

DE VERHOUDING
VAN
HET GEWICHT DER HERSENEN
TOT DE GROOTTE VAN HET LICHAAM
BIJ DE ZOOGDIEREN

DOOR

Dr. EUGÈNE DUBOIS.

Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam.

(TWEEDE SECTIE).

Deel V. N^o. 10.

AMSTERDAM,
JOHANNES MÜLLER.
1897.

Over de verhouding van het gewicht der hersenen
tot de grootte van het lichaam
bij de zoogdieren.

DOOR

EUGÈNE DUBOIS.

Met de uitbreiding van de betrekkingen der dieren tot de buitenwereld zien wij het centraal zenuwstelsel in samengesteldheid en ook in volume toenemen.

Bij de vertebraten worden van de visschen naar de zoogdieren de hooger georganiseerde deelen daarvan, de hersenen, zwaarder met betrekking tot de minder samengestelde, het ruggemerg. Van de hersenen zijn het de meest gedifferentieerde deelen, de groote hemisferen van het cerebrum, welke vooral gaan overwegen.

De zoogdieren bezitten veel grooter en hooger georganiseerde hersenen dan alle andere dieren en vertoonen eene naar de orden trapsgewijs opklimmende ontwikkeling. Zij hebben die hoogere ontwikkeling eerst geleidelijk verkregen. Marsh e. a. hebben aangetoond, dat de afmetingen der hersenen bij de zoogdieren van het eocene tijdvak algemeen geringer zijn dan bij verwante vormen uit het jongere tertiair of van onzen tijd. De placentale zoogdieren van alle orden in het oudste eoceen hebben slechts uiterst kleine hersenkassen. Bij dieren van een dezer orden waren de hersenen dunner dan het ruggemerg, zoodat men ze gemakkelijk door het foramen magnum en het ruggemergskanaal heen zou hebben kunnen trekken. Marsh toonde tevens aan, dat het voornamelijk de hoogst georganiseerde deelen der hersenen, de hemi-

sferen van het cerebrum zijn, die bij die oudste placentale zoogdieren nog zeer weinig ontwikkeld waren, en waardoor deze vormen zelfs minder van de reptielen dan van de aplacentale zoogdieren verwijderd zijn.

Die geleidelijke vooruitgang van de hersenen in organisatie en in grootte bij de gewervelde dieren, en in het bijzonder bij de zoogdieren, en de aanzienlijke grootte en samengesteldheid, welke de hersenen ten slotte bij den mensch bereiken, bewijzen, dat ook bij dit orgaan de ontwikkeling der functie de complicatie der structuur en het quantum bepaalt. Geen enkel dier van dezelfde lichaamsgrootte bezit een hoeveelheid hersenen als de mensch.

De groote menschachtige apen, wier lichaamsgewicht met dat van den mensch ongeveer overeenkomt, bereiken niet eens $\frac{1}{3}$, even zware honden slechts $\frac{1}{10}$ van diens hersengewicht ¹⁾. Het paard bezit, bij een gemiddeld 6 maal zoo zwaar lichaam als de mensch, minder dan de helft van diens hersengewicht.

Alleen door den olifant, door de grootere walvissen en door de in de vorige eeuw uitgestorven *Rhytina Stelleri* wordt de mensch in absoluut hersengewicht overtroffen. De olifant bereikt bijna 4 maal, de grootste walvissen zeker 5 maal, Steller's zeeke, naar opgaaft van Brandt jr. ²⁾, echter $1\frac{1}{2}$ maal het gemiddeld hersengewicht van den mensch.

Van twee dieren, welke in lichaamsgrootte gelijk zijn, maar die op zeer verschillenden trap van organisatie staan, heeft steeds het hoogere de zwaarste hersenen. Zoo bedraagt bij den Siamang (*Hylobates syndactylus*) het hersengewicht $\frac{1}{73}$, bij den Boedeng (*Semnopithecus maurus*) $\frac{1}{126}$, bij de civetkat (*Viverra civetta*) $\frac{1}{202}$, bij het javaansch schubdier (*Manis javanica*) $\frac{1}{615}$ van het bij deze allen ongeveer gelijke lichaamsgewicht, en heeft ook het leeuw-aapje (*Midas rosaha*) voor iedere 26 gram lichaamsgewicht 1 gram hersenen, terwijl de ongeveer evenveel wegende eekhoorn slechts voor iedere 65 gram lichaamsgewicht 1 gram hersenen bezit.

Van twee, ten aanzien hunner hersen-organisatie even hoog staande, doch in lichaamsgrootte zeer verschillende dieren heeft steeds het grootere absoluut de zwaarste hersenen. De leeuw heeft bijvoorbeeld 7 maal zwaarder hersenen dan de huiskat, de rat $5\frac{1}{2}$ maal zwaarder dan de muis, het hersengewicht van de Beisa-antilope is

¹⁾ Voor deze en al de navolgende verhoudingen zij naar de tabellen in dit opstel verwezen.

²⁾ Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou. Tome 40. 1867. 2 p. 528. Brandt bepaalde het volume van de schedelholte op 2125 ccm.

ruim 7 maal zoo groot als dat van de dwerg-antilope (*Cephalophus Maxwelli*).

Klaarblijkelijk hangt bij ieder dier het gewicht der hersenen van twee factoren af, ten eerste van den ontwikkelingstrap, dien de hersenen als orgaan bereikt hebben, dus van de *cephalisatie* van het centraal zenuwstelsel, maar ten tweede ook van de *grootte van het lichaam*.

Voor de grootte van het lichaam mag men echter niet eenvoudig het gewicht stellen. Want vergelijkt men de hersengewichten van even hoog georganiseerde dieren met betrekking tot hun lichaamsgewicht, zoo vindt men niet, dat het gewicht der hersenen steeds hetzelfde breukdeel van het gewicht van het lichaam uitmaakt. Algemeen hebben de kleinere dieren hooger relatieve hersengewichten. Het relatieve hersengewicht is bij de kat $\frac{1}{106}$ en bij den leeuw $\frac{1}{546}$, bij de muis $\frac{1}{49}$ en bij de rat $\frac{1}{190}$, bij den gewonen eekhoorn $\frac{1}{65}$ en bij den grooten eekhoorn van Java (*Sciurus bicolor*) $\frac{1}{116}$, bij de dwerg-antilope $\frac{1}{88}$ en bij de Beisa-antilope $\frac{1}{382}$. In zijn relatief hersengewicht ($\frac{1}{45}$) wordt de mensch overtroffen door eenige dieren van gering lichaamsgewicht; door de spitsmuis ($\frac{1}{23}$), door het leeuwaapje ($\frac{1}{26}$), door de Tupaja van Java ($\frac{1}{41}$), door de baardvleermuis (*Vespertilio mystacinus*) ($\frac{1}{42}$), van welke dieren althans de spitsmuis en de vleermuis in hersenorganisatie een zeer lagen rang innemen.

Terwijl het sedert langen tijd bekend is, dat de lichaamsgrootte invloed heeft op het gewicht der hersenen en reeds Cuvier zeggen kon, dat, *toutes choses égales*, de kleinere dieren naar evenredigheid grooter hersenen bezitten, is het duister gebleven waarin die invloed dan nader bestaat. Het allermeest heeft wel daartoe bijgedragen dat in de meeste der oudere gewichtsopgaven niet voldoende rekening is gehouden met het feit, dat de hersenen met den leeftijd veel minder in gewicht toenemen dan het overige lichaam. Bij den mensch bezitten zij omstreeks het negende levensjaar reeds ongeveer hetzelfde gewicht als bij den volwassene, terwijl zijn lichaamsgewicht dan nog veel meer dan verdubbelt. Iets dergelijks geldt, zooals door Max Weber is aangetoond, voor alle zoogdieren. De hersenen zijn veel vroeger volwassen dan andere lichaamsdeelen. Men moet daarom volwassen dieren vergelijken. Ook moeten de vergeleken dieren zooveel mogelijk in gelijken voedingstoestand verkeer en dient men niet alleen de relatieve, doch ook de absolute gewichten van de hersenen en het lichaam te kennen. De gewichtsbepalingen moeten aan versche hersenen gedaan zijn, en eindelijk — maar dit zal nog wel lang een pium desideratum

blijven — zou men van iedere diersoort in volwassen toestand gemiddelden van een aantal gewichtsbepalingen moeten bezitten.

De oudere uitvoeriger bepalingen van Cuvier ¹⁾ en Leuret ²⁾ zijn daarom bijna geheel onbruikbaar en ook eenige andere opgaven hebben aldus in de bedoelde duisternis weinig licht kunnen brengen. Sommige, zooals die van Colin ³⁾, ook daardoor dat ze vooral huisdieren betroffen, die meestal, althans wanneer zij tot onderzoek komen, sterke afwijkingen in hun lichaamsgewicht, van hetgeen voor hun vrij levende verwanten normaal is, vertoonen.

Het is een onvergankelijke verdienste van Max Weber ⁴⁾ voor het eerst aan een groot getal van goed gedetermineerde zoogdier-soorten nauwkeurige bepalingen van de gewichten der hersenen en van het lichaam verricht te hebben, en daarbij tevens zoodanige gegevens verstrekt te hebben, dat men in bijna alle gevallen omtrent het al of niet volwassen zijn en ook eenigermate omtrent den voedingstoestand van het betreffende dier oordeelen kan. Door den arbeid van Weber is nu o. a. afdoende bewezen, dat werkelijk eene wanverhouding bestaat tusschen het hersengewicht en het lichaamsgewicht, van dien aard, dat kleine zoogdieren met betrekking tot hun lichaamsgewicht meer hersenen bezitten dan grootere, systematisch met hen gelijkstaande zoogdieren. Daarmede is tevens een vast uitgangspunt geleverd ter beoordeeling van de wijze waarop het hersengewicht dan nader afhangt van de lichaamsgrootte. Terwijl Weber voor goed het feit heeft vastgesteld, dat lang eene oorzaak is geweest van geen geringe verlegenheid voor hen, die eraan wenschen vast te houden, dat ook voor de hersenen verband moet bestaan tusschen de massa en de functie van het orgaan, zijn door hem tevens gegevens aan de hand gedaan om die verlegenheid te doen ophouden. Door deze gegevens te toetsen aan hetgeen men thans van den bouw van het centraal zenuwstelsel weet, kan men den bedoelden „somatischen factor” opsporen.

Het zou te ver leiden uitvoerig na te gaan hoe men dit tot nu

¹⁾ G. Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*. Paris 1805. Neuvième leçon.

²⁾ Leuret et Gratiolet, *Anatomie comparée du système nerveux*. 1857. Tome I. p. 429.

³⁾ G. Colin, *Traité de physiologie comparée*. 3^{me} Édition. Paris 1886. Tome I. p. 302—305.

⁴⁾ Waarnemingen over het hersengewicht der zoogdieren, in: *Bijdragen tot de dierkunde*. Amsterdam 1888 — *Vorstudiën über das Hirngewicht der Säugethiere*. Separat-Abdruck aus *Festschrift für Carl Gegenbaur*. p. 105—123. Leipzig 1896 — en *Verslag van de Vergadering der Kon. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam van 31 October 1896*.

toe heeft getracht te doen. Moge hier daarom eene korte opsomming van de richtingen, waarin men gezocht heeft, volstaan, en voor bijzonderheden naar de zeer verdienstelijke werken mijner voorgangers verwezen worden.

Omdat de mensch door een aantal kleine dieren in zijn hersengewicht overtroffen wordt en men ook niet had kunnen aantoonen, dat bij den mensch altijd een grooter hersenvolume met grooter intelligentie gepaard gaat, kende Gratiolet ¹⁾ aan de quantiteit der hersenen in het geheel geene waarde toe. Alleen de vorm zou beteekenis hebben, voornamelijk de ontwikkeling der windingen.

Dareste ²⁾ daarentegen meende, dat de hoogere relatieve hersengewichten van de kleinere dieren, in vergelijking met die van de grootere tot eene zelfde natuurlijke groep behorende dieren, zou te verklaren zijn door de meerdere intelligentie der eersten. Deze opvatting is op grond van de nieuwere gegevens niet meer te verdedigen, want bij de kat zijn de hersenen als orgaan zeker niet 5 maal meer gecompliceerd dan bij den leeuw, noch blijken bij de muis de hersenen, door hun functie, 4 maal zoo samengestelden bouw te bezitten als bij de rat.

Velen hebben gemeend, dat niet de hersenen in hun geheel, doch slechts beperkte gedeelten daarvan bij de bepaling der waarde van het orgaan moesten worden in aanmerking genomen ³⁾.

Volgens anderen zouden de hersenen in hun grootte wel gedeeltelijk door de massa der organen van het lichaam bepaald worden, voor een ander deel echter, als substraat voor de eigenlijke psychische processen, daarvan min of meer onafhankelijk zijn. Grote dieren zouden hun hoog lichaamsgewicht vooral te danken hebben aan organen welker massa van weinig beteekenis is voor de grootte der hersenen, terwijl bij kleine dieren juist die organen betrekkelijk zeer groote ontwikkeling hebben, die wel van invloed zijn op de grootte der hersenen. Deze verklaring heeft in Manouvrier ⁴⁾ haren voornaamsten woordvoerder gevonden. Zijn onderzoek is zeker het grondigste, dat wij over dit vraagstuk bezitten en zijne resultaten zijn het meest in overeenstemming met onze tegen-

¹⁾ Leuret et Gratiolet, *Anatomie comparée du système nerveux* T. II. p. 104 sqq.

²⁾ Sur les rapports de la masse encéphalique avec le développement de l'intelligence. Bull. de la Soc. d'Anthrop. de Paris. 1862.

³⁾ Vergel: P. Harting, *Leerboek van de grondbeginselen der dierkunde*. Tiel 1862 Deel I. p. 113.

