

matitis, Konjunktivitis, Urtikaria, Asthma. Die Allergien, welche durch diese verschiedenen Substanzen hervorgerufen werden, sind von dem Autor als «Gruppenüberempfindlichkeit gegen Körper von Chinonstruktur» zusammengefaßt, weil die eigentlichen und direkten Antigene nicht die Amine oder Nitrokörper als solche, sondern Chinonkörper sind, entstanden durch die Oxydation der Amine im intermediären Stoffwechsel.

Es hat sich gezeigt, daß in vielen Fällen von Überempfindlichkeit gegen Paraphenylendiamine auch Sulfonamide und Paraaminobenzoësäure als spezifische Antigene wirken und Hautüberempfindlichkeitserscheinungen hervorrufen. Es muß daher angenommen werden, daß auch Sulfonamide und Paraaminobenzoësäure im Stoffwechsel in Chinonkörper umgewandelt werden können. In der Tat konnte die Bildung derartiger metabolischer Oxydationsprodukte unter verschiedenen Versuchsbedingungen wahrscheinlich gemacht werden.

Alle hier genannten chemischen Substanzen sind selbst nach oxydativer Umwandlung in Chinonkörper unvollständige Antigene, sogenannte Haptene. Nach Ver-

bindung mit hochmolekularen «Schleppersubstanzen» werden Haptene in Vollantigene umgewandelt. Die Chinonkörper haben eine sehr große Affinität zu verschiedenen hochmolekularen Bestandteilen des tierischen Organismus, wie z. B. Polypeptide, Proteine, Lipoide, usw., die bekanntlich als Schlepper wirken können. Durch chemische Verbindung der Chinonkörper mit diesen Körperbestandteilen und nachfolgender Polymerisation der Verbindungsprodukte, z. B. von Chinon/Eiweiß-Verbindungen, entstehen Vollantigene.

Es ist bekannt, daß eine große Anzahl der gleichen Amine und Azo-Farbstoffe Krebszeuger sind (Anilin-krebs, Buttergelbkrebs), und fast alle aromatischen Amine können atypische epitheliale Wucherungen hervorrufen. Wie im Falle der sensibilisierenden Wirkung ist die Erzeugung atypischer epithelialer Wucherungen von der metabolischen Umwandlung der Amine und Azo-Farbstoffe in Chinonkörper abhängig. In diesem Falle jedoch scheint die Affinität der Chinonkörper zu den Nukleoproteiden der Chromosomen von ausschlaggebender Bedeutung zu sein.

Die Paläoneurologie am Beginn einer neuen Phase

Von TILLY EDINGER, Cambridge, Mass., USA.¹

«Fossile Gehirne»

Wie man lange Zeit nach bestem Wissen sagen konnte «L'homme fossile n'existe pas», so muß man heute gestehen: Fossile Gehirne gibt es nicht. Mumifiziert und geschrumpft in trockenem Klima oder gererbt und verquollen im Moor hat sich Gehirnsubstanz jahrtausendelang erhalten. Fossilisation ist demnach möglich. Aber alles, was gelegentlich als versteinertes Gehirn beschrieben worden ist, war entweder *lucus naturae* oder die gehirnähnliche Steinausfüllung einer fossilen Schädelhöhle, deren lebendiger Inhalt schon verwest war, als der Schlamm oder Sand eindrang, der später zu Stein erhärtete. Solche Steinkerne oder auch künstliche Schädelhöhlenausgüsse meinen wir, wenn wir leichthin von fossilen Gehirnen sprechen. In fossilen Schädeln erhielt sich zwar keine so oder so veränderte Gehirnsubstanz, unverändert aber die Form der Vorzeitgehirne – dadurch daß es ja einst das lebende Gehirn war, das der Innenseite der Schädelkapsel ihre Form gegeben hat.

In der Klasse Mammalia (von der insbesondere hier die Rede sein wird) haben in den meisten Ordnungen all die Teile des Gehirns, die von außen sichtbar sind, durch die Meningen hindurch jedes Detail ihrer Ober-

fläche dem Schädel eingeprägt. Durch die vergleichende Anatomie der rezenten Wirbeltiere wissen wir, in welch hohem Maße am Gehirn die Form die mikroskopische Struktur, das so sehr verschiedene Größenverhältnis der Teile die jeweilige Bedeutung ihrer respektiven Funktion widerspiegelt. Es ist dadurch völlig klar, daß auch an Hirnschädelausgüssen beispielsweise nicht nur relativ große Riechbulbi scharfem Geruchssinn des ausgestorbenen Tiers entsprechen, sondern natürlich auch, wie bei einem wirklichen Gehirn, ein ausgedehntes und gefurchtes Neopallium mehr Möglichkeit zu geistigen Funktionen – nämlich größere zytoarchitektonische Differenzierung als bei einem kleinen glatten Neopallium – bedeutet. Die Paläoneurologie hat sich um Schlüsse auf Details der ja nichterhaltenen inneren Struktur bisher kaum bemüht; aber zu solchen ist sie nunmehr auch berechtigt.

Bisher...

Leser der «Experientia» kennen aus der Paläoneurologie möglicherweise nur KAPPERS' Beitrag zu dem der Stammesgeschichte des Menschen gewidmeten Heft (Vol. II, Fasc. 8, 1946). Manche mögen sich gefragt haben, ob solcherlei Forschung denn irgendwelchen Wert hat – weshalb sich sogar dieser größte Hirnanatom unserer Zeit mit den Durchmesserindices und der Anordnung der Furchen am Stirnlappen fossiler Hominiden be-

¹ Museum of Comparative Zoology at Harvard College. – These investigations are being aided by a grant from the Milton Fund of Harvard University.

schäftigt hat? Tatsächlich läßt sich bezweifeln, daß die gefundenen Unterschiede so variabler Züge von Bedeutung sind. Aber man erhofft eben von jedem erkennbaren Detail der Schädelausgüsse von Menschenvorfahren Aufschlüsse darüber, wie die gegenwärtige Spezies der Gattung *Homo* ihre charakteristischste Eigenschaft, ihren *sapiens*-Charakter erworben hat. Vermutlich ist die einzige Tatsache, die wir darüber erfahren können, etwas, das sich in nackten Zeit- und Volumzahlen ausdrücken läßt. Einzigartig in der Geschichte der Tierwelt hat sich in dem für diese Geschichte minimalen Zeitraum von wohl nur einer halben Million Jahren, von der *Pithecanthropus*-stufe zur Neandertalerstufe, ohne erhebliche Zunahme der Körpergröße, das durchschnittliche Hirnvolumen veranderthalbfacht. Weiter unten werden wir zwar darauf zu sprechen kommen, daß weder die absolute noch die relative Größe des Gesamthirns eine erkennbare Bedeutung hat; es gibt auch heute *Homo sapiens* mit so großen Gehirnen wie sie *H. neandertalensis* hatte und solche mit Gehirnen von *Pithecanthropus*-kleinheit. Die Unterschiede der Durchschnittsgrößen des Gehirns von Menschenvorfahren und Menschen sind aber von hoher Bedeutung, denn erstens erfolgte die Vergrößerung durch Volumzunahme des Großhirns allein und durch eine Ausdehnung des Neopalliums, zweitens war sie ein phylogenetischer Vorgang.

