DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Zehnter Jahrgang.

14. April 1922.

Heft 15.

Skelettprobleme¹⁾.

Von Hans Petersen, Gießen.

Das Skelettsystem ist der mechanische Apparat des Körpers. Wir fassen in ihm alle Organe und Gewebe zusammen, deren Aufgabe es ist, den mechanischen Einwirkungen, denen der Körper ausgesetzt ist, entweder unmittelbar Widerstand zu leisten, oder sie doch unschädlich zu machen. Er hilft zugleich die Werkzeuge liefern, durch die der Körper auf seine Umgebung mechanisch wirkt. Der aktive Teil, die Muskulatur, ist mit ihm zu einer Einheit verbunden, so, daß sie auch bei rein statischen Aufgaben die Leistungen des Skeletts überall ergänzt und zum Teil erst ermöglicht.

Ich möchte hier jedoch nicht den eigentlich mechanischen Problemen des Skelettapparates nachgehen, sondern ich möchte versuchen, die biologischen, die lebendigen Probleme dieses Organsystems zu erörtern. Es ist wohl aber von Zeit zu Zeit geboten, dem Problematischen eines Gebietes nachzugehen, ja vielleicht ist der Gedanke nicht ganz unberechtigt, der, neben dem Material, dem Tatsächlichen, in der Problemstellung das Bleibende der wissenschaftlichen Arbeit sieht. Der wissenschaftliche Fortschritt liegt vielleicht, neben den eigentlichen Entdeckungen, den Forschungsergebnissen, in dem Aufstellen neuer Probleme, in dem Zerlegen alter Fragen in neue.

Wir wollen damit beginnen, uns einen Einblick in die *Eigenart tierischer Konstruktionen* zu verschaffen.

Zwei Aufgaben sind es, denen der mechanische Apparat, die Skelettmuskelmaschine, zu genügen hat: statische Aufgaben und kinematische Aufgaben, Stützleistungen und Bewegungsleistungen. Die Aufgaben des Bauingenieurs und die des Maschineningenieurs sind durch *daselbe* System konstruktiver Elemente gelöst, wenn auch nicht jeder Apparat sich durch die ganze Konstruktion erstreckt. Jedoch gilt ganz allgemein, daß jede Bewegung, die wir vollbringen, große Teile des ganzen Körpers in Mitleidenchaft zieht, größere, als es bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein hat. Das beruht auf den Schwerpunktsverschiebungen, die bei jeder Bewegung stattfinden, und die bei dem labilen Gleichgewicht, in dem sich vor allem der menschliche Körper befindet, Gegenverschiebungen nötig machen oder doch zum mindesten irgendwelches Feststellen von Teilen. Jeder Griff nach einem Gegenstand, der vor mir auf dem Tische

liegt, macht das bei genauer Selbstkontrolle deutlich.

In jedem Skelett steckt gleichzeitig eine Hochbaukonstruktion, eine Transportmaschine und eine ganze Reihe von Werkzeugmaschinen.

Denken wir zunächst an unsere eigenen Beine. Sie dienen als säulenartige Stützen beim Stehen, sie sind Fortbewegungsapparate, nicht nur für verschiedene Geschwindigkeiten, sondern für verschiedene *Arten* der Fortbewegung. Dabei beruht es wohl auf eben dieser merkwürdigen Mengenanforderung an die Skelettmuskelmaschine, daß die Verschiedenheiten der Geschwindigkeit in der Fortbewegung durch einen Wechsel in der Fortbewegungsart erreicht werden. Bei den Transportmaschinen der Technik gibt es so etwas nicht. Wenn die Lokomotive schneller laufen soll, so erhöht man die Umdrehungszahl, aber sie fällt nicht aus dem Schritt in Trab und Galopp.

Die vollendetste Laufkonstruktion unter den Tieren ist eben das Pferd mit seinen drei Fortbewegungsarten Schritt, Trab und Galopp. Dazu kommt noch der Sprung. Der Pferdekörper ist aber eine ebenso gute Hochbaukonstruktion. Es gelingt, ein totes Pferd hinzustellen¹⁾, wenn man seine Kniescheibe gegen den Femur feststellt, etwa durch einen eingeschlagenen Nagel. An der Patella ist dazu noch eine Art Einhak- oder Verankerungsvorrichtung vorhanden, so daß eine verhältnismäßig geringe Kraft genügt, die Patella in ihr festzuhalten (Fig. 1 u. 2)²⁾. Das Tier steht also, fast ohne Muskelzug³⁾, nahezu ausschließlich auf seiner Skelettkonstruktion, die zu gleicher Zeit die Aufgabe löst, eine vorzügliche Schritt-, Galopp- und Sprungmaschine zu sein. Dabei wird der Apparat während der verschiedenen Leistungen in ganz verschiedener Weise beansprucht.