⁴⁾ L. Manouvrier, Sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale et dans le cerveau en particulier, in *Mémoires de la Soc. d'Anthropologie de Paris*. 2^e Série. Tome 3. (1885) p. 137—326.

woordige begrippen van de structuur der hersenen. Zijne uitspraak : „Dans des espèces extrêmement petites, le développement relatif des organes les plus en rapport avec l'encéphale devient tel que, même étant moins nombreux et moins compliqués que dans d'autres espèces de grande taille, ils égalent ou surpassent en poids ou en étendue les organes dont l'accroissement influence le moins le cerveau. Il en résulte que ces animaux, en dépit de l'infériorité de leur type, acquièrent un poids cérébral relatif dépassant celui d'animaux bien supérieurs, mais de grande taille” behoeft slechts weinig gewijzigd te worden om haar in overeenstemming te brengen met de uitkomst, waartoe de gegevens van Weber, getoetst aan de tegenwoordige voorstellingen van den bouw van het zenuwstelsel, leiden kunnen.

Dat geldt eveneens voor de uitkomst, waartoe A. Brandt jr. en anderen ten aanzien van de disproportie tusschen hersengewicht en lichaamsgewicht gekomen zijn, doch niet voor de uitlegging die zij daaraan geven.

Brandt ¹⁾ zoekt de verklaring in de betrekking, die er bestaat tusschen de grootte van een dier en de hoeveelheid van den physiologischen arbeid, dien het verricht. Van kleiner dieren is, wegens hun betrekkelijk grooter lichaamsoppervlak, het warmteverlies en dus de stofwisseling sterker, de bloedsomloop en de ademhaling sneller. De eigenlijke psychische centra in de hersenen, omdat men ze nog niet kende, buiten beschouwing latende, meende Brandt, dat deze physiologische processen, die alle onder den invloed van het centraal zenuwstelsel staan, daarin des te grooter centra moeten bezitten naarmate de genoemde processen krachtiger zijn. Kleinere dieren, met levendiger physiologische processen, zouden aldus meer ontwikkelde zenuwcentra moeten bezitten. Bovendien zouden bij kleinere dieren ook de processen van het eigenlijke animale leven betrekkelijk sterker zijn. De oppervlakte toch van het dier is tevens zijn gevoelsvlak en dit is betrekkelijk grooter bij kleine dieren; verder zoude het getal der motorische zenuwvezels evenredig aan de doorsnede, niet aan de massa van de spieren toenemen.

Bischoff ²⁾ denkt met Brandt, dat bij kleinere dieren, wegens hun intensiever stofwisseling, een betrekkelijk grooter centrum de zoo te noemen somatische functies der hersenen moet waarnemen.

¹⁾ A. Brandt jr., Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. Bulletin de la Soc. impér. des naturalistes de Moscou. 1867. Tome 40. 2. p. 525—543.

²⁾ Th. L. W. v. Bischoff, Das Hirngewicht des Menschen. Bonn 1880. p. 145.

Ook Snell ¹⁾ schrijft het hooge relatieve hersengewicht der kleinere zoogdieren daaraan toe, dat de hersenen behalve hunne psychische functies ook eene werkzaamheid voor de stofwisseling, dus voor zuiver somatische doeleinden, te vervullen hebben. En deze processen der stofwisseling zijn relatief des te grooter, naarmate het lichaam van het dier kleiner is, omdat de kleinere dieren een met betrekking tot hun lichaamsgewicht grooter oppervlak hebben. Volgens Snell nemen echter de hersengewichten toch sterker toe dan de lichaamsoppervlakken, omdat ook de massa van het dier van invloed is op de som van den arbeid welken de stofwisseling heeft te verrichten.

Snell wil het paradoxale feit dus nagenoeg op dezelfde wijze verklaren als Brandt gedaan had, ziet in de intensiteit der stofwisseling zelfs een nog belangrijker factor dan deze. Zijn bijzondere verdienste is het evenwel aan de ook door Brandt uitgesproken stelling, dat het oppervlak het is, dat in de lichaamsgrootte het gewicht der hersenen bepaalt, eene eenvoudige mathematische formuleering gegeven te hebben.

Bij de opvatting van Brandt sluit zich ook Fürbringer ²⁾ aan. Hij is geneigd de meerdere hersengrootte bij de kleinere dieren, althans grootendeels, in verband met hun levendiger stofwisseling, aan een omvangrijker warmtecentrum in het cerebrum toe te schrijven. Aan geringe ontwikkeling van een centrum voor de warmte-regeling wenscht Fürbringer ook de geringe afmetingen van de groote hersenen der oudste eocene zoogdieren en mesozoische vogels te wijten.

Dat de stofwisseling bij vergelijkbare dieren van verschillende grootte niet evenredig is aan het gewicht van het lichaam, doch zich verhoudt als de oppervlakken, hadden reeds de proefnemingen van Regnault en Reiset geleerd en is door de bepalingen van Rubner ³⁾ afdoende vastgesteld. Ook is uit de door Weber medegedeelde cijfers af te leiden, dat eene *dergelijke*, hoewel volstrekt niet evenredige betrekking tusschen het oppervlak van het lichaam en het

¹⁾ O. Snell, Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Archiv. für Psychiatrie. 1891. Bd. 23. p. 436—446 en Das Gewicht des Gehirnes und des Hirnmantels der Säugetiere in Beziehung zu deren geistigen Fähigkeiten. Sitzungsber. der Gesellsch. für Morphologie und Physiologie. München 1891. Separatabdruck. p. 1—5.

²⁾ Max Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II. Amsterdam 1888. p. 1639—1640.

³⁾ Ueber den Einfluss der Körpergrösse auf Kraft- und Stoffwechsel. Zeitschrift für Biologie. 1883, Bd. 19. p. 536.

gewicht der hersenen, als door Brandt en door Snell vermoed was, werkelijk bestaat. Deze laatste betrekking heeft evenwel een geheel anderen grond. Brandt en zijn navolgers hebben twee naast elkander bestaande en op elkander wel indirect influenceerende verschijnselen ten onrechte met elkander in direct verband gebracht. Naar al hetgeen men nu van de structuur en de functie der hersenen weet, zijn deze zeker in slechts uiterst geringe mate, wat ze naar Brandt en Snell en vooral Fürbringer *hoofdzakelijk* zouden moeten zijn, een orgaan, dat de stofwisseling regelt.

Terecht had Gratiolet aan de ontwikkeling der windingen groote beteekenis voor de bepaling van de waarde der hersenen als orgaan toegekend. Uitgaande van dat beginsel had Richard Owen de zoogdieren zelfs in vier hoofdgroepen verdeeld, en eenigermate mogen werkelijk de hersenen bij de zoogdieren zeer in het algemeen rijker aan windingen zijn in hoogere dan in enkele lagere orden, doch een regel bestaat daarin volstrekt niet. De hersenen van de geit hebben bijvoorbeeld veel meer windingen dan de even zware hersenen van den Siamang, een menschachtigen aap. Als een bijna constant verschijnsel, dat ook aan Owen welbekend was ¹⁾, ziet men echter, dat de groote halfvonden der hersenen van groote dieren meer windingen bezitten dan die van kleinere verwante dieren. Dat is een feit, hetwelk bij alle beschouwingen over het relatief hersengewicht niet moet worden uit het oog verloren. Want indien de hersenen van de groote dieren aldus niet volkomen gelijkvormig zijn met die van de kleine dieren van eene zelfde groep, hetgeen hier zou kunnen beteekenen ongelijk in samenstelling, kunnen zij ook in hun gewichten niet direct vergeleken worden. Bij zeer kleine soorten van alle groepen van de zoogdieren, zelfs van de apen ontbreken hersenwindingen en bij de grootste soorten van groepen, zoo laag staand als de Buideldieren en de Edentaten worden ze gevonden. Zij bereiken hun hoogste ontwikkeling bij de Walvissen ²⁾. Het cerebrum van het leeuwaapje (*Midas rosalia*), welk diertje slechts zoo groot is als de eekhoorn, is bijna volkomen glad; de Gibbons hebben veel minder hersenwindingen dan de groote menschen. De groote hersenhemisferen van den Kantjil (*Tragulus javanicus*) vertoonen slechts weinig win-

¹⁾ Owen moest reeds terstond bij de opstelling zijner onderklassen tal van groote dieren uitzonderen van de „zoogdieren met gladde hersenen”, tal van kleinere dieren van de onderklasse, die zich door rijkdom aan windingen zou onderscheiden. (Comp. Anatomy. Vol. III. p. 99. sq.).

²⁾ Vergelijk: Flower and Lydekker, *Mammals, living and extinct*. p. 71.

dingen, deze zijn veel talrijker en meer ontwikkeld bij het hert. Dezelfde verhouding blijkt bij vergelijking van *Hyrae* met *Rhinoceros*. Het verschil in de hersenen bij de zoo natuurlijke familie der *Felidae* is hoofdzakelijk daarin gelegen, dat bij de kleinere soorten de secundaire windingen nog ontbreken ¹⁾. Duidelijk blijkt dat bij vergelijking der hersenen van de huiskat met die van den tijger. Het maakt den indruk bij den laatsten alsof de windingen, door opzwellung, zich in de diepte en in de breedte eenigszins meer hebben moeten plooiën. Onder de knaagdieren wordt de oppervlakte van het cerebrum van de muis naar het konijn en van dit naar *Hydrochoerus* rijker aan windingen. De groothersenhemispheren van den dolfin (*Delphinus delphis*) hebben veel minder windingen dan die van de groote Cetacëen, bijvoorbeeld *Hyperoodon rostratus* ²⁾.

Dat aldus de lichaamsgrootte invloed heeft op den rijkdom aan windingen is een vaststaand feit. Het eerst heeft Baillarger ³⁾ daarvan deze verklaring gegeven, dat bij nauw verwante, doch in grootte zeer verschillende dieren niet slechts het volume, doch vooral ook niet minder het oppervlak der hersenen moet toenemen. Verkrijgen de hersenen nu bijvoorbeeld 8 maal zoo groot volume, zoo wordt het oppervlak slechts 4 maal zoo groot. Zal echter het oppervlak even sterk als het volume toenemen, zoo moet het zich plooiën, want dat is de eenige mogelijkheid om zich te vergrooten.

Jelgersma is, klaarblijkelijk onafhankelijk van Baillarger, tot dezelfde verklaring gekomen en heeft haar nog iets meer uitgewerkt. Hij beschouwt het ontstaan der hersenwindingen en groeven als eene wederkeerige accomodatie aan de ruimte van de grijze stof en de verbindingswegen. Zonder plooiing der schors zou bij zeer groote dieren te veel ruimte zijn voor de geleidingswegen, die ze niet zouden kunnen vullen ⁴⁾. Deze beschouwingswijze komt mij voor eene vruchtbare te zijn.

De diepere beteekenis van dien vlaktegroeï der schors heeft men herhaaldelijk daarin gezocht, dat de voeding van buiten af moet

¹⁾ Vergel. R. Owen, Comparative Anatomy. Vol. III. p. 116.

²⁾ Vergel. de figuren p. 115, 119 en 120 in Owen's Comp. Anatomy. III met Taf. IV en Fig. 3 Taf. VII bij W. Küenthal und Th. Ziehen, Ueber das Centralnervensystem der Cetaceen. (Cap. III der Vergleich-anat. und entwicklungsg. Untersuchungen an Walthieren von W. Küenthal). Jena 1889.

³⁾ Recherches sur la structure de la couche corticale des circonvolutions du cerveau. 1840.

⁴⁾ G. Jelgersma in Morphol. Jahrb. Bd. 15. 1889. p. 76, 77 en Ned. Tijdschr. v. Geneeskunde 1891. No 1.

geschieden en aldus de schors minder goed in de dikte kan groeien. Henle ¹⁾ zegt: „immer hat die Furchenbildung den Zweck und Erfolg die Oberfläche der Hemisphären zu Gunsten der Blutzufuhr und der Ausbreitung der Rindenschichte zu vergrössern” en verder: „Der Reichthum an Windungen steht zunächst in Beziehung zur Masse des Gehirns. Denn da das Volumen in einem grösseren Verhältnisse wächst als die Oberfläche, so muss um die Function der Oberfläche, wenn sie auch nur in der Blutzufuhr besteht, dem Volumen entsprechend zu steigern, die Flächenausdehnung, d. h. die Faltung der Oberfläche mit dem Volumen zunehmen, wenn ein mächtiges Gehirn nicht schlechter gestellt sein soll als ein schwächtiges”. Een gelijke opvatting heeft ook Flower ²⁾.

In den bloedtoevoer, m. a. w. in de voeding van de grijze schors schijnt ook mij de beteekenis van hare plooiing gelegen te zijn. De grijze, gangliencellenhoudende stof van het centraal zenuwstelsel heeft een zeer levendige stofwisseling en is daarom in hooge mate afhankelijk van den bloedtoevoer. Alle ganglia zijn rijkelijk van bloedvaten voorzien en de hersenen ontvangen hun bloed door vier groote slagaderen. Afsluiting van den bloedtoevoer maakt alle snel ongeschikt om te functioneeren.

Proeven van A. Mosso ³⁾ met den plethysmograaf bewijzen hoe belangrijk met de functie van de hersenen de bloedtoevoer toeneemt. Mosso toonde ook aan, dat de stofwisseling in de hersenen gedurende den wakenden toestand zeer aanzienlijk grooter moet zijn dan in de spieren. Zij wordt dikwijls zoo aanzienlijk, dat de temperatuur stijgt tot boven die van het bloed en kan in den slaap en in narkose zoodanig verminderen, dat de temperatuur tot beneden die van het bloed daalt ⁴⁾. Door den slaap moet het sterke verbruik van stof weder hersteld worden.