Man verdankt es natürlich dem allgemeinen Interesse für die Entstehung des Menschen, daß Paläontologen, Anthropologen oder Anatomen von fast jedem, ja von Scherben der fossilen Hominidenschädel Ausgüsse gemacht haben. Im Gegensatz dazu ist das nichthominide Material der Paläoneurologie mehr oder weniger durch *Zufälle* zustande gekommen. Unzerdrückte fossile Schädel wurden gelegentlich zum Ausgießen benutzt, wenn sie nicht gerade Unika waren; zufällig gefundene Schädelhöhlensteinkerne wurden beschrieben. Eine mitteloligozäne Fazies in den USA. besteht aus sehr feinkörnigem Sandstein – daher besitzen viele Sammlungen daraus Schädel, deren Knochen von den schön geformten Steinkernen teilweise abgeblättert und leicht weiter zu entfernen sind. In der Ordnung Sirenia bestand die Schädelkapsel schon immer, wie heute, aus dicken spröden Knochen; deren Innenseite ist fast glatt: Juga cerebralia fehlen ihr, weil der Großhirnmantel niemals Furchen entwickelt hat. Infolgedessen liegt der Steinkern darin wie ein Ei in der Schale und fällt leicht heraus, wenn Natur oder Mensch den Schädel zerbricht. Von dieser Ordnung kennen wir daher eine ganze Anzahl Gehirne aus mehreren Perioden ihrer 50 Millionen Jahre langen Geschichte. Die in harte Steinknoten eingeschlossenen winzigen Cranien der ältesten Wirbeltiere konnten auf keine andere Weise genau untersucht werden als durch Abschleifen und vergrößernde Übertragung der Schlitte auf Wachsplatten. Diesem Umstand verdankt man STENSIÖS prachtvolle Modelle der Hohlräume, die vor

wohl 500 Millionen Jahren vom Gehirn (und Nerven und Sinnesorganen) erfüllt waren: «Gehirne» archaischer Panzerfische. Zwischen diesen ältesten Gehirnen der niederen Klasse, Agnatha, und dem zuallerletzt entwickelten der höchsten Klasse, Mammalia, dem Menschenhirn der letzten Jahrzehntausende, ist in den geologischen Zeiträumen und im System der Wirbeltiere die stattliche Anzahl bisher beschriebener fossiler Gehirne zerstreut.

Bei solch unzusammenhängendem Material war nicht viel wissenschaftliches Vergleichen der fossilen Gehirne miteinander möglich (verglichen wurde gewöhnlich das Gehirn möglichst nahe verwandter lebender Tiere), und doch haben schon viele ihre pure Anatomie weit überschreitende Kenntnisse vermittelt. Ähnlichkeit des Gehirns jener Panzerfische mit dem des Neunauges unterstützte die Erkenntnis, daß sie nicht echte Fische gewesen sind, wie man erst geglaubt hatte, sondern Vorfahren der lebenden Zyklostomen. Bei dem ältesten befiederten Tier fand sich ein Gehirn, das durchaus nicht dem Typ heutiger Vogelhirne entspricht; *Archaeopteryx* hatte noch das Gehirn seiner Reptilvorfahren. Auch ein ohne Nachkommen ausgestorbenes frühtertiäres Säugetier vom Habitus eines großen Nashorns, *Uintatherium*, hatte ein vom Rhinoceros (Abb. 1C, rechts) sehr verschiedenes Gehirn (Abb. 1D): es war viel primitiver in der Kleinheit

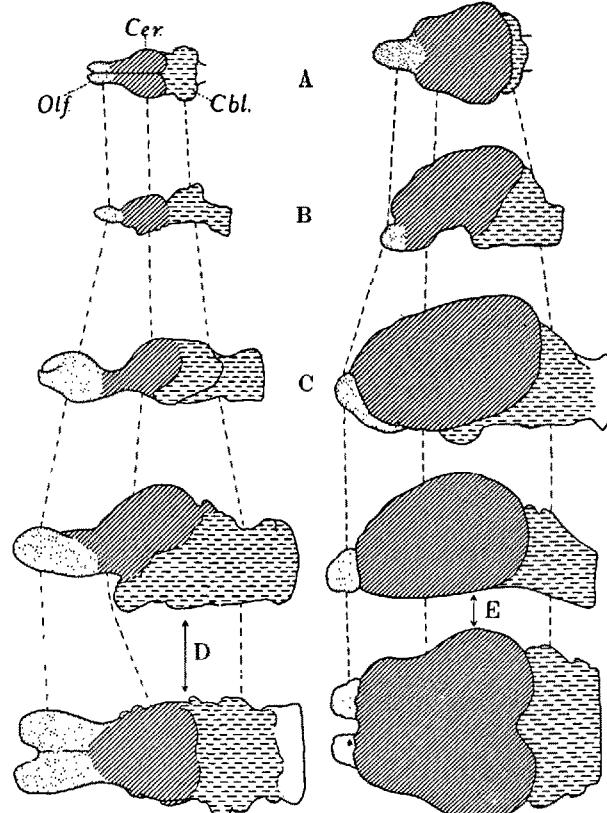


Abb. 1. OSBONS «Gehirnproportionen altertümlicher (links) und moderner (rechts) Säugetiere ähnlicher Größe. Riechbulbi gepunktet, Großhirn schraffiert, Kleinhirn + Oblongata gestrichelt». A *Arctocyon-Canis*; B *Phenacodus-Sus*; C *Coryphodon-Rhinoceros*; D *Uintatherium*; E *Menodus*.

des Hemisphärenhirns. Daß das Gesamthirn dieses mitteleozänen Riesen relativ zu Gesamtschädel und Körper relativ klein war, entspricht nur den Verhältnissen bei lebenden Riesensäugern. Ebenso wiederholt sich z. B. die relative Kleinheit des Gehirns großer ausgestorbener Reptilien bei den lebenden Riesen-Schlangen – das wohlbekannte Phänomen hat nur bei Dinosauriern mehr Aufsehen gemacht. Aber daß bei natürlichen Riesenformen, wie bei krankhaft riesenwüchsigen Menschen, die Hypophyse relativ zum Gehirn sehr groß sein kann, ist an fossilen, an Dinosaurierschädelhöhlen entdeckt worden¹. Bei einem der größten Dinosaurier macht die Fossa hypophyseos $1/10$ des Cavum cranii aus. NOPCSA zeigte, daß dies bei kleineren Dinosauriern nicht der Fall ist. Natürlich war an der Beziehung zwischen dem Riesenvolumen der das Wachstum regulierenden Drüse und dem stammesgeschichtlich entwickelten Riesenwuchs nicht zu zweifeln. Die tatsächliche Beobachtung des Zusammenhangs aber hat NOPCSA nicht gemacht: das ihm zur Verfügung stehende Material waren nämlich oberjurassische Vertreter der zwei Dinosaurierstämme, die gleichzeitig gelebt hatten und schon seit der Trias völlig getrennt waren, d. h. es bestand nicht aus Stufen einer Stammesgeschichte.

Als Tatsache ist die Vergrößerung der Hypophyse bei der Evolution von Großformen erst neuerdings beobachtet worden. Neben den Resten eines dem Strauß ähnlichen subfossilen Riesen, *Aepyornis maximus*, findet man auf Madagaskar auch eine Reihe kleinerer Aepyornithiden, aus denen die Riesenart hervorgegangen ist. Während der Entwicklung vom eineinhalb Meter hohen Vogel bis zum 3 m hohen hat das Volumen des Großhirns um $4/5$ zugenommen; das der Hypophyse hat sich verachtigt². In der Stammreihe vom schafsgroßen *Mesohippus* zum heutigen Pferd haben sich Länge und Breite des Großhirns verdoppelt; die Länge hat sich auch bei der Hypophyse verdoppelt, die Breite ist aber heute 4–5mal so groß als bei dem oligozänen Pferdchen³.

