material: 3 ♂, 10 ♀

Körpergewicht: ♂ 2200 g, ♀ 1900 g, mittel 2050 g

		Hem	Cer	Big	Str	tot
Frischgewicht mg	♂	2003	463	426	677	3569
	♀	1878	451	393	640	3362
	mittel	1941	457	409	658	3465
Trockengewicht mg	♂	382	94	101	167	744
	♀	354	88.5	91.5	157	691
	mittel	368	91.2	96.3	162	717.5
Trockensubstanzgehalt %	♂	19.1	20.3	23.7	24.7	20.9
	♀	18.9	19.6	23.4	24.5	20.6
	mittel	19.0	20.0	23.5	24.6	20.7
Frischgewicht in % des Stammrestgewichts	♂	296	68	63	100	
	♀	293	70	61	100	
	mittel	295	69	62	100	

Werte nach LATIMER (1925 a)

Mittelwerte berechnet aus den den graphischen Darstellungen entnommenen Einzelwerten von 3 ♂ und 3 ♀

Körpergewicht: ♂ 2450 g, ♀ 2200 g, mittel 2320 g

		Prosen- phalon	Cerebellum	Mesence- phalon	Med. oblongata	total
Frischgewicht mg	♂	1993	474	747	334	3548
	♀	1823	418	723	314	3278
	mittel	1908	446	735	324	3413

II. *Phasianus colchicus* L., Adulthirn

Material: 1 ♂ ad. Zur Berechnung des Mittels sind die Werte von vier 5—8 Monate alten Jungvögeln beiderlei

Geschlechts mitberücksichtigt worden

Körpergewicht: ♂ ca. 1400 g, ♀ ca. 1000 g, mittel ca. 1200 g

		Hem	Cer	Big	Str	tot
Frischgewicht mg	♂	2362	439	507	716	4024
	mittel	2200	449	474	667	3790
Frischgewicht in % des Stammrestgewichts	♂	330	61	71	100	
	mittel	330	67	71	100	

III. *Coturnix c. coturnix* (L.), Adulthirn

Material: 2 ♂, 2 ♀

Körpergewicht: mittel 95 g

		Hem	Cer	Big	Str	tot
Frischgewicht mg	mittel	450	100	120	162	832
Trockengewicht mg	mittel	91.0	22.4	29.4	41.3	184.1
Trockensubstanzgehalt %	mittel	20.2	22.4	24.5	25.5	22.1
Frischgewicht in % des Stammrestgewichts	mittel	278	62	74	100	

IV. *Gallus gallus* L. Embryonales Hirn- und Körperwachstum

Gefundene Mittelwerte, Gewichte in mg

a) Frischgewicht

Bruttage	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr	Analysenzahl
8	25.3	(1.4)	27.0	24.1	77.8	1320	4
9	38.0	2.8	41.0	33.0	114.8	1930	2
10	57.5	5.8	52.0	45.2	160.5	2880	2
12	108.0	12.8	76.0	86.2	283.0	5790	2
14	198.5	34.3	99.2	112.7	444.7	12140	2
16	289.0	63.0	112.2	149.5	613.7	16360	2
18	375.0	94.0	138.5	184.5	792.0	24690	2
19 ^{1/2}	369.3	96.0	132.2	183.0	780.5	29600	2
21	399.0	104.0	130.0	176.0	809.0	31500	6

b) Trockengewicht

Bruttage	Hem	Cer	Big	Str	tot	Analysenzahl
8	2.8		3.3	2.7	8.9	1
9	4.1	0.3	4.6	3.7	12.7	1
10	6.2	0.6	5.9	5.0	17.7	1
12	11.4	1.6	8.1	9.6	30.7	1
14	21.1	3.9	10.9	13.3	49.2	1
16	33.0	7.6	12.9	18.5	72.0	1
18	49.7	13.4	17.9	25.7	106.7	1
19 ^{1/3}	55.0	16.2	19.3	28.7	119.2	2
21	63.2	18.6	20.8	29.7	132.3	6

(Vom 8. — 18. Tag Sammelwägungen)

V. *Phasianus colchicus* L. Embryonales Hirn- und Körperwachstum

Gefundene Mittelwerte; Gewichte in mg

Frischgewicht

Bruttage	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr	Analysenzahl
13	88				248	3870	2
18	255	59	120	138	572	9920	2
24	390	92	137	181	800	19400	4

Zum Vergleich die der Mittelkurve entnommenen Werte entsprechender Entwicklungsstadien von *Gallus domesticus*

Bruttage	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr	
11 ^{1/2}	92	10.5	69	73.5	245	4900	
15 ^{1/2}	263	55	109	140	567	14500	
18 — 21		(siehe Tab. IV)					

VI. *Coturnix c. coturnix* (L.). Embryonales Hirn- und Körperwachstum

Gefundene Mittelwerte; Gewichte in mg

a) Frischgewicht

Bruttage	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr	Analysenzahl
10	38	5	27	34.5	104.5	1280	1
13	60	12	43	45	160	2080	2
15	91	23.5	47.5	65	227	2970	1
17	126	37	56	70	289	4600	4

b) Trockengewicht

Bruttage	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr	Analysenzahl
10					11.3		1
13	6.4	1.4	4.9	5.3	18.0		2
15	11.1	2.9	5.9	8.3	28.2		1
17	19.3	7.2	8.2	10.8	45.5		4