Bei den Maschinen des Ingenieurs sind alle Teile zwangsläufig miteinander verbunden. Nur an wenigen Umschaltstellen, die vom Maschinenführer bedient werden, ist ein Wechsel, eine Variation in der Bewegungsform möglich. Maschinenkinematik ist Zwanglauflehre (*Reuleaux*).

Die tierische Kinematik muß man dagegen Freilauflehre nennen. Die Gelenke und sonstigen

¹⁾ Cit. n. du Bois Reymond, Handb. d. vergl. Physiol., herausgegeb. von Winterstein.

²⁾ Vgl. Martin, Lehrb. d. Anat. d. Haustiere Bd. II, 1914.

³⁾ Das betrifft vor allem die Hinterbeine. Die Vorderextremität steht zwar in sich nur mit „Mitteln totter Führung“ fest; jedoch ist der Vorderkörper durch einen Muskel, *Serratus ant.* (s. unt.) wie in einem Gurt zwischen den Schulterblättern eingehängt. Vgl. Martin, l. c.

¹⁾ Nach einem Vortrag am 17. Dezember 1921 vor der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft zu Frankfurt a. M.

Verbindungen, die beim Tier die Konstruktionselemente aneinanderfügen, haben meist mehr als einen Freiheitsgrad. Es ist bezeichnend, daß das einseitige Lauftier Pferd stark zwangsläufig konstruiert ist, während wir selbst, der Mensch, das vielseitigste aller Wirbeltiere, nur an wenigen Stellen einen wirklichen Zwanglauf besitzen. Wir haben also in den tierischen Skelettgebilden sehr vielseitige, aber nichtsdestoweniger sehr „durchgearbeitete“ Konstruktionen vor uns.

Konstruktion heißt uns bei allen diesen Sätzen ein Nebeneinander von Teilen, die aufeinander abgestimmt sind, miteinander *harmonieren*. Der Begriff des Harmonischen ist uns besonders wichtig. Er ist zu einem Zentralbegriff der Biologie geworden.

Fig. 1. Verankerung der Patella auf dem medialen Condylus beim Pferde. Ansicht von medial. (Nach Martin.)

Fig. 2. Ansicht des distalen Femurendes von vorn. (Nach Martin.)

Was wir bisher erörtert haben, waren sozusagen die Fragen der reinen Leistung und ihre Verwirklichung in der Konstruktion der Skelettmuskelmaschine. Material, Knochen, Knorpel, Bandgewebe usw. steht in verschiedenster Art zur Verfügung, und so scheinen der Lösung irgendwie besondere Schranken nicht gesetzt zu sein. Es kommt aber ein interessantes Problem hinzu, das wir als das Raumproblem in der Konstruktion bezeichnen können.

Zwar ist der Habitus des Tieres, seine Gestalt, der Anblick, den es bietet, seine Bewegungsweise in hohem Maße von seinem konstruktiven Aufbau abhängig. Mir schwebt ein Satz von Goethe vor, den ich allerdings in seinen Schriften über Osteologie und Morphologie nicht habe

finden können, „es sei nichts in der Haut, das nicht im Knochen sei“. Aber das in diesem Satz angedeutete Verhältnis können wir auch umdrehen. Es ist bekannt, daß es eines immerhin geübten Auges bedarf, um z. B. im nackten Menschenkörper die Konstruktion zu sehen. Außen ist doch eigentlich alles ganz schön glatt und rund, und nur gewisse Linien und Schatten deuten die Konstruktion an. Diese glatte und geschlossene Außenseite ist eben ein Bauprinzip, etwas, das als ein besonderer Teil der gesamten Bauaufgabe gegeben ist. Sie folgt nicht aus der Konstruktion des mechanischen Apparates selbst. Es geht eben nicht an, Hebel, Winkel und Fortsätze aus der Maschine herauszubauen. Was das Tier außen an Fortsätzen trägt, ist zum Teil Werkzeug, in dessen Dienst die mechanische Konstruktion steht, teils aufgesetztes Ornament von im einzelnen unbekannter Bedeutung.

Wir wollen diesen einengenden Bedingungskomplex die Forderung nach der geschlossenen Außenkontur nennen. Die Kopfkonstruktion eines Kabeljau mag als Beispiel dienen (Fig. 3).