So haben die fossilen Gehirne – meist heute nicht mehr vorkommende Hirnformen – unser Wissen vom Bau der Wirbeltiere schon sehr erweitert. Darüber hinaus aber geht die Aufgabe der Paläoneurologie, die stammesgeschichtliche Entwicklung der Gehirne durch die Zeiten zu verfolgen. Nur die Paläoneurologie hat ja Zugang zu den Dokumenten der Gehirngeschichte. Die Nachbarwissenschaften wollten denn auch von der Paläoneurologie – wenn überhaupt etwas – Ergebnisse dieser Art haben. Frühtertiäre Säugergerichte mit den Gehirnen späterer Tiere, die nicht die Nachfahren der frühen Formen waren, vergleichend, haben große Geister auf Material, das wirklichen Geschichtsablauf gar nicht zeigen konnte, große Theorien begründet. Diese Theorien sind in wissenschaftliche Werke und

Lehrbücher verschiedenster Art – bis hinein in die Literatur unsrer Tage – als Fakten übergegangen. Es ist deshalb nötig, das was als Irrtum erkannt worden ist, hier einmal offiziell zu verabschieden.

Irrtümlich war einmal die Vorstellung, daß Wirbeltiere früherer Zeiten «kleine Gehirne» hatten. Sie stammt wohl daher, daß unter den ersten Entdeckungen der Fossilienjäger im amerikanischen mittleren Westen die mesozoischen Riesendinosaurier und die frühtertiären riesigen Endformen ausgestorbener Stämme der Säugetiere am eindrucksvollsten waren. MARSH¹ dekretierte: Alle tertiären Säugetiere hatten kleine Gehirne; das Gehirn der Säuger hat während der Tertiärzeit allmählich an Größe zugenommen, das der Reptilien und Vögeln anscheinend seit der Jurazeit. Zum Beweis konstruierte MARSH Zeitserien als scheinbare Entwicklungsreihen mit Schädelausgüssen, die er eben zur Hand hatte. Er zeigte z. B., daß die Gehirnhöhle ein «zunehmend» größerer Teil des Schädels ist, und zwar bei a) dem oben erwähnten größten Landsäuger des Mitteleozäns, *Uintatherium* (Ordnung Dinocerata), b) dem unteroligozänen Riesen *Brontotherium* (Ordnung Perissodactyla, Superfamilie Brontotherioidea), c) dem viel kleineren, lebenden *Equus* (Ordnung Perissodactyla, Superfamilie Eupoidea). Nicht nur sind diese Gattungen nicht voneinander abgestammt, sondern es ist zufällig auch noch jede von ihnen das Ende einer Stammesgeschichte – einer Evolution, die von den beiden andern seit vielen Millionen Jahren getrennt verlaufen war. Um die Idee allgemein zunehmender Hirngröße und dadurch zunehmender «brain power» *ad absurdum* zu führen, genügt es eigentlich, sich daran zu erinnern, daß das Gehirn kleiner Ponys absolut kaum mehr als halb so groß, relativ zum Körper aber erheblich größer ist als das der Hausrinde.

Was da zu beweisen versucht wurde, war der Glaube an zunehmende Vervollkommenung in der Natur mit dem «Gehirntier» *Homo sapiens* als Krone der Schöpfung. Die Natur sollte ferner jene nie durch Tatsachen belegte Vorstellung bestätigen, daß unter den Kulturmenschen die mit dem größten Gehirn am besten vorankommen. Zuerst war es nur eine von MARSHS Behauptungen, daß während jeder Periode der Vorzeit das Gehirn im Aufstieg begriffener Gruppen größer, das vor dem Aussterben stehender Gruppen kleiner als die Durchschnittsgehirngröße der Zeit war. «Durchschnittsgröße» war ein völlig imaginärer Begriff, aber das Phänomen schien nun einmal präzis ausgedrückt. Das Aussterben von Zweigen und Stämmen von jederlei Getier zu allen Zeiten der Erdgeschichte ist ein ungeheures Rätsel; aber ausgerechnet das Gehirn wurde als «one of the single organs whose development has been a decisive factor in the preservation or extinction of races»² angesehen. «The evolution of the Mammalia has proceeded along the lines of an invariable improvement of the higher nervous activity. The main peculiarities in the work of the cortical cells... were the object of natural selection»³. In Abb. 1 reproduzieren wir eine Zusammenstellung, die das beweisen sollte. OSBORN

¹ C. O. MARSH, *On the size of the brain in extinct animals*. Nature 32 (1885); *Brain Growth* (S. 57–67 in: *Dinocerata*. U. S. Geol. Surv. Monogr. 10, 1886).

² H. F. OSBORN, *Causes of extinction of the archaic orders of Eocene Mammalia* (S. 172–175 und Fig. 71 in: *The Age of Mammals* (New York, 1910). *Inadaptation of small brain* (S. 881–883 und Taf. 49 in: *The Titanotheres of ancient Wyoming, etc.*, U. S. Geol. Surv. Monogr. 55, 1929).

³ S. DAVIDENKOV, *Types of nervous system in man, their heredity and evolution*. J. Mental Sci. 93, (1947).

¹ F. NOPCSA, *Die Riesenformen unter den Dinosauriern*. Cbl. Min. Geol. Palaeont. (1917).

² T. EDINGER, *The pituitary body in giant animals, fossil and living: A survey and a suggestion*. Quart. Rev. Biol. 17 (1942).

³ T. EDINGER, *Evolution of the horse brain*. Geol. Soc. Amer. Memoir 25 (1948).

Maßstäbe für die jeweilige «brain capacity» – die im Überleben in der Natur triumphierende Macht – waren: 1. «Absolute size and weight of the brain», 2. «Ratio of brain weight to body weight», aber auch tatsächliche Merkmale fortgeschritten Gehirne, 3. «Development of convolutions», 4. «Proportions between frontal and parieto-occipital lobes of the cerebrum». OSBURNS Bild stellt die weniger und die mehrbegabten Gehirne von Säugetieren ähnlicher Lebensweise und Größe einander gegenüber, wozu allerdings nebenbei bemerkt werden muß, daß in kaum einem Fall bekannt sein konnte, wie groß das Individuum war, dem das betreffende Gehirn gehört hatte. Die linke Kolonne repräsentiert die Säugetiere älterer Tertiärschichten, «very generally distinguished by small brains... Limited brain power and arrested brain evolution placed these archaic quadrupeds at a great disadvantage.» Aber mit den abgebildeten fossilen Gehirnen kann man zufällig gerade das Gegen teil von dem beweisen, was sie zeigen sollten. Von den vier Vertretern des neurologischen Handikaps sind nur *Coryphodon* und *Uintatherium* ausgestorben – d.h. man hat bisher keine Tiere gefunden, die ihre Nachkommen sein könnten. *Arctocyon* hat zwar als Gattung das Paleozän nicht überlebt; die Form ist aber «nicht gestorben, sondern verwandelt worden»: aus den Arctocyoniden haben sich alle späteren Carnivora entwickelt. Und mit ziemlicher Sicherheit wird angenommen¹, daß paleozäne Phenacodontiden die Ahnen der Perissodactyla sind. Umgekehrt ist gerade mit OSBURNS einzigem Vorzeitbeispiel für Tiere mit vielversprechendem Gehirn, *Menodus*, der Titanotheriidenstamm vor 35 Millionen Jahren ausgestorben. Selbstverständlich kann die Paläoneurologie keinen Beweis dafür erbringen, daß ein hochentwickeltes Gehirn dem Überleben in der Natur günstig ist. Sogar heute, d.h. im Zeitalter des Menschen, sind die zahlreichste Gruppe der Säugetiere die Nager, also eine Gruppe, deren Gehirn auf primitiver Stufe stehengeblieben ist. Das Opossum, ein Beuteltier, das von allen lebenden Säugetieren das primitivste Gehirn besitzt, hat durch die ganze Tertiärzeit hindurch bis heute hier in Nordamerika floriert, wo die Mehrzahl der mit prächtigen Gehirnen begabten höheren Säugetiere vor Beginn der historischen Zeit ausgestorben sind, wie Elefanten, Tiger und Pferde.