Vergelijkend-anatomisch blijkt de uitnemende afhankelijkheid der grijze hersenschors van den door haar vrij oppervlak plaats hebbenden bloedtoevoer in de eerste plaats daaruit, dat zij bij alle zoogdieren ongeveer even dik is. De lichaams grootte heeft daarop in ieder geval maar zeer weinig invloed. Kükenthal en Ziehen

¹⁾ Handbuch der Nervenlehre des Menschen. 2. Aufl. Braunschweig. 1879. p. 177 en 183.

²⁾ W. H. Flower and R. Lydekker, Introduction to the study of mammals, living and extinct. London. 1891. p. 71.

³⁾ Comptes rendus de l'Acad. des Sciences. Janvier 1876.

⁴⁾ Die Temperatur des Gehirnes. Leipzig 1894. Ook: Les phénomènes psychiques et la température du cerveau. Croonian Lecture. Philos. Transact. London. Vol. 183. p. 299.

geven voor de gemiddelde dikte der grijze schors in de sulci der hersenen van een walvisch (*Hyperoodon rostratus*), die na harding in absoluten alcohol nog 2740 gr. wogen, 2 tot 3 m.M. op ¹⁾. Bij het rund vind ik, bij een hersengewicht van 350 gr., daarvoor gemiddeld 2 m.M. en aan de 9.7 gr. zware hersenen van het wilde konijn dezelfde gemiddelde dikte der hersenschors. Aan de hersenen van den mensch, van ruim 1400 gr. gemiddeld gewicht, be draagt die dikte 2—3 m.M ²⁾.

Om nu toch, niettegenstaande die gelijkblijvende dikte der schors *dezelfde structuur* en aldus *dezelfde functie als orgaan* te bezitten bij de groote als bij de kleine verwante en in organisatie gelijkstaande dieren behoeven de hersenen niet alleen een grooter aantal geleidingswegen, doch ook eene evenredige vermeerdering van de hoeveelheid der schors. Daartoe bestaan drie mogelijkheden. Zonder aanmerkelijke verdikking kan het volume der grijze schors vermeerderd worden: ten eerste zonder plooiing, door aanzienlijke volume-meerding van de witte stof, dat is door verlenging van de geleidingswegen; ten tweede door plooiing alleen, zonder vermeerdering van het volume van het merg; ten derde zoowel door plooiing van de schors als door vermeerdering van het merg, door verlenging der geleidingswegen dus. In het eerste geval ondergaan de geleidingswegen, die de witte stof vormen, een uit den door Bailarger en Jelgersma toegepaste geometrischen regel voortvloeiende sterke verlenging met betrekking tot het volume der grijze stof, in het tweede geval geen verlenging, misschien zelfs een betrekkelijke verkorting, in het laatste geval een geringe verlenging ³⁾.

De eerste wijze van vergrooting van het volume der bijna niet in dikte veranderende hersenschors is alleen bij kleinere dieren waar te nemen. Zoodra de lichaamsgrootte zekere, niet in alle groepen gelijke maat overschrijdt treedt plooiing der hersenschors op. Daardoor wordt eene zeker overbodige verspilling van materiaal en eene in den regel zeker niet voordeelige vergrooting van den schedel vermeden. Van andere behoeften van het organisme schijnt het nu af te hangen hoever die plooiing gaat en hoever de verlenging der geleidingswegen.

Het zou kunnen zijn, dat in sommige gevallen daarmede, zelfs in vergelijking met hersenen, waarin de noodige volume-vermeer-

¹⁾ l. c. p. 101.

²⁾ H. H. Donaldson, *The growth of the brain*. London 1895. p. 206 en andere opgaven.

³⁾ Ook Jelgersma (*Ned. Tijdschr. voor Geneesk.* 1891. No 1) had reeds op den invloed van de dikte der hersenschors op de vorming van windingen gewezen.

dering van de grijze stof der schors door verdikking verkregen ware, besparing van materiaal bereikt werd. De afstand der verschillende deelen van de schors van elkander en van de andere centra kan namelijk betrekkelijk geringer worden, alle geleidingsbanen, welke van de naar binnen geplooiden deelen der schors komen, kunnen naar verhouding korter worden. Aan de menselijke hersenen ligt $\frac{2}{3}$ van de grijze schors naar binnen van het vrije oppervlak; de aldus mogelijk verkregen vermindering van de witte stof, zonder dat deze functioneel achteruit hoeft te gaan, daar *het aantal* harer vezels gelijk kan blijven, zou dus zeer aanzienlijk kunnen zijn. Maar het zou ook kunnen zijn, dat de naar evenredigheid mindere lengte der geleidingsbanen van de naar binnen geplooiden schorsdeelen opgeheven of zelfs meer dan opgeheven werd door de evenredig langere geleidingsbanen van de aan het vrije oppervlak gebleven schorsdeelen. Aldus zou de verhouding tusschen het volume van de grijze en de witte stof bij de grootere hersenen toch dezelfde kunnen zijn als bij de kleinere, of zelfs zouden de grootere hersenen betrekkelijk meer witte stof kunnen hebben.

Andere behoeften van het organisme schijnen wel invloed te hebben op de mate, waarin door plooiing van de schors en door vergrooting van het volume der witte stof de vergrooting van het volume der hersenschors verkregen wordt. Waar die andere behoeften overwegen kan de schors zich minder of ook meer in plooiën leggen dan regel is; wordt om andere redenen vergrooting van den schedel noodig, zoo volgen de hersenen passief door verlenging der mergvezelen en de schors plooit zich betrekkelijk minder, en omgekeerd; daarop zal nog nader, bij de bespreking van Tabel IV, gewezen worden.

In het algemeen neemt de plooiing met de grootte niet in die mate toe, dat daardoor betrekkelijke verlenging der mergvezels zou onnoodig worden. Bijvoorbeeld zijn de hersenen van den tijger daarvoor niet voldoende rijker aan windingen dan die van de kat. Stellig mag men aannemen, zooals ook uit andere feiten blijken zal, dat algemeen de hersenen van de grootere dieren betrekkelijk rijker aan witte stof zijn dan die van de kleinere verwante dieren; doch alleen door verlenging der geleidingswegen. Een zelfde gewicht hersenstof is dus minder waard bij de grootere dan bij de kleinere dieren van eene zelfde natuurlijke groep.

Langs een geheel anderen gedachtengang dan die van Brandt en Snell kan men, evenals zij, ertoe komen om verband te zoeken tusschen het hersengewicht en de grootte van het lichaamsoppervlak.

Die gedachtengang komt in het kort hierop neder. Naar den

tegenwoordigen stand onzer kennis van het centraal zenuwstelsel heeft men de hersenen van ieder dier te beschouwen als geheel te bestaan uit sluitbogen tusschen gevoels- en bewegingszenuwen, die, al naar de hoogere of lagere organisatie van het dier, meer of minder samengesteld zijn. Bij zeer gelijk georganiseerde dieren zal dus het getal van die samengestelde sluitbogen en — omdat de grootte der zenuwelementen *niet* in dezelfde verhouding als de lichaamsgrootte toeneemt ¹⁾ — ook ongeveer hun gezamenlijk gewicht, evenredig zijn met het getal der sensibele zenuwvezels. Het zou nu kunnen zijn, dat bij gelijk georganiseerde dieren van verschillende grootte het getal der sensibele vezels naar de grootte van hun perceptief zintuig-oppervlak en dit weder naar de grootte van het lichaamsoppervlak te schatten is. In het oppervlak van het lichaam zou dan bij overigens gelijkstaande dieren van verschillende grootte eene maat te vinden zijn voor het gewicht hunner hersenen. Het laatste zou men evenwel al dadelijk te corrigeeren hebben wegens den zoeven geschetsten invloed van het dunblijven der schors. Doch ook zou spoedig blijken, dat men volstrekt niet eenvoudig het perceptief zintuigvlak en het getal der sensibele zenuwvezels, zelfs bij dieren welke slechts in grootte verschillen doch overigens gelijk georganiseerd zijn, met het lichaamsoppervlak mag evenredig stellen.

Die betrekking is een meer samengestelde daardoor, dat naarmate het lichaam kleiner wordt, zooals onder nader zal besproken worden, het getal der sensibele zenuwvezels betrekkelijk toeneemt; de percipieerende zintuigoppervlakken worden gedeeltelijk betrekkelijk uitgebreider, gedeeltelijk worden de sensibele zenuwuiteinden daarin dichter bij elkander geplaatst. In deze alleen heeft men de maat te zoeken van de hersenen, bij gelijk georganiseerde dieren.

Van twee ongelijk georganiseerde, doch even groote dieren en met ten naaste bij even uitgebreide perceptieve zintuigvlakken en een ongeveer gelijk getal sensibele zenuwvezels zal dat dier de zwaarste hersenen bezitten, bij hetwelk de bedoelde sluitbogen, waaruit de hersenen bestaan, de hoogste samengesteldheid bereikt hebben. Dat volgt uit hetgeen tal van onderzoekers op verschillend gebied ons van den bouw van het zenuwstelsel geleerd hebben als van zelf. Maar het was zeker „mit lichtvoller Einsicht”, gelijk Schopenhauer zegt ²⁾, dat Sömmering ³⁾, reeds meer dan een eeuw

¹⁾ Donaldson, *The growth of the brain*. p. 144 en p. 214—215.

²⁾ *Parerga und Paralipomena*. Reclam—Leipzig. II. p. 393.

³⁾ S. Th. Sömmering, *De basi encephali et originibus nervorum cranio egredientium libri V*. Göttingen 1778, p. 17.

geleden, tot het besluit kwam, dat men het gewicht der hersenen niet met betrekking tot het geheele lichaam, maar tot de dikte der zenuwen moet beoordeelen.

Dit besluit en het overeenkomstige, waartoe de tegenwoordige voorstellingen van den bouw van het zenuwstelsel mij toeschijnen noodzakelijk te moeten leiden, moge nu eenigszins nader gemotiveerd worden.

Vergelijkend-anatomisch en embryologisch onderzoek hebben geleerd, dat het zenuwstelsel oorspronkelijk uit eene reeks van segmentaal achter elkander gelegen eenheden — sensu-motorische eenheden kan men ze met Winkler ¹⁾ noemen — is opgebouwd. Als gevolg daarvan treden ook in het ruggemerg der zoogdieren de gevoelszenuwen van ieder lichaamsdeel het centraal orgaan binnen nabij het punt, waar de zenuwen uit treden, welke de bewegingen van dat deel beheerschen, en worden impulsen, langs bepaalde sensibele geleidingswegen aangevoerd, in de eerste plaats naar de spieren van hetzelfde deel teruggeworpen. Er blijkt, dat bepaalde centripetale zenuwvezelen — uitloopers van sensibele neuronen als men wil — met bepaalde motorische neuronen in het ruggemerg in contact treden en aldus behooren bij bepaalde spiercellen. Meerdere van die primaire sensu-motorische eenheden of primaire reflexbogen, tot verschillende segmenten behoorend, worden door de lange uitloopers van associatiecellen in verbinding gesteld en aldus wordt doelmatiger bewegingscombinatie mogelijk gemaakt.

Nog meer gecompliceerde coördinatie en grooter doelmatigheid van beweging ontstaat door dergelijke verbinding van de primaire sensu-motorische apparaten, welke hun eindorganen hebben in de aan den schedel gelegen hogere zintuigen, en de primaire reflexbogen van het zintuig welks hoofdzetel de huid is. Want aldus komen de spieren onder den gecombineerden invloed van meer dan een zintuig.

Op de primaire ontwikkelen zich secundaire sensu-motorische bogen, die in de centra der hersenschors hun kruinpunten en sluitstukken hebben. De langs de centripetale zenuwen aangevoerde impulsen kunnen aldus niet alleen direct, doch ook via de hersenschors, de centra van de centrifugale zenuw in het ruggemerg bereiken; de handeling is eene bewuste geworden. Naarmate het zoogdier een hooger trap van ontwikkeling bereikt, hebben zich steeds talrijker secundaire sensu-motorische bogen

¹⁾ C. Winkler, Over doelmatige beweging in de natuur. Redevoering bij het aanvaarden van het hoogleeraarsambt aan de Universiteit te Amsterdam uitgesproken. Utrecht 1896.

gevormd. Men vindt dan ook dat de pyramiden-banen, die de afvoerende (motorische) cellen van de schors met de lagere centra van het zenuwstelsel in verbinding stellen, bij den mensch naar evenredigheid breeder zijn dan bij lagere dieren.

De centra der secundaire sensu-motorische apparaten vormen in de grijze schors van het cerebrum de zoogenaamde projectie-zones: de tast-bewegings-zone, de gezichts-zone, de gehoors-zone en de reuk- en smaak-zone.

In de secundaire apparaten der hoogere zintuigen is de oorspronkelijke sensu-motorische structuur daardoor zeer verduisterd, dat hun centripetaal gedeelte veel grooter beteekenis verkregen heeft, in vergelijking met het centrifugaal gedeelte, dan het geval is met de sensu-motorische apparaten van het tastzintuig. Dat echter ook de zoogenoemde „sensorische hersenzones” als centra van sensu-motorische apparaten zijn aangelegd, wordt daardoor bewezen, dat de directe motorische reactie, die op prikkeling van een dezer zones volgt, de spieren betreft, welke met het zintuig in verbinding staan. Door prikkeling van de optische zone zag Ferrier bij apen en honden de oogbollen bewegen en somtijds de pupil vernauwen, door prikkeling van de acustische zone de ooren bewegen. De spiermassa echter, welke in de huid haar voornaamste zintuig heeft, is met betrekking tot de spieren van de andere zintuigen zeer groot en zeer gedifferentieerd. Dientengevolge is dan ook de localisatie in de hersenen zoo veel meer gedifferentieerd, dat men van de betreffende zone het eerst de motorische reactie heeft leeren kennen en haar daarom vroeger, sedert de experimenten van Fritsch en Hitzig, „bewegings-zone” genoemd heeft. H. Munk heeft dan aangetoond, dat daarin de centrale projectie der sensible en motorische periferie samenvallen.