VII. *Sturnus v. vulgaris* L., Adulthirn

Material: 12 ♂, 13 ♀

Körpergewicht: ♂ 82 g ♀ 75 g, mittel 78.5 g

		Hem	Cer	Big	Str	tot
Frischgewicht mg	♂	1265 ± 57	191 ± 9	167 ± 9	227 ± 11	1850 ± 65
	♀	1178 ± 56	181 ± 10	158 ± 8	211 ± 11	1728 ± 76
	m	1122 ± 14	186 ± 3	162 ± 2	219 ± 3	1789 ± 19
Trockengewicht mg	♂	274.0 ± 13	43.7 ± 2.3	41.5 ± 2.7	59.3 ± 4.0	418.5 ± 16
	♀	253.0 ± 13	41.6 ± 2.8	39.7 ± 2.8	55.7 ± 4.1	390.0 ± 21
	m	263.4 ± 3.2	42.7 ± 0.6	40.6 ± 0.6	57.5 ± 0.9	404.2 ± 4.6
Trockensubstanzgehalt %	♂	21.7 ± 0.4	22.9 ± 0.6	24.9 ± 0.8	26.2 ± 0.8	22.6 ± 0.5
	♀	21.5 ± 0.3	23.0 ± 0.5	25.1 ± 0.7	26.4 ± 0.8	22.6 ± 0.4
	m	21.6 ± 0.1	23.0 ± 0.1	25.0 ± 0.2	26.3 ± 0.2	22.6 ± 0.1
Frischgewicht in % des Stammrestgewichts	♂	559 ± 34	84.2 ± 3.9	73.7 ± 3.6	100	
	♀	559 ± 21	85.9 ± 4.7	74.9 ± 3.9	100	
	m	559	85.0	74.0	100	

m = mittel

Zu den Werten von ♂ und ♀ ist die mittlere Abweichung der Einzelwerte (σ), zu denjenigen des Mittels die mittlere Abweichung des Mittelwertes (ϵ) angegeben.

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum F^2}{n-1}} \quad \epsilon = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

VIII. *Turdus m. merula* L., Adulthirn

Material: 12 ♂, 3 ♀

Körpergewicht: mittel ca. 90 g

		Hem	Cer	Big	Str	tot
Frischgewicht mg	mittel	1163	194	206	248	1811
Trockengewicht mg	mittel	248	43.5	50	64.5	406
Trockensubstanzgehalt %	mittel	21.3	22.4	24.3	26.0	22.4
Frischgewicht in % des Stammrestgewichts	mittel	469	78	83	100	

IX. *Corvus c. corone* L., Adulthirn

Material: 5 ♂, 8 ♀, 7 Exemplare unbekanntes Geschlechts. Körpergewicht: mittel 500 g

		Hem	Cer	Big	Str	tot
Frischgewicht mg	mittel	6590	680	535	740	8545
Trockengewicht mg	mittel	1384	151	133	188	^Q 1856
Trockensubstanzgehalt %	mittel	21.0	22.2	24.9	25.4	21.7
Frischgewicht in % des Stammrestgewichts	mittel	891	92	72	100	

X. *Sturnus v. vulgaris* L., embryonales Hirn- und Körperwachstum

Gefundene Mittelwerte, Gewichte in mg

Frischgewicht

Bruttage	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr	Analysenzahl
8	25.2	1.5	20.3	18.5	65.5	1020	2
8 ^{1/2}	27.0	(1.5)	22.0	23.5	74.0	1150	1
9	28.0	2.3	23.6	23.6	77.5	1370	4
9 ^{1/2}	33.0	2.3	26.5	24.0	85.8	1610	2
10	34.5	3.2	21.8	25.8	85.3	1920	2
10 ^{1/2}	36.5	3.8	26.7	29.5	96.5	2230	3
11	42.7	3.7	31.4	31.2	109.0	2790	4
12	50.5	5.0	33.8	34.2	123.5	3770	2
12 ^{1/2}	57.0	5.0	36.0	39.5	137.5	4364	1
13	59.7	7.8	37.5	43.3	148.3	5265	3
pe 0 — 1/2	66.0	8.5	38.5	45.5	158.5	5036	10