Die Paläoneurologie konnte keinen wesentlichen Beitrag zur stammesgeschichtlichen Entwicklung liefern, solange sie Gehirne miteinander verglich, die zwar aus sukzessiven Perioden der Erdgeschichte stammten, aber nicht von Tieren, die sich sukzessive auseinanderentwickelt hatten. Zur Klarstellung einer wirklichen Gehirnevolution müssen zwei Voraussetzungen erfüllt sein. Es muß eine Stammesgeschichte – die Entstehung geologisch jüngerer Formen aus Formen der vorhergehenden Zeit – an der allmäßlichen Veränderung der Knochen und Zähne zweifelsfrei erkannt worden sein. Die Gehirne möglichst aller Phasen solch eines historischen Ablaufs müssen untersucht werden. Die einzigartige historische Aufgabe der Paläoneurologie konnte also erst in Angriff genommen werden, als die Materialbeschaffung nicht mehr dem Zufall überlassen blieb.

¹ G. G. SIMPSON, *The principles of classification and a classification of mammals*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85 (1945).

Jetzt...

Der Wendepunkt trat ein, als man die osteologisch und odontologisch so wohl studierte stammesgeschichtliche Entwicklung des Pferdes durch bessere Kenntnis des einzigen erforschbaren Weichorgans, des Gehirns, ergänzt sehen wollte. Zwar waren zuvor aus drei Phasen je ein und aus einer andern Phase drei Steinkerne beschrieben worden. Aber damit kannte man doch nur einzelne Gehirne aus 4 der 9 Gattungen, in die man – inklusive fossile *Equus* – die in der lebenden Spezies *Equus caballus* gipflende Stammlinie einteilt. Noch immer ist *Equus* ein «Paradepferd der Abstammungslehre». Die ihm vorausgegangenen Gattungen gehen so ineinander über, daß der Beginn der einen und der Anfang der nächsten anatomisch kaum definierbar ist. Diese Ahnenreihe ist bis zurück in die Schichten, welche die ältesten Unpaarhufer enthalten, festgestellt worden.

Die ältesten Reste der Unterklasse Eutheria der Klasse Mammalia fand man in spätmesozoischen Schichten. Diese Unterklasse (die placentalen Säugetiere) bestand also von den Beuteltieren getrennt schon vor wohl 130 Millionen Jahren. Die Ordnungen der Placentalier entwickelten sich auseinander schon zu Beginn der Erdneuzeit (Tertiär und Quartär), im Paleozän. In den darauf folgenden untersten Schichten des Eozäns findet man die Ordnung Perissodactyla bereits in deutlich verschiedene Familien aufgezweigt. Hier hat das kleine *Hyracotherium* (gewöhnlich – aber nach den Nomenklaturregeln unrichtig – *Eohippus* genannt) an Knochen und Zähnen all die besondern Merkmale, durch deren phylogenetische Fortentwicklung die heutigen Vertreter seiner Familie (Equidae) entstanden sind; die sehr starke Mittelzehe der behuften Füße wird bei seinen immer größeren Nachkommen noch stärker und länger werden, die Seitenzehen werden verlorengehen, die Schnauze wird sich verlängern und die bereits typisch behöckerten Zähne werden komplizierter gebaut und höher werden. Verschiedene Zweige der Equiden entwickelten sich in mehreren Erdteilen und sind ausgestorben. Die *Hyracotherium* mit *Equus* verbundenen Gattungen haben alle in Nordamerika gelebt. Von ihnen haben nun Museen der USA., von der Ostküste bis zur Westküste, Schädelausgüsse machen und Steinkerne präparieren lassen. Nur von einer Gattung, von der überhaupt noch kein ganzer Schädel gefunden ist, konnte natürlich auch kein Gehirn studiert werden; aber von fast allen andern kamen mehrere, bis zu 7 zusammen. So wurde es zum erstenmal möglich, zu sehen, wie sich ein Gehirn in 55 Millionen Jahren verändert hat: vom Untereozän an bis heute¹.

Daß die Studie dieses einen Falles die oben berichteten Anschauungen der früheren Paläoneurologie

¹ T. EDINGER, *Evolution of the horse brain*, Geol. Soc. Amer. Memoir 25 (1948).

widerlegte, mag nebenbei erwähnt sein. Das Gehirn des kleinen ältesten Equiden war etwa halb so lang als sein Schädel (Pferd: weniger als $\frac{1}{3}$) und auch im Verhältnis zum Körper ganz erheblich größer als das seiner großen Nachkommen; ferner war es äußerst primitiv und hat doch der Lebenskraft der Familie keinen Abbruch getan. Die wesentlichen Ergebnisse der Studie sind anderer Natur.

Die vergleichende Anatomie der heute funktionierenden Gehirne hatte uns gelehrt, daß die Gehirne jeder taxonomischen Gruppe für die ganze Gruppe charakteristische Merkmale aufweisen. Für unsere phylogenetische Betrachtung sind dabei zwei Merkmale am wichtigsten: 1. Je höher ein Tier im System steht («vom Fisch zum Menschen»), einen desto größeren Teil des Gehirns bildet das Großhirn. Unter den Säugetieren ist auch der Umfang des nichtolfaktorischen Teils des Hirnmantels charakteristisch; bei den niederen Säugetieren ist das Riechhirn relativ groß, das Neopallium relativ klein – das Neopallium höherer Säugetiere wie der Huftiere ist umfangreich und gefurcht. 2. Da sich diese oberflächliche Zellschicht nur flächenförmig ausbreiten kann, während die zugehörige Fasermasse sich kubisch ausdehnt, muß sich das Neopallium in Falten legen; es muß je mehr Furchen haben, je größer das Tier ist.

Wir hatten uns angewöhnt, diese Stufenreihe der heutigen Säugetiergehirne so anzusehen, als repräsentierten ihre Stufen die verschiedenen möglichen Phasen stammesgeschichtlicher Hirnentwicklung. Das kann man aber von solchem Material gar nicht erwarten: diese Gehirne gehören ja den momentanen Endformen von Tiergruppen an, deren Fortentwicklung seit langer Zeit von der der andern getrennt und selbständig verlaufen ist. Daß zunehmender Fortschritt in zunehmender Vergrößerung des Großhirns und Ausdehnung seines Neopalliums besteht, hat auch die nunmehr bekannte wirkliche Phylogenetese eines Gehirns gezeigt; aber das Wie dieses Vorgangs entsprach in bedeutsamen Einzelheiten nicht den Vorstellungen, die durch «horizontalen» Vergleich, d.h. am Material der Gegenwart gewonnen worden waren.