Zoowel de motorische als de sensible periferie is in de groote hersenen zeer gelocaliseerd vertegenwoordigd. Aan ieder punt van de periferie beantwoordt als het ware een punt van het centrum in de grijze schors van het cerebrum. Voor de motorische periferie kon dat, om de aangeduide reden, slechts worden aangetoond aan de zone van het tastzintuig en zijn motorische wederhelft, die bijna alle spieren van het lichaam omvat. Beevor en Horsley zagen bij apen de centra voor schouder, elleboog, pols, vingers en duim en ook voor heup, knie, voet en teenen elkander aan de hersenschors opvolgen zooals ze dat aan de geleidingen van de periferie doen. Ook vonden zij de buig- en strekspieren van deze in de hersenschors gelocaliseerd vertegenwoordigd.

Voor de sensorische periferie heeft men kunnen aantonen, dat

in de eerste plaats aan ieder zintuig een bepaald en bij verschillende onderzochte dieren overeenkomstig gedeelte van het hersenoppervlak beantwoordt. Maar verder heeft men dan ook gevonden, dat in de gevoels-zone de sensibele deelen van de voorste en achterste ledematen, van den romp, van den nek en het hoofd lokaal vertegenwoordigd zijn.

Van nog meer beteekenis is echter, hetgeen H. Munk kon aantonen, dat ieder punt van de retina met een bepaald punt van de hersenschors in verbinding staat.

Het is aldus begrijpelijk, dat met de hoogere differentieering van ieder zintuig de uitgebreidheid van de betreffende projectiezone moet toenemen, en waarom die van een zoo klein percipieerend oppervlak als de retina niet zeer veel minder omvangrijk is dan die van het tastzintuig, dat het geheele lichaam bekleedt en nog belangrijke uitbreidingsvlakken daarbinnen heeft. Volgens de berekeningen van Stilling ¹⁾ treden dan ook bij den mensch wel ruim een half millioen sensibele zenuwvezelen in het ruggemerg, maar het getal zenuwvezelen waaruit de nervus opticus bestaat wordt door Salzer ook bijna even hoog geschat ²⁾.

In de centra der projectie-zones is de zetel van het vermogen om waar te nemen. De tast-bewegings-zone krijgt, volgens Munk, aldus de beteekenis de bewegingen te regelen en te verfijnen, hare doelmatigheid nog volkomener te maken. Dat schijnt althans uit proeven bij apen en honden en ook uit pathologische waarnemingen bij den mensch te blijken. Wanneer bij den mensch door ziekte zeker gedeelte der tast-bewegings-zone (het midden der centraalwindingen) buiten functie is gesteld, kunnen de reflectorische en automatische bewegingen van den arm wel bestaan blijven, doch willekeurige beweging is onmogelijk geworden, want het gevoel in het lid is bijna geheel verdwenen. De willekeurige beweging blijft dan alleen uit door het ontbreken der bewegingswaarneming; geen impulsen bereiken de hersenschors meer, noch die van de huid uitgaan, noch die uit de reflectorische beweging in pezen en banden ontstaan, en daarom volgt ook geen willekeurige beweging. Innig is dus ook in de secundaire sensu-motorische apparaten de sensibiliteit met de motiliteit verbonden.

Op de secundaire sensu-motorische apparaten ontwikkelen zich, tusschen de verschillende zintuig-zones, bij de hoogere zoogdieren eindelijk, als sluitbogen van de hoogste orde, de tertiaire

¹⁾ G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881. p. 382.

²⁾ G. Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887. p. 117.

verbindingsapparaten, de associatie-centra van Flechsig. Zij ontbreken volgens Flechsig nog volkomen bij de knaagdieren en zijn ook bij de Carnivoren nog klein, doch bereiken bij apen dezelfde uitgebreidheid als de sensorische centra, bij den mensch echter bestaat de grijze schors voor $\frac{2}{3}$ uit associatie-centra ¹⁾. Terwijl aldus de gewaarwordingen van verschillende zinnen zich kunnen verbinden, associeeren, verkrijgen de hersenen als orgaan eerst hun hoogste functioneele beteekenis.

Wat wij aldus van den bouw en van de functies van het meest gedifferentieerde en omvangrijkste gedeelte der hersenen, het cerebrum, en ook van het laagste en meest primitieve, het ruggemerg, hebben leeren kennen, maakt het wel waarschijnlijk, dat ook de nog minder bekende deelen van de hersenen naar een dergelijk schema gebouwd zijn. Wij mogen de hersenen beschouwen als te bestaan uit eenheden, samengestelder bij hogere dieren, minder samengesteld bij dieren die nog op een lagen trap der phylogenetische ontwikkeling staan, talrijker bij dieren met een groot lichaam, geringer in aantal bij dieren van kleine afmetingen. Wij hebben de functie ook als zoo innig gebonden aan den bouw van het centraal apparaat leeren kennen, zien toenemen in doelmatigheid bij toename in de samengesteldheid van het orgaan, dat wij ook tot gelijkheid in bouw mogen besluiten, waar wij zeer groote overeenkomst in de fijnere nuanceeringen van de functie waarnemen. Dieren, wier „psychische verrichtingen” zoo groote overeenstemming vertoonen, als bijvoorbeeld in de familie der *Felidae* valt waar te nemen, moeten ook in de fijnere structuur van hun centraal zenuwstelsel zoodanig overeenkomen, dat wij hen bij beschouwingen als die, welke het onderwerp van dit opstel uitmaken, als gelijkwaardig mogen aannemen.

Bij dieren, welke in lichaamsgrootte gelijk zijn, hangt dus de hoeveelheid der hersenen af van de mate van samengesteldheid, welke zij bereikt hebben. In dezelfde verhouding als de samengesteldheid der hersenen toeneemt vermeerderd echter ook de massa, het gewicht, daarvan, want steeds meer secundaire sluitbogen worden op de primaire, en eindelijk tertiaire sluitbogen op de secundaire opgericht. Wat dus toeneemt is de *cephalisatie* van het centraal zenuwstelsel, zoowel in qualiteit als in quantiteit. Alleen echter de quantitative cephalisatie kunnen wij voorloopig eenigermate onder cijfers brengen.

Men heeft dat het eerst beproefd door het gewicht of de breedte-

¹⁾ P. Flechsig, Gehirn und Seele. 2. Ausgabe. Leipzig 1896. p. 23 en 84.

afmeting van de hersenen met die van het ruggemerg te vergelijken. Terwijl de mensch door het gewicht van zijn ruggemerg voor al de grootere zoogdieren onderdoet, wordt hij in het gewicht van zijn hersenen slechts door enkele van de allergrootsten overtroffen. De hersenen wegen bij den mensch 50 maal, bij honden en bij de kat 3 tot 4 (5) maal en bij het konijn 2 maal zooveel als het ruggemerg ¹⁾. Het verlengde merg heeft aan zijne basis bij den mensch slechts $\frac{1}{7}$, bij het paard, het rund, het schaap, het hert, het zwijn, den hond, de kat en het konijn slechts $\frac{1}{3}$ of nog minder van de breedteafmeting der hersenen ²⁾.

Voorts heeft ook, gelijk reeds werd opgemerkt, Sömmering er het eerst aan gedacht, de cephalisatie van het centraal zenuwstelsel te meten door de betrekkelijke dikte der zenuwen, met andere woorden, door het betrekkelijk getal der zenuwvezelen, die met de hersenen in verbinding staan. Omtrent het aantal der zenuwvezelen of de dikte der zenuwen bij verschillende dieren bestaan echter zoo goed als geen gegevens ³⁾. Eenigszins zou men tot beoordeeling van deze verhoudingen kunnen komen door vergelijking van de spierelementen van ongelijk groote dieren van eene zelfde natuurlijke groep. De meeste dwarsgestreepte spiervezelen zijn slechts van een enkelen motorischen zenuwvezel voorzien. Daar nu bij gelijkvormige dieren van zeer verschillende grootte de massa's van gelijknamige spieren zich verhouden als de lichaamsgewichten, zou men het betrekkelijk getal hunner spierelementen, en aldus ook van de motorische zenuwvezelen, kunnen beoordeelen naar het volume, dus naar de lengte en dikte der spiervezelen bij de vergeleken dieren. De weinige omtrent die afmetingen der spiervezelen mij bekende feiten schijnen wel in overeenstemming met de onderstelling; dat het getal der motorische zenuwvezelen in geringere mate toeneemt dan de massa van de spieren en aldus het lichaamsgewicht. De dwarsgestreepte spiercellen schijnen namelijk langer en dikker te zijn bij groote dan bij verwante kleine dieren. Bij de muis zijn de dwarsgestreepte spierelementen 3—24 m.M. lang ⁴⁾ en bij het

¹⁾ Bischoff, Das Hirngewicht des Menschen, p. 37 — en Mies cfr. Donaldson, The growth of the brain. p. 191.

²⁾ Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. 9^{me} leçon.

³⁾ Waszkiewitz (Anatom. Anzeiger 1888. III. p. 206) stelde als empirische formule voor de toename van het aantal zenuwvezelen met a (het lichaamsgewicht): $\sqrt[3]{a}$, doch voor *dieren van dezelfde soort*, waarbij dus de groei de grootste rol speelt.

⁴⁾ R. Mayeda, Ueber die Caliberverhältnisse der quergestreiften Muskelfasern, Zeitschr. f. Biologie. Bd. 27 (1890). p. 119.

konijn 60—75 m.M., bij het schaap 20—35 m.M. en bij het rund 80—100 m.M. ¹⁾). De dikte echter varieert bij de muis van 0.0038 tot 0.0798 m.M. ²⁾), terwijl de spiervezelen van den mensch, bij eene lengte van 53 tot 98 m.M. ¹⁾), 0.011 tot 0.072 m.M. dik zijn ³⁾).

Het zou dus wel kunnen zijn, dat het getal der motorische zenuwvezelen evenredig toeneemt met de doorsnede, niet met het volume van de spier, zooals reeds Brandt, steunende op de onhoudbaar gebleken stelling van Kölliker, dat de dwarsgestreepte spiervezelen altijd zoo lang zijn als de geheele spier, vermoed had.

Van twee nauw verwante en gelijkvormige dieren, die zeer verschillend in grootte zijn, kan men het betrekkelijk getal hunner sensibele zenuwvezelen nu ook ten naaste bij schatten naar de grootte van hun perceptief zintuigoppervlak, en deze is *eenigermate* te beoordeelen naar de grootte van het lichaamsoppervlak, zonder daaraan evenwel — zooals reeds gezegd werd — evenredig te zijn. Dat men van een perceptief *vlak* mag spreken, van verschillende differentieering bij verschillende dieren, is voor de huid terstond duidelijk, doch ook van al de inwendige gevoelszenuwen s. str. liggen de perifere uiteinden in vlakken uitgebreid: in slijmvliezen, weivliezen, fasciën, banden. Ook de reuk- en smaakzenuwen hebben haren oorsprong in slijmvliezen. In de vliezen van het labyrinth breiden zich de perifere eindapparaten van de gehoorzenuw uit. De retina is een membraan.

Nader bij verschillende dieren vergeleken heeft men tot nog toe alleen het perceptief zintuigvlak van het oog — en daarbij bestaat eene *evenredige* verhouding met het algemeen oppervlak stellig *niet*. Reeds Haller wist, dat de kleinere dieren betrekkelijk grooter oogen hebben dan de grootere. Het meest opvallend is dat bij vergelijking van nauw verwante dieren, bijvoorbeeld de kat, den lynx en den leeuw ⁴⁾). Dat is van dien aard, dat bij den leeuw de lineaire grootte der netvlies-beelden slechts 1.67 maal ⁵⁾), de vierkante beeldgrootte 2.8 maal zoo groot is als bij de kat. Het lichaamsge-
wicht van den leeuw is ongeveer 36 maal dat van de kat, en

¹⁾ W. Felix, Die Länge der Muskelfaser bei dem Menschen und einigen Säugethieren. Würzburg 1887, p. 281.

²⁾ R. Mayeda, Ueber die Caliberverhältnisse der quergestreiften Muskelfasern, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 27 (1890), p. 119.

³⁾ Vierordt, Daten und Tabellen für Mediciner. 2. Aufl.

⁴⁾ R. Leuckart, Organologie des Auges. Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Gräfe und Sämisch. Bd. II. Cap. VII. p. 181.

⁵⁾ L. Matthiessen, Die neueren Fortschritte in unserer Kenntnis von dem optischen Bau des Auges der Wirbeltiere. Hamburg und Leipzig 1891. p. 62.

daaruit kan men berekenen, dat het lichaamsoppervlak van den leeuw ongeveer gelijk is aan 11 maal dat van de kat. Men weet, verder, dat de vorm-percipieerende elementen van het netvlies, de staafjes, bij de meeste zoogdieren ongeveer even dik zijn, zoodat er op hetzelfde oppervlak van ieder netvlies ongeveer evenveel naast elkander kunnen staan ¹⁾, bij de kat per vierkanten millimeter weinig meer dan bij den leeuw.

Indien bij deze dieren het oppervlak van hun netvlies een evenredig deel van hun lichaamsoppervlak ware, dan zou de kat eenzelfde voorwerp even scherp zien op 1 M. afstand als de leeuw het ziet op $\sqrt{11} = 3.3$ M. afstand. Daardoor, dat bij de kat de retina naar evenredigheid ongeveer 4 maal grooter wordt, kan de gezichtsscherpte van laatstgenoemd dier reeds gelijk zijn aan die van den leeuw, indien het de voorwerpen 1.67 maal nader bij zich heeft dan de leeuw. De kat ziet door die vergrooting van haar oog voorwerpen even scherp op tweemaal zoo grooten afstand als zonder vergrooting het geval zou zijn geweest, en behoeft ze dus ook slechts half zoo dicht te naderen.