XI. *Sturnus v. vulgaris* L., embryonales und postembryonales Hirn- und Körperwachstum

Ausgeglichene Mittelwerte, Hirngewichte in mg, Körpergewichte in g

a) Frischgewicht

Alter Tage	Hem	Cer	Big	Str	tot	Kpr
e 8	24.5	1.5	20.5	18.5	65.0	0.99
9	29.5	2.1	23.5	22.0	77.1	1.38
10	35.5	3.0	26.5	26.0	91.0	1.92
11	42.5	4.1	30.0	31.0	107.6	2.68
12	51.5	5.8	34.0	36.5	127.8	3.75
pe 0	62	8	38.5	43.5	152	5.2
1	76.5	13	43.5	50	183	8.2
3	130.5	27	55.5	67.5	280.5	13.0
5	221.5	52	70.5	91	435	23.0
7	376	88	89	124	677	41.0
9	624	120	114	158	1016	56.0
11	822	148	133	173	1276	67.0
13	974	169	148	185	1476	71.5
15	1083	187	158	196	1624	74.0
17	1168	199	165	203	1735	75.0
19	1225	205	170	209	1809	75.0
21	1255	208	173	213	1849	73.5
23	1265	210	173	213	1861	70.0
25	1275	210	172	213	1870	69.5
27	1282	210	171	213	1876	69.0
30	1292	209	169	213	1883	69.0
40	1318	202	162	212	1894	
50	1325	198	158	212	1893	78.5
60	1320	196	157	212	1885	
70	1312	194	156	212	1874	
80	1300	193	156	212	1861	
90	1292	192	156	212	1852	
120	1279	191	158	212	1840	
150	1265	190	160	213	1828	
180	1254	189	160	215	1818	
210	1243	187	161	217	1808	
240	1232	186	162	218	1798	
270	1222	186	162	219	1789	

b) Trockengewicht

Alter Tage	Hem	Cer	Big	Str	tot
pe 0	7.0	0.8	4.5	5.3	17.6
1	8.7	1.4	5.1	6.2	21.4
3	14.8	2.8	6.6	8.5	32.7
5	25.0	5.4	8.3	11.8	50.5
7	43.2	10.7	10.7	16.9	81.5
9	76.7	16.7	14.3	22.9	130.6
11	109.0	22.6	17.7	26.8	176.1
13	140.0	28.2	21.0	30.3	219.5
15	168.0	32.9	24.2	33.9	259.0
17	189.0	35.6	27.1	36.9	288.6
19	206.0	37.2	29.6	39.5	312.3
21	216.0	38.3	31.3	41.3	326.9
23	222.0	39.2	32.0	42.4	335.6
25	227.0	39.8	32.6	43.2	342.6
27	231.0	40.3	33.0	43.9	348.2
30	237.0	41.0	33.4	44.9	356.3
40	252.0	41.5	34.0	47.5	375.0
50	258.0	41.8	34.6	49.0	383.4
60	261.0	42.0	35.3	50.1	388.4
70	263.0	42.2	35.8	50.9	391.9
80	263.4	42.4	36.3	51.6	393.7
90		42.6	36.8	52.2	395.0
120		42.7	37.8	53.4	397.3
150			38.7	54.6	399.4
180			39.3	55.8	401.2
210			39.9	56.7	402.7
240			40.4	57.2	403.7
270	263.4	42.7	40.6	57.5	404.2

Bei der Berechnung des Trockensubstanzgehaltes aus den angegebenen Mittelwerten ist zu berücksichtigen, dass infolge der Auf- und Abrundung der Zahlen die erhaltenen Werte manchmal von den direkt berechneten etwas abweichen (vergl. Abb. 24 und 25). Dies wirkt sich namentlich bei den niedrigsten Werten aus, während bei den höheren die Differenz unwesentlich ist.

XII. *Columba livia* Gm.

a) Adulthirn

Material: 15 Exemplare, Körpergewicht: ca. 350 g

		Hem	Cer	Big	Str	tot
Frischgewicht mg	mittel	1190	330	300	400	2220
Frischgewicht in % des Stammrestgewichts	mittel	298	82.5	75	100	

b) Schlüpftag

Material: 15 Exemplare, Körpergewicht: 11.5 g

Frischgewicht mg	132	41	74	100	347
Trockengewicht mg	15	5.1	8	12.7	40.8
Trockensubstanzgehalt %	11.4	12.4	10.8	12.7	11.8

CURRICULUM VITAE

Als Sohn des THEODOR Sutter, Dr. phil., Chemiker in Basel, und seiner Gattin META, geb. RIS, wurde ich, ERNST SUTTER von Bühler (Appenzell A. Rh.), am 7. August 1914 in Basel geboren. In meiner Geburtsstadt besuchte ich die Primarschule, das untere Gymnasium, die oberen Klassen des Realgymnasiums und erwarb im Frühjahr 1934 das Maturitätszeugnis. Darauf immatrikulierte ich mich an der Universität Basel. Während meiner Studienzeit besuchte ich Vorlesungen und Kurse folgender Herren Professoren und Dozenten: A. BUXTORF, F. FICHTER, M. GEIGER, R. GEIGY, P. HÄBERLIN, A. HAGENBACH, E. HANDSCHIN, H. HEDIGER, F. JAEGER, E. PFUHL, A. PORTMANN, M. REICHEL, H. RUPE, G. SENN, O. SCHÜEPP, F. SPEISER, P. VOSSELER. Im Frühjahr 1938 bestand ich die wissenschaftliche Mittellehrerprüfung. Von 1938 bis 1942 versah ich die Stelle des zweiten und im Sommersemester 1942 diejenige des ersten Assistenten an der Basler Zoologischen Anstalt.

Die vorliegende Dissertation ist unter der Leitung von Herrn Prof. A. PORTMANN entstanden.