Um die Bedeutung der «vertikalen» Untersuchungsmethode in der hier geforderten Kürze wenigstens anzudeuten, werden wir in der nun folgenden Übersicht über die Geschichte des Pferdehirns in einigen Perioden «horizontale» Umschau halten – d.h. wir werfen ein paar Seitenblicke auf Gehirne anderer Säuger der betreffenden Zeit. Wir können auch zeigen, was heute aus jenen Gehirnen geworden ist; aber bei fast allen fehlt uns die Kenntnis der Zwischenstufen ihrer Geschichte.

Untereozän. – Bei *Hyracotherium* (Abb. 2a) lagen Riechbulbi, Großhirn, Mittelhirn und Kleinhirn hintereinander; die Einsenkung der Steinkernoberseite hinter den Großhirnhemisphären entspricht dem freiliegenden Dach des Mittelhirns. Das Großhirn nahm nur $\frac{2}{5}$ der Hirnlänge ein; es war weder höher noch breiter als das Kleinhirn. Die Fissura rhinalis verlief etwas über der Mitte der Hemisphärenhöhe: sie ist in der Ansicht von oben zu sehen. Das Neopallium war also nur eine kleine dorsale Kappe. Darin verliefen auf der rechten Hemisphäre drei leichte, kurze Furchen, auf der linken nur eine. Solche Rechts/links-Verschiedenheit findet man auch an heutigen Gehirnen mit nur einem oder wenigen Sulci. Es ist aber bemerkenswert, daß die Sulci der noch heute primitiven Gehirne (z.B. Abb. 4d) anders liegen als die beim Eohippus. Man darf jene also nicht mehr als Vorläufer der komplizierteren Furchen höherer Säugetiere betrachten; es scheint vielmehr, daß die Mantelfurchung sich innerhalb jeder Ordnung selbständig entwickelt hat. Die Sulci des Eohippus, in diesem Stadium schwerlich identifizierbar, wurden durch das Verfolgen ihrer späteren Geschichte als die stammesgeschichtlichen Anlagen von drei der vielen Furchen des *Equus*-Gehirns erkannt. Die kaum ange deuteten Sulci sind das einzige, was am Eohippus- Gehirn vielleicht als Spezialisierung angesehen werden kann. Während also in Skelett und Zähnen *Hyracotherium* als Equide spezialisiert war, war sein Gehirn auf einer Entwicklungsstufe sozusagen halbwegs zwischen den Reptilahnen der Säugetiere (mit noch kür-

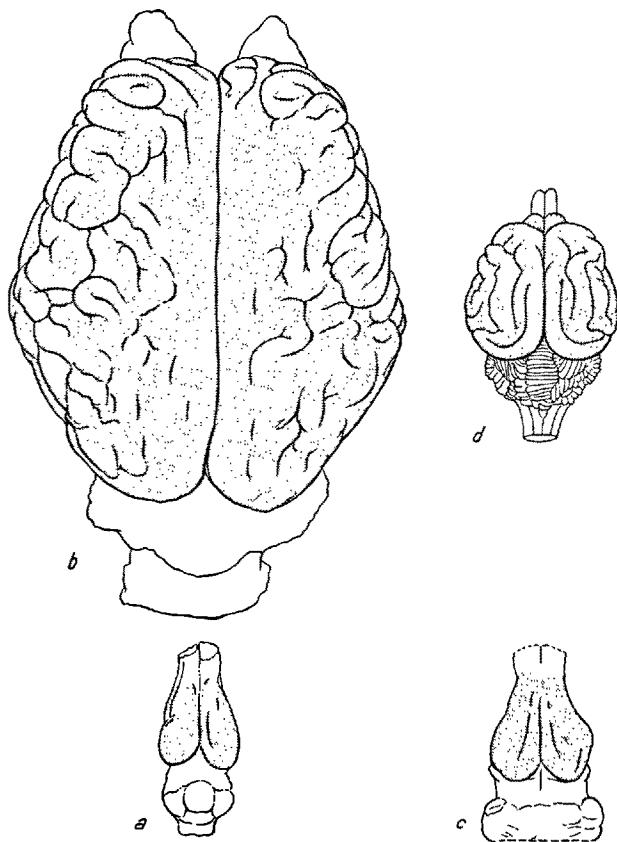


Abb. 2. Equidae (a *Hyracotherium*, b *Equus caballus*) und Carnivora (c *Arctocyon*, d *Felis domesticus*) des Frühtertiärs und der Jetzzeit. Hirnschädelausgüsse (d Gehirn) von oben; schattiert: Großhirn; x etwa $\frac{1}{2}$.

zarem Cerebrum und schmälerem Cerebellum) und *Equus* (Abb. 2b).

Heute hat nur das Beuteltier Opossum ein ähnliches Gehirn; aber die wenigen bisher bekannten paleozänen und untereozänen Placentaliergehirne unterscheiden sich vom Eohippusgehirn nur in Details, z. B. kommen breitere Großhirne vor. Sie sind alle ähnlich primitiv, d. h. auf einer Entwicklungsstufe, die ein Zoologe subplacental nennen würde. Abb. 2c ist eine Zeichnung nach einem Gipsabguß (American Museum of Nat. Hist., Nr. 10431) des Pariser Originals eines paleozänen *Arctocyon*-Gehirns, dem Vorder- und Hinterende fehlen. Deutlicher als OSBURNS schematisierte Darstellung wohl desselben Stücks (Abb. 1A, links) zeigt die Zeichnung die große Ähnlichkeit der Gehirne des Urraubtiers und des Urpferdes. Gewiß war *Arctocyon* als Carnivore primitiv, er hatte noch nicht das Brechscheren-Zahnpaar späterer Formen – aber er war spezialisiert als Raubtier, mit spitzigen Backzähnen und scharfen Klauen. Sein Gehirn aber weist eher auf die Ahnen der Raubtiere zurück als daß es Ähnlichkeit mit Raubtiergehirnen der Jetztzeit hätte (Abb. 2d, nach REIGHARD und JENNINGS; 3b, nach SISSON). Es hat dasselbe kurze, weder Bulbi noch Mittelhirn überdeckende, schlanke, kaum gefurchte Großhirn wie *Hyracotherium*; dieses ist hier sogar schmäler als das Cerebellum (an dem der Gipsabguß keine Details erkennen läßt). Übrigens ist auch die Größe dieses paleozänen Gehirns ähnlich der des untereozänen, und dabei entstammt es einem 240 mm langen Schädel, während der zu unserem Eohippusgehirn gehörende Schädel ungefähr 135 mm lang gewesen sein dürfte. Heute sind aber Gehirne soviel größerer Tiere komplizierter gefurcht als die kleinerer. Selbst in dem folgenden Zeitabschnitt findet man noch Anzeichen davon, daß nicht nur im Tempo der Spezialisierung, sondern auch in bezug auf Größe die *stammesgeschichtliche Entwicklung des Gehirns vom Körper unabhängig* war. Ein Beispiel ist der mitteleozäne Riese *Uintatherium*: keiner der vielen Untersucher dieses Gehirns (Abb. 1D) hat Sulci entdecken können. Ein weiteres Beispiel liefert die Geschichte der Equiden selber.