In den regel hebben bij alle gewervelde dieren de kleinere soorten betrekkelijk grooter oogen dan hun grootere verwanten. De beelden op het netvlies van den reuzenwalvisch (*Balaenoptera Sibbaldi*) zijn lineair slechts $2\frac{1}{2}$ maal zoo groot als die op het netvlies van den bruinvisch (*Phocaena communis*), terwijl de lineaire afmetingen van hunne lichamen zich ongeveer verhouden als 10 à 20 tot 1; de netvliesbeelden van den zeearend zijn slechts $1\frac{2}{3}$ maal zoo lang en breed als die van den torenvalk, ofschoon de lineaire lichaamsafmetingen van den zeearend 3 tot 4 maal grooter zijn dan die van den torenvalk ²⁾. Emmert vond bij paarden, runderen, schapen, zwijnen, honden, katten en konijnen, dat *zonder uitzondering* de kleinste dieren eener zelfde soort relatief de grootste oogen hebben ³⁾.

Het is ook zoo goed als zeker, dat in het algemeen bij de kleinere dieren de huid per eenheid van oppervlak aanzienlijk meer perifere uiteinden van sensibele zenuwvezelen bevat dan bij de

¹⁾ Leuckart, Ibid. p. 249. Bij de ratten, die van alle onderzochte dieren de fijnste staafjes bezitten, is de dikte van deze toch niet minder dan de helft (0.001 mM.) van die bij de meeste andere zoogdieren (0.002 mM.).

²⁾ Men vergelijkte verder Leuckart en Matthiessen (ll.cc.). Een van Matthiessen's opgaven betreft den „*Delphin (Delphinus communis)*”. De latijnsche naam doet mij aannemen, dat niet *Delphinus delphis*, de eigenlijke dolfijn, doch *Phocaena communis*, die vroeger tot het genus *Delphinus* gerekend werd, bedoeld is.

³⁾ Zeitschr. f. vergl. Augenheilk. herausg. von Berlin und Eversbusch. IV. Wiesbaden 1886.

grootere dieren, dat dus het percipieerend oppervlak van het tastzintuig dichter is bij de kleinere dieren. Wil het dier in zijn betrekkingen tot de buitenwereld verschillende zintuigen gecombineerd gebruiken, zoo kan dat ook niet anders zijn; het eene zintuig mag in scherpte van percipieerend vermogen niet bij het andere achterstaan. Van voorwerpen, die zoo nabij het oog geplaatst zijn, dat zij door het lichaam kunnen worden aangeraakt, zal de kat met haar betrekkelijk grooter oog lineaire bijzonderheden waarnemen, die slechts half zoo groot zijn als die, welke de leeuw in dat geval vermag waar te nemen. De kat heeft dan ook van nabij, evenals van verre, met kleiner voorwerpen te doen dan de leeuw, en deze moet zij niet minder duidelijk kunnen tasten dan zien. Doch ook het gehoor moet, om samenwerking met de andere zintuigen mogelijk te maken, gescherpt worden; door vergrooting van het perceptie-vlak in het oor verkrijgen de geluidsgolven een uitgebreider aangrijpingsvlak en aldus kunnen minder krachtige geluiden worden waargenomen. Door uitbreiding van het reukslimvlies kunnen grooter hoeveelheden gassen en dampen tegelijkertijd daarmede in contact komen. Aangaande de vergrooting dier beide laatste zintuigen bestaan intusschen geen feitelijke gegevens.

In ieder geval is aan de hersenschors de optische zone bij de kleinere dieren volstrekt niet meer ontwikkeld dan bij de grootere, doch in volkomen dezelfde verhouding als de tast-zone en de gehoors-zone, zooals bijvoorbeeld bij de huiskat, de gele boschkat van Sumatra (*Felis Temmincki*) en den tijger.

Intusschen worden daardoor algemeen bij de kleinere dieren de hersenen belangrijk vergroot. De reden der standvastigheid van dezen factor, waardoor bij dieren van dezelfde natuurlijke groep het hersengewicht in veel geringer mate toeneemt dan het lichaamsoppervlak, is gelegen in zijnen oorsprong. Dat de zintuigen van de kleinere dieren voor betrekkelijk grooter afstanden en tevens voor kleiner voorwerpen zijn ingericht, dat deze dieren dus met betrekking tot hunne lichaams-grootte een grooter veld van waarneming hebben dan hunne grootere verwanten, staat ongetwijfeld daarmede in verband, dat zij een grooter veld van werkzaamheid behoeven om te kunnen voldoen aan de eischen hunner zooveel krachtiger stofwisseling. Deze is per eenheid van lichaamsoppervlak bij de kat ongeveer even sterk als bij den leeuw ¹⁾. Daar het grootere dier echter 36 maal zooveel weegt als het kleinere, doch slechts 11 maal zoo groot lichaamsoppervlak bezit, is de stofwisseling per eenheid van gewicht

¹⁾ Vergel. Rubner, 1. c.

bij de kat 3.3 maal zoo sterk. Daarop is ook de hoeveelheid van den mechanischen (spier-) arbeid berekend, dien het dier te verrichten heeft, en naar dezen zijn de zintuigen met hun centrale eindorganen in de hersenen ingericht. In de meeste gevallen schijnt men derhalve wel te mogen aannemen, dat de factor der dichtheid van het zintuigoppervlak bij de grootere en de kleinere dieren eener zelfde natuurlijke groep eene constante waarde bezit.

Men kan dat besluit ook op de volgende wijze motiveeren.

De afmetingen der voorwerpen, waarmede ieder dier te doen heeft, zijn evenredig met die van zijn lichaam. De voorwerpen van den leeuw zijn dus gemiddeld 3.3 maal langer en breeder, 11 maal grooter van oppervlak, 36 maal zwaarder dan die van de kat. Betasten nu beide dieren hun voorwerp, bijvoorbeeld met den klauw, zoo staat dat op 3.3 maal grooter afstand van het oog van den leeuw dan van dat van de kat. Maar het heeft ook 3.3^2 maal grooter oppervlak, de lichtsterkte van het beeld op de retina is dus bij beide dieren, wier oogen gelijkvormig zijn, even groot. Door dat beeld worden bij den leeuw 2.8 maal zooveel optische zenuwvezelen aangedaan als bij de kat. Onderstelt men nu, dat geen kwalitatief verschil bestaat in de zenuwen bij deze nauw verwante dieren, dan moeten — opdat dezelfde verhouding tusschen de van hetzelfde voorwerp in de verschillende zintuigen ontvangen prikkels bij nauw verwante dieren bewaard blijve — bij den leeuw ook 2.8 maal zooveel tastzenuwen worden aangedaan als bij de kat. Daar echter het tastvlak van den leeuw 11 maal grooter is dan dat van de kat, kan de dichtheid der zenuwuiteinden in dat tastvlak ook slechts ongeveer $\frac{2.8}{11} = \frac{1}{4}$ van die bij de kat zijn. En omdat algemeen kleinere soorten van gewervelde dieren grooter oogen hebben dan nauw verwante grootere soorten, moeten alzoo bij de kleinere dieren ook algemeen de zenuwuiteinden in de huid dichter zijn uitgespreid.

Dit staat in verband met de wijze, waarop het spierstelsel werkt. De spierkracht is met betrekking tot het lichaamsgewicht bij nauw verwante dieren, zonder dat eenig quantitatief verschil in de spieren behoeft te worden ondersteld, des te kleiner naarmate het dier grooter is. Zij is geheel onafhankelijk van de lengte, daarentegen evenredig met de doorsnede van de spier ¹⁾ dus bij den leeuw 11 maal zoo groot als bij de kat. Doch deze 11 maal grootere kracht heeft 36 maal grooter massa te ver-

¹⁾ Vergelijk: L. Hermann, Handbuch der Physiologie. Bd. I. Bewegungsapparate. Theil I. Leipzig 1879. p. 65.

plaatsen, want, zóóveel zwaarder zijn de lichaamsdeelen van den leeuw en ook de voorwerpen, waarmede hij te doen heeft. Bij die grooter belasting kan de spier zich slechts langzamer samen-trekken. Tengevolge daarvan zijn de bewegingen van grootere dieren trager dan die van kleinere. Het is een algemeen waar te nemen verschijnsel, dat kleine dieren vlugger in hun bewegingen zijn, bij de locomotie hunne ledematen vlugger reppen, dan groote. De schreden van den rustig stappenden tijger zijn veel minder rasch dan die van de kat, wanneer deze zich op dezelfde wijze verplaatst. Maakten de beenen van de muis in denzelfden tijdsduur niet meer bewegingen dan die van het paard, zoo zou haar locomotie, zegt Plateau ¹⁾, op die van een schildpad gelijken. Aan dit vermogen hebben de kleinere dieren het te danken dat zij in absolute snelheid van locomotie voor de grootere dieren niet al te zeer behoeven onder te doen, dat de vos en de haas, bijvoorbeeld, niet minder snel loopen dan het paard, en dat honden een hert kunnen vangen. Alle kleinere dieren herhalen hunne bewegingen in een snelleren rhythmus dan de grootere, en daardoor wordt de na-deelige invloed van hun geringe lichaamsafmetingen op de absolute snelheid der locomotie althans grootendeels opgeheven.

Aldus leert de directe waarneming, en men kan aantonen, dat de grond van dit bewonderenswaardig verschijnsel in eenvoudige mathematische verhoudingen gelegen is. Indien van twee verwante en in vorm zeer op elkander gelijkende dieren, van welke het eene grōot, het andere klein is, L en l de lineaire afmetingen zijn, M en m de massa's, V en v de snelheden van locomotie (dat zijn de door overeenkomstige lichaamsdeelen afgelegde wegen in de eenheid van tijd), F en f de spierkrachten, zoo is

$$\frac{F.L}{f.l} = \frac{M.V^2}{m.v^2}$$

De spierkrachten verhouden zich bij gelijkvormige en nauw verwante dieren nu vrij nauwkeurig als de doorsneden der spieren, en de massa's als de volumina. Men mag dus ook stellen

$$\frac{L^2.L}{l^2.l} = \frac{L^3.V^2}{l^3.v^2}$$

waaruit volgt

$$V = v$$

Het kleinere dier legt dus — in de onderstelling van volkomen

¹⁾ F. Plateau, Sur la force musculaire des insectes. Bulletins de l'Académie royale des sciences de Belgique. Bruxelles 1865. 2me Série. Tome 20.

gelijkvormigheid, en aangenomen, dat de krachten zich nauwkeurig verhouden als de doorsneden der overeenkomstige spieren — denzelfden weg in denzelfden tijd af als het grootere dier. De elementaire bewegingen der overeenkomstige lichaamsdeelen moeten zich bij het kleinere dier daartoe sneller herhalen en de overeenkomstige spieren in korteren tijd samentrekken. Voor iedere beweging, d. i. iedere aanhoudende of natuurlijke contractie van een spiervezel, is bij het grootere dier — wanneer men geen kwalitatief verschil in zenuwen onderstelt — geen sterker zenuwimpuls beschikbaar dan bij het kleinere. Ook moet in beide gevallen een even sterke dosis daarvan toevloeien om de contractie op te wekken, en derhalve zullen de enkelvoudige contracties (*Zuckungen*), waaruit de aanhoudende contractie der natuurlijke beweging bestaat, even talrijk moeten zijn. Opdat nu echter toch bij het kleinere dier de aanhoudende contractie korter van duur zij, moeten zijne spiervezelen kleiner zijn en moet het betrekkelijk getal van de spiervezelen en van de zenuwvezelen λ maal vergroot worden, wanneer λ de verhouding is tusschen de lineaire lichaamsafmetingen der dieren. Zóóveel meer spier- en zenuwvezelen, zóóveel meer prikkelpunten, zóóveel talrijker explosies in de spierzelfstandigheid in denzelfden tijd en zóóveel sneller contractie der spier. Bij het grootere dier moet zich, wegens de zwaarder belasting, de door den zenuwprikkel in de spier vrijgemaakte spankracht langzamer ontwikkelen. Dat is alleen mogelijk daardoor, dat zij uit grooter spiervezelen bestaat en aldus naar evenredigheid van haar volume minder zenuwvezelen ontvangt. Want de in iederen spiervezel van het innervatie-punt uitgaande contractiegolf heeft dan meer tijd noodig om zich door zijn geheele massa voort te planten. Is nu werkelijk het zenuwstelsel te beschouwen als een samenstel van reflexbogen, zoo moet bij die gelijk georganiseerde dieren dezelfde verhouding bestaan tusschen het aantal der sensibele en der motorische zenuwvezelen. Het huidoppervlak van het eene dier is λ^2 maal, de lineaire afmeting van het lichaam echter slechts λ maal grooter dan bij het andere dier en aldus moeten bij het grootere dier de tastzenuwen per eenheid van oppervlak aanzienlijk minder talrijk zijn dan bij het kleinere.

Op die wijze houdt dus toch de grootte der stofwisseling, indirect, verband met het gewicht der hersenen, doch op geheel andere wijze dan Brandt en Snell zich dat voorstelden.

Deze factor, die de hersenen bij kleinere dieren betrekkelijk grooter maakt, zoowel als de uit de gelijkblijvende dikte der hersenschors voortvloeiende, in omgekeerden zin werkende factor,

zijn in ieder geval als mathematische functiën van het lichaamsgewicht te beschouwen. Stellen wij deze beide factoren en ook andere invloeden, zooals de niet volkomen gelijke grootte der gangliëncellen bij nauw verwante, maar in groote verschillende dieren, een oogenblik ter zijde, dan komen wij met Snell ¹⁾ tot de volgende eenvoudige mathematische formulering van het vraagstuk, dat het onderwerp van dit opstel is.

Van twee even hoog georganiseerde en gelijkvormige dieren a en A , welker lichaamsgewichten s en S bekend zijn, verhouden zich de oppervlakken tot elkander als $\sqrt[3]{s^2} : \sqrt[3]{S^2}$; want omdat de vergeleken dieren ook in hun inwendige lichaamsdeelen nagenoeg gelijkvormig zijn, mag men, zonder noemenswaarde fout te maken, de volumina evenredig stellen met de gewichten.

Neemt men aan, dat het gewicht der hersenen bij deze even hoog georganiseerde en gelijkvormige dieren evenredig met het oppervlak van het lichaam toeneemt, zoo moeten ook hunne hersengewichten tot elkander staan als $\sqrt[3]{s^2} : \sqrt[3]{S^2}$, dus als de kubiekwortels uit de kwadraten der lichaamsgewichten. Voor $\sqrt[3]{s^2}$ kan men nu ook schrijven $s^{\frac{2}{3}}$ of $s^{0.6666..}$.

Onderstelt men, dat de hoeveelheid der hersenen recht evenredig is aan het lichaamsoppervlak, zoo zou dus 0.6666.. het getal zijn, dat als exponent aan het in een bepaalde gewichtseenheid uitgedrukte lichaamsgewicht van twee of meer dieren moet worden toegevoegd om de verhouding hunner hersengewichten aan te geven. Noemen wij dit getal (overeenkomende met den „somatischen exponent” van Snell) den relatie-exponent, daar hij de uitgebreidheid der betrekkingen met de buitenwereld helpt uitdrukken.

Bij vergelijking der hersengewichten van ongelijk hoog georganiseerde dieren zou de gevonden waarde $s^{0.6666..}$ nog voor ieder dier met een factor moeten worden vermenigvuldigd, die de hoogte van de organisatie der hersenen, de hoeveelheid van deze per eenheid van lichaamsoppervlak, dat is de relatieve cephalisatie van het betreffende dier uitdrukt. Dit getal (de „psychische factor” van Snell) zullen wij den cephalisatie-factor noemen en met c aanduiden. Dan zou het hersengewicht van een dier, welks lichaamsgewicht s is, gelijk zijn aan $c \cdot s^{0.6666..}$. Het aldus verkregen getal heeft natuurlijk slechts een relatieve beteekenis, geeft alleen de *betrekkelijke* hoeveelheid der hersenen bij de vergeleken dieren aan.

Van twee even hoog georganiseerde en gelijkvormige dieren,

¹⁾ ll. cc.

welker lichaamsgewichten s en S zijn, zouden de hersengewichten tot elkander staan als $c.s^{0.6666..} : c.S^{0.6666..} = s^{0.6666..} : S^{0.6666..}$.

Snell meende, dat zijn „somatische exponent” eene grootere waarde dan 0.6666.., tusschen dit getal en 1 gelegen, zou moeten bezitten, omdat volgens hem zoowel het volume als het oppervlak van het lichaam invloed heeft op de grootte der hersenen ¹⁾. Doch door den boven besproken invloed van het verschil in ontwikkeling der zintuigen tusschen de grootere en de kleinere dieren zal integendeel de exponent eene geringere waarde dan 0.6666.. moeten verkrijgen. Dit zal uit de navolgende berekeningen blijken; hier zij reeds aangemerkt, dat bij dieren, welke alleen in lichaamsgrootte zeer verschillend, doch overigens vergelijkbaar zijn, altijd de kleinere dieren per eenheid van het lichaamsoppervlak meer hersenen bezitten dan de grootere :

de Siamang	1.27	maal	zooveel	als	de	Orang-oetan,
de dwergantilope	1.37	„	„	„	„	Beisa-antilope,
de kat	1.51	„	„	„	„	leeuw,
de muis	1.40	„	„	„	„	rat ²⁾ .

In ieder geval staat de hoeveelheid der hersenen van systematisch gelijkstaande dieren van verschillende lichaamsgrootte op een of andere wijze in betrekking tot de grootte (die men door het gewicht mag uitdrukken) van het lichaam. Op welke wijze zal de nu te zoeken relatie-exponent leeren.

Om den relatie-exponent te vinden is het noodig van twee in de cephalisatie van hun centraal zenuwstelsel gelijkstaande en gelijkvormige dieren het lichaamsgewicht en het hersengewicht te kennen. Zij e (encephalon) het hersengewicht, s (soma) het lichaamsgewicht van het kleinere en E het hersengewicht, S het lichaamsgewicht van het grootere dier, r de relatie-exponent en c de voor beiden gelijke cephalisatie-factor. Men heeft dan de volgende vergelijkingen:

$$E : e = c. S^r : c. s^r$$

$$E : e = S^r : s^r$$

$$\left(\frac{S}{s}\right)^r = \frac{E}{e}$$

¹⁾ Sitzungsbericht der Gesellsch. für Morphologie und Physiologie zu München vom 1 Dec. 1891.

²⁾ Deze cijfers zijn berekend naar formule $c = \frac{e}{s^r}$ (p. 33).

$$r (\log S - \log s) = \log E - \log e$$

$$r = \frac{\log E - \log e}{\log S - \log s}$$

Voor den relatie-exponent r zal men nu door de sterker ontwikkeling en de grooter dichtheid van het perceptief oppervlak bij de kleinere dieren, zooals boven besproken werd, in het algemeen een beneden 0.6666.. liggende waarde moeten vinden. De factor, welke uit het dunblijven der hersenschors voortvloeit, werkt echter dien factor der verdichting van het perceptie-oppervlak in belangrijke mate tegen. Het percipieerend zintuigvlak van de kat is waarschijnlijk ongeveer vier maal zoo dicht als dat van den leeuw, maar toch heeft de kat in verhouding tot haar lichaamsoppervlak slechts anderhalf maal zooveel hersenen als de leeuw. Die compensatie kan het hersengewicht van den leeuw, voor hetgeen het door het betrekkelijk geringer getal der sensu-motorische eenheden bij dat van de kat tekort komt, slechts vinden in de verlenging der geleidingswegen, die de witte hersenstof samenstellen. Anders schijnt het mij onmogelijk te verklaren, hoe, niettegenstaande de veel sterker toename der percipieerende elementen van de kat, haar hersengewicht slechts anderhalf maal vergroot kan zijn.

Alleen bij onderlinge vergelijking van zoogdieren, bij welke beide invloeden elkander ten naaste bij opheffen, zal men den relatie-factor ongeveer aan 0.6666.. gelijk moeten vinden. Voor de meeste zoogdieren echter zal men eene daar beneden liggende waarde moeten vinden. Maar daar de twee bedoelde, in tegengestelden zin werkende factoren eveneens van de lichaamsgrootte afhankelijk zijn, moeten — is de geheele in dit opstel gevolgde beschouwing van het zenuwstelsel juist — de door vergelijking van gelijkvormige dieren uit iedere natuurlijke groep gevonden cijfers telkens nage-noeg dezelfde zijn.

Op waarlijk treffende wijze kan nu, met behulp van door Weber medegedeelde en gedeeltelijk aan anderen ontleende cijfers en door enkele nieuwe gewichtsbepalingen, de juistheid dezer uit onze tegenwoordige kennis van het centraal zenuwstelsel als van zelf te maken gevolgtrekkingen bewezen worden.

Uit de door Weber medegedeelde reeksen van gewichtsbepalingen heb ik van verschillende diergroepen telkens twee soorten uitgezocht, daarbij zorgvuldig acht gevend, dat zij in lichaamsvorm en in hersenorganisatie zooveel mogelijk gelijk zijn, doch in grootte zeer verschillend. Door een groot verschil in lichaamsgewicht hebben namelijk individueele en andere afwijkingen van hetgeen voor

de soort als normaal mag gelden op de uitkomsten der vergelijking minder invloed. Vooral moesten de vergeleken dieren geheel volwassen en goed uitgegroeid zijn en voor hunne soort, zoover ik kon nagaan, de norm representeeren. Overigens heb ik mij bij die keuze door niets laten leiden. Slechts 12 soorten werden aldus voor vergelijking geschikt bevonden. De meesten der opgegeven dieren zijn niet volwassen of hebben althans niet het lichaams-gewicht, dat voor hen, naar opgaven elders of naar eigen waarnemingen, als normaal te beschouwen is. In iedere groep van nader verwante dieren konden ook slechts zelden paren voor vergelijking gevormd worden. Deze 12 soorten (Tabel I) maakten 7 vergelijkingen mogelijk en aldus kon 7 maal den relatie-exponent r berekend worden (Tabel II). Het is zeker een verrassend schoone bevestiging van de juistheid onzer tegenwoordige opvatting van de inrichting van het zenuwstelsel, dat telkens weder de zoo verschillende gegevens de uitkomst opleverden, welke naar die opvatting kon verwacht worden. Altijd lag de voor r berekende waarde beneden, doch niet al te ver beneden 0.6666..

Het is dus werkelijk de grootte van het perceptief zintuigoppervlak, die de hoeveelheid in de hersenen bij gelijke organisatie bepaalt.

TABEL I ¹⁾.

	Lengte van het lichaam, van neuspunt tot anus, in cM.	Gewicht (in grammen)		Rela- tief her- senge- wicht	
		van het lichaam	van de hersenen		
1. <i>Simia satyrus</i> L. ♂	140	73500	400	$\frac{1}{183}$	Lengte kruin-voetzool.
2. <i>Hylobates syndactylus</i> Desm. ♀	62.5	9500	130	$\frac{1}{73}$	
3. <i>Hylobates leuciscus</i> Kuhl ♀	52	6250	94.5	$\frac{1}{66}$	
4. <i>Oryx beisa</i> Rüpp. ♂	177	107000	280	$\frac{1}{382}$	Gemidd. gew. van 2 ♀ en 1 ♂
5. <i>Cephalophus Maxwelli</i> H. Sm.	60—68	3357	38	$\frac{1}{88}$	
6. <i>Felis leo</i> L. ♂	182	119500	219	$\frac{1}{546}$	Gemidd. gew. van 5 indiv. Gemidd. gew. van 3 indiv.
7. <i>Felis concolor</i> L. ♂	140	44000	137.5	$\frac{1}{320}$	
8. <i>Felis domestica</i> Gm. ♂	51—59	3300	31	$\frac{1}{106}$	
9. <i>Mus decumanus</i> Pallas ♂	26—27	448	2.36	$\frac{1}{190}$	Gemidd. gew. van 3 indiv.
10. <i>Mus musculus</i> L. ♂	9.5	21	0.43	$\frac{1}{49}$	
11. <i>Sciurus bicolor</i> Sparrm. ♂	40	1400	12	$\frac{1}{116}$	(5 andere volw. ind. wo- gen 300—361 gr.)
12. <i>Sciurus vulgaris</i> L. ♀	—	389	6	$\frac{1}{65}$	

TABEL II.

Voor berekening van <i>r</i> vergeleken dieren.	Relatie- exponent
<i>Simia satyrus</i> met <i>Hylobates syndactylus</i>	0.5493
<i>Simia satyrus</i> met <i>Hylobates leuciscus</i>	0.5854
<i>Oryx beisa</i> met <i>Cephalophus Maxwelli</i>	0.5769
<i>Felis concolor</i> met <i>Felis domestica</i>	0.5751
<i>Felis leo</i> met <i>Felis domestica</i>	0.5446
<i>Mus decumanus</i> met <i>Mus musculus</i>	0.5564
<i>Sciurus bicolor</i> met <i>Sciurus vulgaris</i>	0.5412
Gemiddelde waarde	0.5613

¹⁾ Al deze opgaven zijn medegedeeld door Weber (l. c.), n^o 1 naar Deniker et Boulart in *Nouv. Archiv. du Muséum. 3me. sér. Tome 7. 1895. p. 56, no 11* naar Kohlbrugge in *Natuurk. Tijdschr. v. Ned.-Indië. Deel 55. 1896. p. 37.*

Men vindt alzoo, dat c gemiddeld niet zeer verschillend is van $\frac{e}{s^{0.5613}}$, dat is ongeveer gelijk aan $\frac{e}{s^{\frac{1}{2}}}$ of $\frac{e}{s^{\frac{1}{3}-\frac{1}{4}}}$. Stelt men $c = \delta \frac{e}{s^{\frac{1}{3}}}$, dan is δ , de factor, waarin alles besloten ligt, waardoor c afwijkt van de eenvoudige verhouding tusschen het hersengewicht en het lichaamsoppervlak, ongeveer gelijk aan $s^{\frac{1}{3}}$, dat is evenredig met de derdemachtswortel uit de lineaire afmeting (den radius) van het lichaam.¹⁾

Bij enkele laag georganiseerde en kleinere dieren bestaat de invloed der windingen op het hersengewicht niet. Zoo zijn bij de grootste der in ons land levende vleermuizen de hersenen even glad als bij de kleinste. De relatieve vermeerdering der witte stof bij de grootere soorten is dus aanzienlijker dan bij die hersenen, waar plooiing bestaat. Ook de grootste soorten zijn nog zeer klein, bereiken echter meer dan het viervoudige lichaamsgewicht van de kleinste soorten. Alle staan op zeer lagen trap van hersenorganisatie en staan in ieder opzicht ook zeer nabij elkander. Daardoor dat zij in grootte onderling niet al te zeer afwijken, maar vooral door de betrekkelijk zeer lage ontwikkeling van haar gezichtszintuig is de factor van de verschillende dichtheid en uitbreiding van het perceptief oppervlak kleiner dan gewoonlijk. Hun voornaamste zintuig is het huidzintuig, in welks ontwikkeling zij alle andere zoogdieren schijnen te overtreffen. Zij gebruiken dat echter op gansch bijzondere wijze, niet als eigenlijk *tastzintuig*, en men mag aannemen, dat in de relatieve ontwikkeling daarvan bij de verschillende soorten, welke in levenswijs zeer gelijkvormig, in lichaamsgedaante zeer veel op elkander gelijkend en alle klein zijn, geen verschillen van beteekenis bestaan. De voor vergelijking gebruikte dieren werden in den St. Pietersberg, bij elkander in halven winterslaap (einde December 1896) gevangen en spoedig daarna gedood, doch konden eerst 12 uur later, maar in den tusschentijd bij eene temperatuur van 0°—2° C. bewaard, onderzocht worden. Het darmkanaal van geen hunner bleek eenige spijsresten te bevatten. Vier naar het gebit en de extremiteiten-beenderen goed volwassen dieren werden uitgezocht. Later bleek ook de voedingstoestand van hun lichaam, de betrekkelijke hoeveelheid daarin voorhanden vet, zeer overeen te komen. Wegens de geringe grootte der hersenen vereischte de bepaling van het gewicht van deze bijzondere voorzorgen. Zij werden in met waterdamp geheel verzadigde lucht

¹⁾ Aan dr. H. Onnen ben ik er dank voor schuldig, op deze arithmetische omschrijving van den gevonden exponent 0,5613 opmerkzaam gemaakt te zijn.

zorgvuldig, doch zoo snel mogelijk, uit den schedel genomen, daarbij vlak aan het foramen magnum, alle op gelijke wijze, van het rug-gemerg afgesneden. Na verwijdering der dura mater terstond tus-schen twee horlogieglazen gelegd, werden ze dan op een goede milligram-balans gewogen. Contrôle-wegingen bewezen, dat ook in ontdekten toestand en gedurende veel langeren tijd dan het uit-nemen uit den schedel geduurd had, geen merkbaar vochtverlies in de met waterdamp verzadigde kamerlucht plaats had.