Mittteleozän. – *Orohippus* war nicht größer als sein unmittelbarer Vorfahre *Hyracotherium*. Am Hinterfuß waren die Rudimente der Zehen I und V verschwunden, aber der Vorderfuß war noch immer vierzehig und die Zähne waren kaum merklich verändert. Im Gegensatz zu diesem fast völligen Stillstand in der Entwicklung der Hartteile hatte sich das Gehirn entscheidend fortentwickelt, die frühere Skelettspezialisierung quasi einholend.

Das Gehirnmaterial dieser Phase besteht nur aus dem Mittelteil einer Großhirnhemisphäre und einem Kleinhirn mit dem anschließenden, vom caudalen Großhirn modellierten Teil des Schädeldachs. Das Mittelhirn war ganz oder fast ganz von der Oberfläche

des Gehirns verschwunden, d. h. durch Großhirnausdehnung überdeckt. Das Neopallium ist nun von richtigen Furchen durchzogen. Die Fossa Sylvii ist ange deutet, eine der beim Eohippus kurzen Furchen verlängert, und ein neuer Sulcus ist aufgetreten in dem untersuchten Abschnitt; weitere mögen in den noch unbekannten Feldern vorhanden sein. Am Kleinhirn war bei Eohippus nur eine Furche erkennbar, vermutlich nur eine vorhanden gewesen: die Fissura prima. Sie teilte die Vermisregion in zwei vordere Drittel und ein hinteres Drittel: die Regio vermicana des Lobus anterior und die Region der Lobi medius + posterior. Der Vorderlappen ist bei *Orohippus* in absoluter Größe unverändert, aber er bildet nun kaum mehr die Hälfte der Vermislänge. Die Fissura prima war vorwärts gerollt durch Ausdehnung des Lobus medius, der sich auch hoch aufgewölbt und in Lobuli unterteilt hat.

Als ich die zwei Gehirnfragmente von *Orohippus* beschrieb, war ich mir über den Zusammenhang zwischen dem am Großhirnstück angedeuteten Fortschritt (stärkere Furchung = größere zytoarchitektonische Differenzierung) und dem am Kleinhirn beobachteten (größerer Lobus medius) nicht klar. In der Übersicht über die Serie der Großhirne von *Hyracotherium* bis *Equus* habe ich mir eine vorsichtige Vermutung erlaubt¹: Vielleicht dürfe man aus der Veränderung der Form des Stirnlappens – vgl. Abb. 2a mit b, 4a mit b! – schließen, daß sich Stirnlappen-Cortex innerhalb der Equidenstam mesgeschichte entwickelt habe, daß also am schmalen Vorderende der Eohippushemisphären motorische Felder lagen. Nun ist zwar gerade von *Orohippus* die Form des Stirnlappens nicht bekannt; aber nach der Lektüre der Werke von LARSELL² sehe ich, daß auch die Erwerbung von Regio frontalis Cortex zu den Fortschritten des *Orohippus*-stadiums gehört haben muß. Im Kleinhirn enden nämlich die vom Neopallium (via Pons) an kommenden Fasern im Mittellappen. «In the phylogenetic scale», wie LARSELL die Reihe der niederen und höheren rezenten Säuger nennt, «the median lobe... remains relatively small until the fronto-ponto-cerebellar connections are made». Dies muß auch die Bedeutung der mitteleozänen Vergrößerung des Lobus medius in der wirklichen phylogenetischen Stufenreihe der Equiden sein: er hat nun neue, und zwar vom Stirnlappen kommende Verbindungen. Die Beobachtungen an dem Großhirnfragment und dem Kleinhirn von *Orohippus* zusammen genommen geben uns also Einblick in nichts Geringeres als in Unterschiede der Zell- und Faseranatomie der zwei frühesten Phasen des Equidengehirns.

Die abgebildeten Gehirne von Zeitgenossen des *Orohippus* entstammen anderen Ordnungen. Abb. 3a, DENISONS etwas schematisierte Darstellung eines Steinkerns von *Thinocyon* aus einer ausgestorbenen Infraordnung der Carnivora, zeigt, daß zumindest ein kleines Raubtier, eins mit schon spezialisiertem Brechscherengebiß und gespaltenen Endphalangen, im Mitteleozän noch ein sehr primitives Gehirn haben konnte. Vom Gehirn heutiger Raubtiere (wie Abb. 3b)

¹ T. EDINGER, *Evolution of the horse brain*. Geol. Soc. Amer. Memoir 25, 123 (1948).

² Z. B. O. LARSELL, *Comparative neurology and present knowledge of the cerebellum*. Bull. Minnesota Med. Found. 5 (1945).

war nur ein langer Sulcus vorhanden. Zu dieser Zeit hatte selbst ein ungulater Riese ein primitives Gehirn (Abb. 1D). Aber das andere abgebildete mitteleozäne Gehirn warnt vor Verallgemeinerung dieser Verhältnisse.

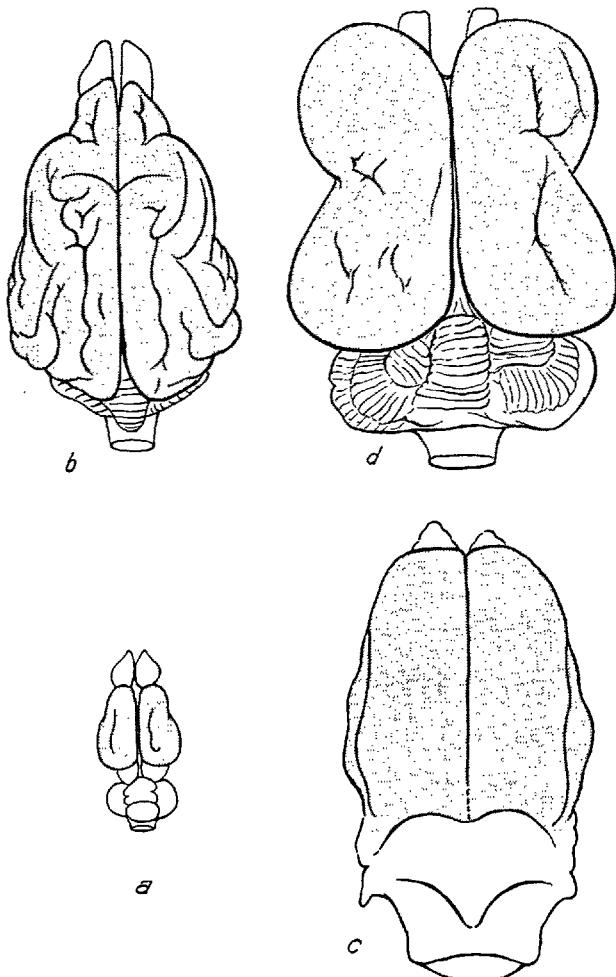


Abb. 3. Carnivora (a *Thinocyon*, b *Canis familiaris*) und Dugongidae (c *Eotherium*, d *Halicore dugong*) des Mitteleozäns (Hirnschädelausgüsse) und der Jetzzeit (Gehirne), von oben; schattiert: Großhirn; x etwa $\frac{1}{2}$.

Der Steinkern einer Schädelhöhle der ältesten Seekühe (Abb. 3c, nach OWENS 75 Jahre alter, nicht ganz klarer Abbildung) entspricht einem spezialisierten Gehirn. Das umfangreiche, aber glatte Großhirn, subquadratisch im Umriß, überlagert das Mittelhirn und einen proximalen Teil der Bulbi. Diese sind bereits reduziert, wie auch der Körperbau schon aquatisch angepaßt war. Dieser Steinkern war ein isolierter Fund, ohne begleitende Knochen oder Zähne; das mitteleozäne Gehirn war schon so typisch, daß auf dieses Stück allein die Gattung *Eotherium*, Familie Dugongidae, Ordnung Sirenia, richtig begründet wurde. Dieses Gehirn war in allem Wesentlichen schon dasselbe wie das der heutige, also 50 Millionen Jahre später lebenden Nachkommen (Abb. 3d, nach DEXLER; die Linien auf dem Neopallium entsprechen nicht Sulci, sondern

Gefäßbeindrücken). Man kann höchstens die Verbreiterung des Frontalteils der glatten Hemisphären als Fortschritt ansehen.

Mitteloligozän. – Die obereozäne Phase der Entwicklung des Pferdehirns ist noch nicht bekannt. Zwischen *Orohippus* und dem unter- und mitteloligozänen *Mesohippus* liegen große Fortschritte der Gehirnrevolution. Im *Mesohippus*-Gehirn (Abb. 4a) dominiert das Großhirn; es hat begonnen, das Kleinhirn zu überlagern und besitzt alle Hauptsulci des *Equus*-Gehirns, allerdings als meist gerade und unverzweigte Furchen. Tatsächlich sind *Mesohippus*-Gehirne früher als «modern» beschrieben worden. Im *Hyracotherium*/*Equus*-Zusammenhang betrachtet sind sie es aber nicht; es ist mit eins der wichtigsten Ergebnisse der hirngeschichtlichen Studie, daß sie die Augen dafür öffnete, an diesem und andern oligozänen Gehirnen nun gewisse Züge zu sehen, die an rezenten Gehirnen in dieser Kombination nicht vorkommen. Wohl hat sich der Lobus medius cerebelli durch Breitennahme stark vergrößert, aber die Fissura prima liegt noch immer weiter caudal als beim Pferd. Wohl hatte sich bei *Mesohippus* ein (im Vergleich mit *Eohippus*) breiter und gewölbter Stirnlappen entwickelt; er reicht aber nicht über die Bulbi – unter den lebenden Huftieren ist dieser Zustand anscheinend nur beim Tapir bekannt. Wohl ist das Neopallium tief gefurcht, etwa so wie heute bei Huftieren kleinerer Statur; es reicht aber noch immer nicht über die Hemisphärenmitte herunter – wie heute am fast ungefurchten Hirn von Nagern und Insektivoren –, während bei den heutigen Huftieren die Fissura rhinalis auf der Unterseite des Gehirns liegt (Abb. 4b, Eiszeitpferd *Equus occidentalis*). Die hohe Lage der F. rhinalis gibt betreffs der obenerwähnten Erklärung der Furchung zu denken. In der Stammesgeschichte des Pferdes (und anderer Huftiere) hat sich der Hirnmantel durch Einfaltung vergrößert, als seinem Vorrücken auf der Oberfläche offenbar gar

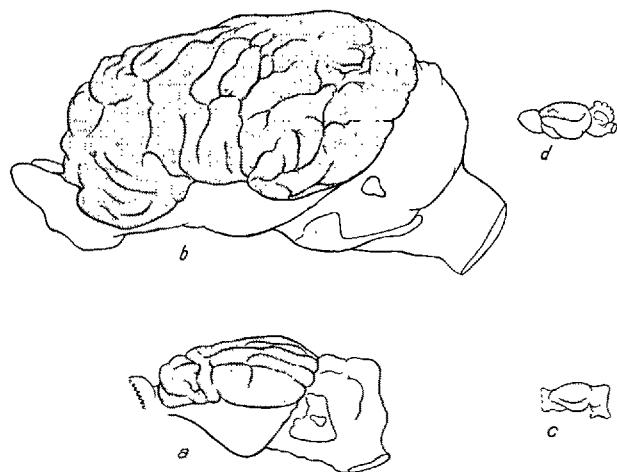


Abb. 4. Equidae (a *Mesohippus*, b *Equus occidentalis*) und Erinaceoidea (c *Ictops*, d *Gymnura rafflesii*) des Mitteloligozäns und der Neuzeit. Hirnschädelausgüsse (d Gehirn) von links; schattiert: Neopallium; x etwa $\frac{1}{3}$.

nichts im Wege stand, d.h. als dies stammesgeschichtliche Vorrücken noch im Gang war.

Das Insektivorengehirn (Abb. 4d nach LE GROS CLARK) ist eines der rezenten Gehirne, das in für heute primitive Placentalier typischer Weise hochgelegene F. rhinalis, windungsloses Neopallium und große vorstehende Bulbi verbindet. Soweit man nach TILNEYS Abbildung des Steinkerns eines gleichfalls igelartigen Tiers der *Mesohippus*zeit (Abb. 4c) urteilen kann, ist es ein kaum oder gar nicht verändertes Gehirn, mit dem diese Gruppe seit 35 Millionen Jahren blüht und gedeiht. Dies steht im Einklang damit, daß die Insektivoren ja überhaupt die primitivsten Placentalier geblieben sind. Die Veränderungen der Knochen und Zähne der Equiden im gleichen Zeitabschnitt sind als Funktionen der zunehmenden Körpergröße erklärt worden. Diese Korrelation ist in der Fortentwicklung des Gehirns zunächst nicht so deutlich.

Oberoligozän bis heute. — Der oberoligozäne *Miohippus* war erheblich größer als *Mesohippus*. Das einzige aus diesem Stadium bekannte Vorderhirn zeigt in der Fissuration minimalen Fortschritt — immerhin das erste Auftreten einer Nebenfurche, als kurzen Strich. In der folgenden Gattung *Parahippus* hat sich das Neopallium auf die basale Fläche ausgedehnt, Verbindungen zwischen den Hauptfurchen beginnen die Windungen aufzuteilen, und die Hemisphären werden deutlich höher gewölbt als die Bulbi. *Merychippus* war der erste funktionell einzhägige Equide, und in dieser Gattung begann auch die Verlängerung der Schnauze und das Höherwerden der Zähne; hier traten zum erstenmal Gehirne auf, wie sie ein lebendes Huftier dieser Größe haben könnte. Das Cerebellum war zu $\frac{1}{3}$ vom Großhirn überlagert, ein breiter hoher Stirnlappen begann die Bulbi zu überwölben, und ein kompliziertes Furchennetz wurde entwickelt. Von da an, also erst seit etwa 15 Millionen Jahren, entsprechen die phylogenetischen Stadien des Gehirns der immer größer werdenden Equiden wohl den Unterschieden zwischen Gehirnen kleiner/primitiver und größerer/fortgeschritten, nahe verwandter, lebender höherer Säugetiere. Auch die Gehirne der andern Säuger des Spättertiärs sind «modern». Doch liefert auch das Studium dieser Spätzeit der Gehirnentwicklung noch Ergänzungen zu den aus rezentem Material gezogenen Schlüssen. Ebenso wenig wie den Furchungstyp darf man von nun an den Umfang des Stirnlappens als Charakteristikum einer Säugerfamilie betrachten; innerhalb der Familie Equidae hat sich der Frontalteil der Großhirnhemisphären viel mehr vergrößert als die hinteren Großhirngebenden, und zwar in den letzten Phasen besonders durch Höhenzunahme. Die Bulbi sind dadurch in eine basale Lage gekommen und neben dem nunmehr sozusagen ungeheuren Großhirn unscheinbar geworden (Abb. 4b). Dabei hat aber in der Equidenphylogenie das Volumen der Bulbi etwa so zugenommen wie das der Oblongata, deren Zunahme der zu-

nehmenden Körpergröße entsprach. Es muß also auch die anthropozentrische Vorstellung aufgegeben werden, der zufolge Reduktion der Riechzentren eine Begleiterscheinung jeder progressiven Hirnentwicklung gewesen sein soll.