Van de genomen maten der gebruikte dieren wordt hier alleen de lengte van den voorarm opgegeven; de lengte van het lichaam, de spanwijdte der vlerken, enz. zijn uit hunnen aard bij zoo kleine dieren weinig zekere maten.

TABEL III.

	Lengte van den voorarm, in mM.	Gewicht (in grammen)		Relatief hersen-gewicht	Relatie-exponent
		van het lichaam	van de hersenen		
<i>Vespertilio murinus</i> Schreber ♀	65	33.3	0.445	$\frac{1}{3}$	} 0.6656
<i>Vespertilio mystacinus</i> Leis-ler ♂	34	6.5	0.150	$\frac{1}{4}$	
<i>Vespertilio mystacinus</i> Leis-ler ♀	36	6.5	0.150	$\frac{1}{4}$	} 0.6593
<i>Rhinolophus ferrum equi-num</i> Schreber ♀	64	23.5	0.350	$\frac{1}{6}$	

De voor den relatie-exponent berekende cijfers liggen zoo nabij de waarde 0.6666., welke r zou verkrijgen, indien de hersenge-wichten zich juist verhielden als de lichaamsoppervlakken, dat reeds door deze twee vergelijkingen bewezen schijnt, dat hier werkelijk de bovengenoemde, in tegengestelden zin werkende factoren el-kander opheffen, dat het ook werkelijk de verschillend sterke ont-wikkeling der percipieerende elementen is, eenigermate gecompenseerd door het verschil in het gehalte der hersenen aan witte stof, die bij de zeven andere vergelijkingen steeds geringer cijfers tot uitkomst gaf.

Door invoering van den aldus gevonden relatie-exponent r in de vergelijking

$$e = c \cdot s^r \quad \text{of} \quad c = \frac{e}{s^r}$$

kan men nu ook c , den relatieven cephalisatie-factor, berekenen. Daarbij zou men voor bepaalde dieren ook altijd de voor diezelfde

dieren gevonden waarde van r moeten gebruiken. Dat is echter nog zelden doenlijk, en de uit het gebruik van de boven gevonden gemiddelde waarde 0.5613 ontstane fout is, wegens de in het algemeen niet zeer veranderlijke waarde van r , waar het tenminste slechts op eene benaderende schatting van den relatieven cephalisatie-factor aankomt, op enkele uitzonderingen na, ook niet aanzienlijk. In overeenstemming met de voorstelling, die Snell zich van den „somatischen exponent” maakte, als zijnde bepaald door de stofwisseling, meende hij, dat deze bij alle warmbloedige vertebraten als gelijk kon worden aangenomen. Dat is, zooals reeds gebleken is en nog verder blijken zal en ook uit de beteekenis van dien exponent is af te leiden, stellig niet het geval.

Fouten van meer beteekenis zou men zeker maken, wanneer men den aldus gevonden cephalisatie-factor als eene maat van de werkelijke organisatie der hersenen (dus met Snell als „psychischen factor”) zou wenschen te beschouwen. De hersenen van dieren, die tot verschillende natuurlijke groepen behooren, zijn namelijk niet gelijkwaardig. Zij bestaan uit meer en uit minder samengestelde, hooger en lager georganiseerde deelen, en nemen bij hoogere ontwikkeling, niet alleen in quantiteit, doch ook in qualiteit toe; de meer samengestelde deelen gaan meer en meer overwegen, en worden tevens meer verfijnd in eigen structuur, van de lagere naar de hoogere dieren.

Bij de hoogere dieren zou daarom de cephalisatie-factor, wenschte men hem op te vatten als psychischen of organisatie-factor, algemeen te laag, bij lagere dieren te hoog zijn. Beter zou men dezen laatsten factor kunnen beoordeelen door, zooals ook Snell voorgesteld heeft, in plaats van het totale hersengewicht, van het gewicht van de hemisferen van het cerebrum uit te gaan. Deze maken bij den mensch ongeveer $\frac{4}{5}$, bij kleinere knaagdieren, Insectivoren en Carnivoren ongeveer de helft, volgens Snell ¹⁾, van het geheele hersengewicht uit. Doch er bestaan daarvan zoo goed als geen gegevens en bovendien zou ook met de invoering van dat gewicht in plaats van het totale hersengewicht nog volstrekt niet de ware betrekkelijke organisatie der hersenen bij verschillende dieren te berekenen zijn, want ook de hemisferen van het cerebrum zijn, althans bij de hoogste en de laagste zoogdieren, nog volstrekt niet gelijkwaardig ²⁾.

De beteekenis van de navolgende (meest met $r = 0.5613$ berekende) tabel moet men dus niet overschatten; zij heeft slechts eene

¹⁾ Snell, Sitzungsber. Münchener Gesellsch. für Morphologie und Physiologie. 1891.

²⁾ H. Obersteiner (Der feinere Bau der Kleinhirnrinde bei Menschen und Tieren. Biolo-

zeer beperkte waarde ter beoordeeling van de betrekkelijke organisatie der hersenen bij de verschillende zoogdieren en dus ook van de ontwikkeling hunner „psychische functies”. Daarvoor zouden, omdat hoogere organisatie zich zoowel in de qualiteit (makroskopisch en mikroskopisch) als in de quantiteit openbaart, de zeer hooge cijfers zeker nog aanzienlijk verhoogd, de zeer lage belangrijk verlaagd moeten worden.

Toch zijn deze cijfers, op enkele uitzonderingen na, evenals de soortgelijke door Snell berekende ¹⁾, veel beter dan andere voor de betrekkelijke hoeveelheid der hersenen bij verschillende dieren in overeenstemming met de rangorde, welke de betreffende dieren in het systeem innemen, en ook met hetgeen wij van hunne „psychische vermogens” weten.

gisches. Centralblatt 1883. p. 145—155) wijst erop, dat homologe zenuwcellen in het gehele zenuwstelsel des te talrijker en meer vertakte uitloopers bezitten, naarmate het dier hooger staat. Hij en ook vroeger Danilewski toonden aan, dat daardoor de witte hersenzelfstandigheid in verhouding tot de grijze toeneemt bij de hoogere dieren. Ter loops zij opgemerkt, dat hierdoor te verklaren is het anders onbegrijpelijke feit, dat apen minder hersenwindingen bezitten dan herkauwers met hetzelfde hersengewicht, zelfs met hetzelfde lichaamsgewicht.

¹⁾ l. c. p. 442.

TABEL IV.

	Gewicht (in grammen)		Relatief hersenen- gewicht	Cephalo- satie-factor	
	van het lichaam	van de hersenen			
<i>Homo sapiens</i> L. ♂ ¹⁾	66200	1431	$\frac{1}{46}$	2.8186	Gemidd. van 25 indiv.
<i>Homo sapiens</i> L. ♀ ¹⁾	54800	1224	$\frac{1}{45}$	2.6778	Gemidd. van 33 indiv.
<i>Simia satyrus</i> L. ♂ ²⁾	73500	400	$\frac{1}{183}$	0.7423	
<i>Hylobates syndactylus</i> Desm. ♀	9500	130	$\frac{1}{73}$	0.7607	
<i>Hylobates leuciscus</i> Kuhl ♀	6250	94.5	$\frac{1}{66}$	0.6994	
<i>Semnopithecus maurus</i> Desm. ♂ ³⁾	8800	70	$\frac{1}{126}$	0.4276	
<i>Macacus cynomolgus</i> L. ♂ ⁴⁾	12000	71	$\frac{1}{169}$	0.3636	
<i>Midas rosalia</i> L. ♀	335	12.8	$\frac{1}{26}$	0.4897	
<i>Nycticebus tardigradus</i> L. ♂	500	8.18	$\frac{1}{61}$	0.2499	
<i>Elephas indicus</i> L. ♂ ⁵⁾	3048000	5443	$\frac{1}{560}$	1.2484	$c = 0.4000$, indien $r = 0.6375$
<i>Equus caballus</i> L. ⁶⁾	375000	615	$\frac{1}{618}$	0.4573	Gemidd. van 30 indiv. ♂ en ♀
<i>Equus asinus</i> L. ♂ ⁷⁾	175000	385	$\frac{1}{457}$	0.4390	
<i>Tapirus americanus</i> L. ♂	160000	169	$\frac{1}{947}$	0.2026	
<i>Capra hircus</i> L. ⁷⁾	37500	124	$\frac{1}{302}$	0.3358	
<i>Oryx beisa</i> Rüpp. ♂	107000	280	$\frac{1}{382}$	0.4209	0.3514
<i>Cephalophus Maxwelli</i> H. Sm.	3357	38	$\frac{1}{88}$	0.3987	0.3514
<i>Camelopardalis giraffa</i> Schreb. ♂	529000	680	$\frac{1}{778}$	0.4169	0.3394
<i>Tragulus javanicus</i> Pall. ♂	2037	15.85	$\frac{1}{129}$	0.2202	
<i>Hippopotamus amphibius</i> L. ♂ ⁸⁾	1755000	582	$\frac{1}{3015}$	0.1819	
<i>Balaenoptera Sibbaldi</i> Gray ⁹⁾	74000000	7000	$\frac{1}{10571}$	0.2680	$c = 0.2263$, indien $s = 100000$ K.G. (rel. h. gew. = $\frac{1}{14286}$)
<i>Mustela putorius</i> L. ♀ ¹⁰⁾	593	7.8	$\frac{1}{76}$	0.2166	
<i>Lycan pictus</i> Temm. ♂	25400	131	$\frac{1}{193}$	0.4413	zeer oud
<i>Canis familiaris lappon.</i> ♂	12040	70	$\frac{1}{172}$	0.3586	oud
<i>Canis familiaris Bernh.</i> ♂ ¹¹⁾	46000	123	$\frac{1}{373}$	0.2970	
<i>Canis familiaris Bernh.</i> ♂ ¹¹⁾	53000	123	$\frac{1}{430}$	0.2743	

	Gewicht (in grammen)		Relatief hersengewicht	Cephalisatie-factor	
	van het lichaam	van de hersenen			
<i>Canis familiaris</i> Leomb. ¹¹⁾	59000	135	$\frac{1}{437}$	0.2834	
<i>Viverra civetta</i> Schreb. ♂	8500	42.1	$\frac{1}{202}$	0.2623	
<i>Paradoxurus musanga</i> Gray	3100	22	$\frac{1}{141}$	0.2414	
<i>Felis leo</i> L. ♂	119500	219	$\frac{1}{546}$	0.3093	
<i>Felis concolor</i> L. ♂	44000	137.5	$\frac{1}{320}$	0.3403	
<i>Felis domestica</i> Gm. ♂	3300	31	$\frac{1}{106}$	0.3284	Gemidd. van 5 ind.
<i>Lepus cuniculus</i> L. ♂ (<i>ferus</i>) ¹²⁾	1420	9.7	$\frac{1}{146}$	0.1644	
<i>Lepus cuniculus</i> L. ♀ (<i>ferus</i>) ¹³⁾	1032	8.9	$\frac{1}{116}$	0.1810	
<i>Hydrochoerus capybara</i> Erxl. ♀	28500	75	$\frac{1}{393}$	0.2369	0.1728, indien s=50 kg.
<i>Lagostomus trichodactylus</i> Brookes ¹³⁾	3854	8.8	$\frac{1}{439}$	0.0855	
<i>Mus decumanus</i> Pall. ♂	448	2.36	$\frac{1}{190}$	0.0767	Gemidd. van 3 ind.
<i>Mus musculus</i> L. ♀	21	0.43	$\frac{1}{49}$	0.0779	
<i>Castor canadensis</i> Kuhl ♀	19500	35.6	$\frac{1}{548}$	0.1391	
<i>Sciurus bicolor</i> Sparrm. ♂ ¹⁴⁾	1400	12	$\frac{1}{116}$	0.2057	
<i>Sciurus vulgaris</i> L. ♂	389	6	$\frac{1}{65}$	0.2111	
<i>Myrmecophaga jubata</i> L. ♀	28086	84	$\frac{1}{334}$	0.2675	0.2193, indien s=40 kg.
<i>Manis javanica</i> Desm. ¹⁵⁾	8000	13	$\frac{1}{615}$	0.0837	
<i>Pteropus edulis</i> Geoffr. ♂ ¹⁶⁾	1262.5	10.6	$\frac{1}{119}$	0.1926	Gemidd. van 2 ind.
<i>Vespertilio murinus</i> Schreb. ♂ ¹⁷⁾	33.3	0.445	$\frac{1}{75}$	0.0431	r=0.6656.
<i>Vespertilio mystacinus</i> Leisl. ♂ ¹⁷⁾	6.5	0.150	$\frac{1}{42}$	0.0431	" "
<i>Rhinolophus ferrum equinum</i> Schreb. ♀ ¹⁷⁾	23.5	0.350	$\frac{1}{67}$	0.0436	r=0.6593
<i>Tupaja javanica</i> Horsf. ♂ ¹⁸⁾	104	2.54	$\frac{1}{41}$	0.1874	
<i>Erinaceus europaeus</i> L.	762	3.38	$\frac{1}{225}$	0.0815	
<i>Sorex vulgaris</i> L. ¹⁹⁾	2.9	0.125	$\frac{1}{23}$	0.0688	
<i>Talpa europaea</i> L. ²⁰⁾	95	0.962	$\frac{1}{99}$	0.0746	Gemidd. van 12 ind. ♂ en ♀
<i>Didelphys marsupialis</i> L. ♂	3480	6.5	$\frac{1}{535}$	0.0668	

Toelichtingen bij tabel IV.