Solch unberechtigte Verallgemeinerung einiger Befunde der vergleichenden Hirnanatomie und die oben berichteten der früheren Paläoneurologie warnen genugsam davor, aus den hier erzählten wirklichen Stammesgeschichten verallgemeinernde Schlüsse zu ziehen. Am Beginn ihrer neuen Phase kennt die Paläoneurologie mit all ihrem Material doch nur einen kleinen Prozentsatz der Gehirne fossiler Wirbeltierrgattungen. Ferner sind manche Stücke unzulänglich beschrieben; selbst unter den wenigen, von denen hier die Rede war, mußte von einigen angedeutet werden, daß eine neue Untersuchung frühere Befunde wohl ergänzen würde. Auch müßten wir eigentlich von jeder Gattung mehrere Gehirne haben; das Eohippusgehirn gleicht, nach den eineinhalb vorliegenden Stücken beurteilt, dem durchschnittlichen Opossumgehirn — da aber vom Opossum viele Gehirne untersucht wurden und werden, wissen wir, daß da ausnahmsweise völlige Mittelhirnüberlagerung vorkommen kann. Gerade aus der Frühzeit der Säugetiere hat die Paläoneurologie besonders wenig Material. An allen paleozänen und untereozänen Gehirnen, die ich gesehen habe, ist das Großhirn unvergleichlich kleiner als an den Gehirnen vergleichbarer heutiger Tiere. Deshalb kommt es mir vor, als sei das Gehirn der Plazentalier überhaupt unzählige Millionen Jahre nach der Differenzierung der Ordnungen primitiv geblieben. MARSH, OSBORN c. s. hätten dann also recht gehabt, wenn sie nicht von Körpergrößen, nicht von Gehirnpotenz, nicht vom Gesamthirn, sondern nur vom Großhirn, nicht vom Tertiär, sondern nur von dessen ältesten Schichten geschrieben hätten.

Jene primitiven Gehirne differenzierter Säuger waren nicht ganz undifferenziert. Sie waren nicht gleich, aber es bestand eine Gleichheit in der niederen — von der heutigen Zeit aus beurteilt — subplacentalen Entwicklungsstufe. Ein persönliches Erlebnis mag dies illustrieren.

Neulich zeigte mir in Chicago Kollege PATTERSON einen Stein mit der Frage: «What do you think this is?» Ich antwortete: «The endocranial cast of a very early, very large mammal.» Dieser Steinkern entstammte tatsächlich einem spätäquatorialen Schädelfragment aus der Ordnung Pantodonta; er repräsentierte also das Gehirn eines der größten Huftiere jener Zeit. Nun war an diesem Stück die Kleinhirn- und (evtl.) Mittelhirnregion rauh, d.h. nicht modelliert, und ohne die Bulbi, welche fehlen, ist es nur etwa eineinhalb mal so lang wie das Gehirn des viel kleineren Eohippus. Daß ich trotzdem richtig geraten hatte, berührte auf folgenden drei

auffälligen Eigenschaften. Dies Gehirn war erheblich umfangreicher als das von Eohippus, und zwar vorwiegend durch das Volumen der Oblongata; deren beide Durchmesser am Foramen magnum sind das Vierfache von *Hyracotherium*, und damit liegen sie in der Variationsbreite von *Equus*. Das Großhirn war anscheinend nicht gefurcht, und es ist zwar doppelt so breit als das von Eohippus, aber es ist nur $\frac{1}{3}$ höher und $\frac{1}{3}$ länger – d.h. es war ein geradezu winziger Teil des Gesamthirns. Der Ausguß der Sella turcica ist, wie die Hypophyse beim Pferd – aber nicht bei dessen kleineren Ahnen – herzförmig; der Vorderlappen der Hypophyse dieses *Haplolambda* (?) war fast halb so breit als sein Großhirn! – Hier hatte sich also die Anwendung von Ergebnissen der Pferdestudie als richtig erwiesen. Aber die Paläoneurologie beginnt ja eben erst mit solcherlei Forschung. Neues Material wird nicht nur unsere Kenntnis wirklich phylogenetischer Entwicklung der Gehirne erweitern, sondern auch den Geltungsbereich im Augenblick scheinbar gesicherter Ergebnisse einschränken.

Summary

The material of paleoneurology has been assembled more or less by chance. Representing a random assort-

ment of brains of various fossil vertebrates from different geological horizons, it was not a reliable basis for that special task of paleoneurology, the study of brain evolution through the ages. A new phase began for paleoneurology when the collaboration of American museums resulted in the preparation of endocranial casts from almost every stage of the well-established evolutionary history of the horse. Now it was possible to follow the evolution of a brain through a period of about 55 million years. In the gradual transformation of the *Hyracotherium* brain into that of *Equus* the main feature was found to have been greater expansion of cerebrum, neopallium and corresponding portion of the cerebellum than of the other brain portions. Comparison of the brains today characteristic of lower placental mammals with those today characteristic of the higher forms had suggested that this is the main trend in progressive brain evolution. However, *Hyracotherium* (and other early Tertiary representatives of the higher, specialized eutherian orders) had a brain which had not yet reached the evolutionary level of even the most primitive of Recent eutherian brains. The characteristics of the *Equus* brain were not present in the Equidae for the greater part of this family's history. In their gradual development, the equid brain passed through evolutionary stages which are not represented in the series of Recent mammal brains, until about 15 million years ago it reached the Recent level of ungulate brain evolution. The various results of this one investigation indicate that more studies of such phyletic brain histories will reveal further, still unknown data on brains and on evolution in general, facts of a kind which only a purposeful paleoneurology can furnish.

Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. – Für die kurzen Mitteilungen ist ausschließlich der Autor verantwortlich. – Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. – The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

Mechanism of the Photocondensation of Steroids¹

During the course of some related work, a study was made of the photocondensation of steroids and a mechanism evolved which appears to explain all the known data on this reaction and predicts possibilities for future work.

WINDAUS and BORGEAUD² found that ergosterol (I) undergoes dehydrogenation and condensation when exposed to light in the

absence of oxygen and in the presence of certain sensitizers (such as fluorescein or eosin). The sensitizer also acts as hydrogen acceptor. The dimer, bisergostadienol (II), (at first erroneously named "ergopinacol") on pyrolysis, produces a new compound, neo-ergosterol (III). From the known structure of neo-ergosterol^{1,2}, INHOFFEN³ deduced a formula for bisergostadienol. His sole basis was SCHMIDT's double bond rule, which states that on pyrolytic rupture a bond once removed from a double bond is preferentially broken. The formula accounts for the scission both at the 7-7' bond and at the angular C-10 methyl groups.

¹ KURT BONSTEDT, Z. Physiol. Chem. 185, 165 (1929).

² H. HONIGMANN, Ann. Chem. 511, 292 (1934).

³ HANS H. INHOFFEN, Naturwissenschaften 25, 125 (1937).

² A. WINDAUS and P. BORGEAUD, Ann. Chem. 460, 235 (1928).