¹⁾ Naar H. Vierordt, Daten und Tabellen für Mediciner. 2. Aufl. Jena 1893. p. 13, 21, 22, 23. Vergelijk ook Th. L. W. v. Bischoff, Das Hirngewicht des Menschen. Bonn 1880. p. 143 en 152. Bischoff verwerpt zelf het door hem aan lijken van zieke menschen gevonden gem. lichaamsgewicht, waaruit de verhoudingen $\frac{1}{34}$ en $\frac{1}{33}$ berekend zijn. De voor *c* bij den man gevonden waarde is in vergelijking met die bij de vrouw zeker nog iets te laag, wegens het aanzienlijk hooger soortelijk gewicht van zijn lichaam tengevolge van het relatief zwaarder skelet en minderen vetrijckdom.

²⁾ Deniker et Boulart in Nouvelles Archives du Muséum. 3 Sér. T. 7. 1895. p. 56.

³⁾ Eigen wegingen van een groot en naar gebit en skelet oud individu, in den natuurstaat gedood.

⁴⁾ J. H. F. Kohlbrugge in Natuurk. Tijdschr. v. Ned.-Indië. Deel 55. Batavia 1896. Afdruk: Bijdragen tot de natuurlijke geschiedenis van menschen en dieren. IV. Zoogdieren van den Tengger. p. 20.

⁵⁾ C. Crisp in: Proceed. Zool. Soc. of London. Part. 23. 1855. p. 186 (3 tons = 3048 kg., 12 lbs = 5443 gr.).

⁶⁾ G. Colin, Physiologie comparée. 3me Édition. Paris 1886. T. I. p. 302—303.

⁷⁾ Colin, Ibid. p. 303.

⁸⁾ M. Weber, Verslag van de vergadering der Kon. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam van 31 October 1896.

⁹⁾ Het hersengewicht naar schatting van Weber (Vorstudien, p. 4 (106)), het lichaamsgewicht naar weging van Sir William Turner, medegedeeld door Weber (Ibid. p. 17 (119)). B. Sibbaldi wordt echter naar schatting nog zwaarder, 100.000 kg. en meer, doch men moet ook de tot 30000 kg. wegende speklaag eigenlijk niet mederekenen.

¹⁰⁾ Eigen weging van een naar gebit en skelet geheel volwassen individu. Lengte van kop en romp 35 cM.

¹¹⁾ Rüdinger in Verhandl. Anatom. Gesellsch. Jena 1894. p. 173. cfr. Weber l. c. p. 9 (111).

¹²⁾ Eigen weging van naar het skelet geheel volwassen dieren.

¹³⁾ R. Owen in Proceed. Zool. Soc. of London. Part 7. 1839. p. 175.

¹⁴⁾ Kohlbrugge, l. c. p. 37.

¹⁵⁾ Kohlbrugge, l. c. p. 35.

¹⁶⁾ Kohlbrugge, l. c. p. 38 en Weber, Vorstudien. p. 7 (109).

¹⁷⁾ Eigen wegingen van de reeds boven beschreven volwassen individuën.

¹⁸⁾ Kohlbrugge, l. c. p. 38. en Weber, Vorstudien. p. 6 (108).

¹⁹⁾ O. Snell, Archiv für Psychiatrie. Bd. 23. 1891. p. 443 en 445. Het gewicht van het lichaam is berekend uit het opgegeven absolute en relatieve hersengewicht. De kleinheid van de cijfers doet denken, dat het onderzochte individu misschien tot *Sorex minutus* L. en niet *Sorex vulgaris* L. behoorde.

²⁰⁾ L. Manouvrier, Sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale. l. c. p. 297.

De overige gegevens zijn ontleend aan Weber's Vorstudien. Daar zijn bovendien ook nog die onder 2), 4), 10), 12), 13), 14), 15) en 17) vermeld. *Hydrochoerus* en *Myrmecophaga* schijnen, zonder dat het hersengewicht grooter wordt, zwaarder van lichaam te kunnen worden. Voor deze dieren werd daarom *c* tweemaal, verschillend berekend.

Hoog bovenaan staat de mensch, zelfs de anthropoïde apen ongeveer vier maal in de ware relatieve hersenhoeveelheid overtreffend. Dan volgen de anthropoïde apen, die echter slechts ongeveer de dubbele hoeveelheid hersenen van de Carnivoren en herkauwers bezitten, boven welke de lagere apen zich nauwelijks

verheffen. Carnivoren en Ungulaten staan ongeveer gelijk. De betreffende lage hersengewichten van *Tragulus*, *Hippopotamus* en de Cetaceën hebben misschien hunnen grond daarin dat deze zeer oude vormen zijn.

Hippopotamus en *Balaenoptera*, die naar hun gewoonlijk aldus genoemd relatief hersengewicht ontzaglijk laag komen te staan, rijzen niettemin aanmerkelijk, komen althans nabij de knaagdieren. De knaagdieren staan voor een deel zeer ver beneden de Ungulaten en de Carnivoren. Het verdient zeker te worden nagegaan, welke de oorzaak is van de bij deze groep bemerkbare verschillen. Overeenkomstig hunne rangen nemen de Insectivoren, *Manis* en de buideldieren een nog lager standpunt ten aanzien van hun hersengewicht in dan de knaagdieren. *Myrmecophaga* staat echter weder belangrijk hooger; een nieuwe grond om de Amerikaansche Edentaten van die der Oude Wereld te scheiden. Ook wijkt *Pteropus* in aanzienlijke mate af van de *Microchiroptera*, de insektenetende vleermuizen, die van alle onderzochte zoogdieren van onzen tijd op den laagsten trap staan wat de relatieve hoeveelheid hunner hersenen aangaat.

Nog lager stonden evenwel de eocene zoogdieren. Naar een model van het afgietsel der schedelholte van *Phenacodus primaevus*, den voorvader van het paard uit het oudste eoceen, kan diens hersengewicht bij benadering op 35 gr. berekend worden. Het dier was ongeveer zoo groot als een tapir, en aldus vindt men voor *c* eene waarde 0.0420, die vooral klein blijkt, wanneer men bedenkt, dat aan bedoeld hersengewicht het cerebrum veel minder aandeel had dan bij de vleermuizen of bij eenige andere thans levende zoogdiersoort. De geringste hoeveelheid hersenen met betrekking tot de lichaamsgrootte had van alle zoogdieren, uitgestorvene zoowel als levende, de oud-eocene *Dinoceras mirabile*. Wederom naar het afgietsel zijner schedelholte kan men het hersengewicht van dit dier, dat de grootte van het Nijlpaard bezat, berekenen op 92 gr., en men vindt dan voor *c* slechts ongeveer de halve waarde als bij *Phenacodus primaevus*.

Een geheel afwijkend standpunt wordt door den olifant ingenomen. Het voor dezen gevonden hersen-quantum, dat ongeveer drie maal zoo groot zou zijn als bij de herkauwers, is zeker noch in overeenstemming met den rang dien *Elephas* in het zoölogisch systeem inneemt, noch ook met hetgeen men van de „psychische vermogens” weet — al heeft men daarvan ook een zeer goeden dunk. De oorzaak van de hier klaarblijkelijk onjuiste uitkomst der berekening van *c* is, naar ik meen, te zoeken in de voor *r* aangeno-

men waarde, die voor den olifant grooter moet zijn, omdat de invloed van de hersenwindingen zich hier minder doet gelden, dan voor zoo groote hersenen, naar hetgeen men elders ziet, zou te verwachten zijn, of liever de directe invloed van de dunblijvende hersenschors zich buitengewoon sterk doet gelden. Ofschoon de hersenen van den olifant 10 maal zooveel wegen als die van het rund ¹⁾, overtreffen ze diens hersenen niet zeer belangrijk in rijkdom aan windingen en staan zeker daarin beneden die zelfs van de kleinere Cetaceën (*Delphinus*).

De hersenen van den olifant zijn aldus minder rijk aan grijze stof dan men uit het hersengewicht in vergelijking met andere zoogdieren zou afleiden, betrekkelijk rijker daarentegen aan witte stof, daardoor dat de mergvezels, waaruit deze bestaat betrekkelijk langer zijn geworden. De oorzaak is wel te zoeken in secundaire vergrooting van de hersenen, tengevolge van de ontzaglijke vergrooting, welke de schedel heeft ondergaan. Door zeer ruime luchtholten in de diploë van bijna alle beenderen heeft deze met betrekking tot het lichaam waarlijk geweldige afmetingen verkregen. Zonder twijfel staat dat in verband met de uitbreiding van het inplantingsoppervlak voor de spieren van den snuit, welke voor den olifant reuk- en tastorgaan, maar ook een hoog ontwikkeld en krachtig grijpwerktuig is; in die functie is de snuit voor den olifant lip, vinger, hand en arm tegelijk. Het schijnt nu, dat ook de schedelholte, toegevend aan de eischen van dat gewichtig orgaan, de uitwendige vergrooting van den schedel gevolgd heeft, en daarbij moesten ook de hersenen vergroot worden. Deze passieve vergrooting der hersenen kon echter slechts bereikt worden door de functioneel indifferente verlenging der mergvezelen van de witte stof, welke, wegens haar uiterst geringe levendigheid van stofwisseling, het organisme geen groote uitgaven aan materiaal oplegde. Het volume der grijze stof, het aantal der zenuwcellen en de vertakking harer uitloopers, vermeerderden daarbij niet.

Bij de berekening van den cephalisatie-factor van den olifant vergeleken met andere dieren moet men dus aan den relatie-exponent r eene grootere waarde geven. Er blijkt, dat men den cephalisatie-factor ongeveer gelijk aan dien der herkauwers, gelijk aan 0.4000 vindt, wanneer men $r = 0.6375$ aanneemt, dus belangrijk minder van 0.6666.. verschillend dan de in de tabel ook voor de berekening van c voor den olifant aangenomen waarde 0.5613.

¹⁾ Vergel. de hersengewichten van runderen bij Robin l. c. Ook is het gemiddeld lichaamsgewicht van het rund slechts ongeveer $\frac{1}{10}$ deel van dat van den olifant.

Aan betrekkelijk zeer rijke plooiing van de hersenschors is daarentegen wel toe te schrijven het lage voor *Nycticebus* berekende cijfer. Terwijl bij de kleinste apen de hersenoppervlakte bijna glad is, vindt men ze bij dezen halfaap en zijn naaste verwanten betrekkelijk zeer geplooid, ofschoon de lichaams grootte ongeveer dezelfde is ¹⁾.

In vergelijking met andere Ungulaten hebben het paard en de ezel een zeer hoog cijfer voor de betrekkelijke hoeveelheid hunner hersenen. Dat kan echter wel daaraan liggen, dat deze dieren alleen in zeer vermagerden en afgevalen toestand tot onderzoek komen, waarbij het absolute hersengewicht maar weinig verandert. Aan dezelfde reden is ook wel het betrekkelijk hoogere hersengewicht van door Weber als „oud” en „zeer oud” aangemerkte honden te wijten. Daarentegen zullen de rat en de muis, ten gevolge van hunne gemakkelijke wijze van bestaan, hooge lichaams gewichten en aldus relatief lage hersengewichten verkregen hebben.

Het opvallende feit, dat de hersenen van den mierenegel (*Echidna*), alhoewel het dier niet grooter is dan het vogelbekdier (*Ornithorhynchus*), toch veel rijker aan windingen zijn dan die van zijn bloedverwant, meen ik ten slotte met de hier besproken verschijnselen in verband te moeten brengen. Bij den mierenegel schijnen de hersenen zich namelijk aan een kleineren schedel te hebben moeten accommodeeren, kleiner dan bij het vogelbekdier misschien ten gevolge van het veel geringere insertievlak noodig voor de aanhechting der kauwspieren. Verkleining der hersenen nu is, zonder dat deze functioneel achteruit gaan, slechts te bereiken door verkorting der mergvezelen van de witte stof, welke daardoor in volume vermindert; de niet verminderende hersenschors moet zich dan in plooiën leggen. Het schijnt wel vast te staan, dat niet altijd actief de hersenen zich vergrooten, maar dat deze ook nu en dan passief den schedel moeten volgen. Ook dit schijnt wel bij de beoordeeling van de grootte der hersenen niet te moeten worden uit het oog verloren.

Den Haag, 24 Januari 1897.

¹⁾ Th. Chudzinski, Sur les plis cérébraux des Lémuriens en général et du Lorigrêle en particulier. Bull. de la Soc. d'Anthropologie de Paris 1895. T. 6. fasc. 4.

(29 April 1897).