Wir haben den eigentlichen Schädel, an dem das Visceralskelett — dazu gehört der Kieferapparat — aufgehängt ist. Vom Zungenbeinapparat, der dem Kieferapparat konstruktiv und kinematisch angeschlossen ist, wollen wir absehen und nur die eigentliche Greif- und Haltezange betrachten. Sie besteht aus nicht weniger als *neun* gegeneinander beweglichen Teilen. Das ist zunächst der Schädel, der am Vomer Zähne trägt, und den wir

Fig. 3. Kieferapparat vom Kabeljau. Rechte Seite allein gezeichnet, Schnauzendach entfernt. (Nach Petersen 1914.)

als Grundglied betrachten. Dann gehören dazu zwei Kiefersuspensorien, zwei gegeneinander bewegliche Unterkieferhälften, zwei Zwischenkiefer, zwei Oberkiefer. Dieser Komplex wird durch ein Heer von Gelenken, Bändern und Muskeln vereinigt. Er ist in einen Kegel oder eine Pyramide hineingebaut und auf der Rückenseite sogar mit einer Verschalung versehen (Schnauzendach). Das hat seine ganz bestimmte Bedeutung. Wenn wir uns daran erinnern, daß man dem ins Wasser eingetauchten Teil eines Schiffsrumpfes eine glatte und zugespitzte Form verleiht und keine Balken und Winkel daraus hervorstehen läßt, so wird uns die Bedeutung dieser Einrichtung klar.

Dies Beispiel möge genügen, um zu zeigen, wie der eigentliche Körperbau durch die Kombination *zweier* Probleme in der gestellten Aufgabe zustande kommt, dem eigentlichen Konstruktionsproblem und dem Problem des Raumes, den diese Konstruktion einnehmen darf, der wohl vielfach sein Gepräge von ihr erhält, der jedoch ebensogut seine eigenen Gesetze und Bedingungen hat.

Wenn wir durch einen zoologischen Garten gehen oder durch die Räume eines Museums, so sehen wir eine Menge verschiedener Tiergestalten. Jede ist die fertige Lösung einer konstruktiven Aufgabe. Wie wird diese denn nun aber gelöst, wie macht der Körper das, wenn er eine solche Konstruktion ausführt?

Fig. 4. Querschnitt durch einen menschlichen Embryo. Zwischen den Organanlagen des Mesenchym, das in der Extremitätenknospe besonders dicht ist (Blastem). (Aus Petersen, Histologie u. mikrosk. Anatomie, J. F. Bergmann, 1922.)

Jede dieser Gestalten beginnt mit einer Zelle. Aus ihr entwickelt sich der Embryo. Dieser hat zunächst kein Skelett, selbst nicht zu einer Zeit, wo die meisten Organe schon erkennbar sind. Die Entwicklung des Skeletts in einem solchen Embryo ist für uns die Lösung eben der konstruktiven Aufgabe, deren Natur anzudeuten die bisherigen Ausführungen dienen sollten.

In dem Stadium, von dem wir ausgehen, besteht der Embryo aus Zellen, die Epithelien entsprechen. Zwischen diesen Organanlagen breitet sich nun ein sehr merkwürdiges Gewebe aus, das wir mit dem Namen „Mesenchym“ bezeichnen. Es besteht aus verzweigten Zellen, die miteinander zusammenhängen, ein Netz bilden.

Zwischen ihnen liegt eine teils wirklich flüssige, teils gallertartige Grundsubstanz (Fig. 4).

Dieses Mesenchym füllt alle Lücken zwischen den Epithelien aus, es bildet ein *Negativ* aller Organformen, also ein System von Platten, Wänden, Balken, etwa wie die Wände eines Hauses, wenn wir alle Organanlagen dazwischen wegdenken. In diesem System kristallisiert nun gleichsam das Skelett aus, in diese *bereits gegebene Architektur* werden Gebilde besonderer mechanischer Wirksamkeit, Träger, Bögen, Binder, Transmissionen hineingezogen, aus Knochen, Knorpel, Bändern und all den mechanischen Substanzen, über die der Wirbeltierkörper verfügt.

Diese Skelettstücke treten nun so in die Erscheinung, daß sich zunächst Verdichtungen im Mesenchym, Zellanhäufungen, bilden, durch die bereits die Form der künftigen Konstruktionsteile — allerdings noch unbestimmt — angedeutet wird. *Blasteme* nennen wir solche Anhäufungen. Diese Blasteme, die im Mesenchym auftauchen, sind der Mutterboden nicht nur für den passiven Teil, sondern auch an sehr vielen Stellen des Körpers für den aktiven Teil des Bewegungsapparates, für die Muskulatur.

Was sich nun im Laufe allmählicher Zellverschiebungen und histologischer Differenzierung herauswindet aus dem Urbrei des Mesenchyms und der Blasteme, ist, wie Sie wissen, die *typische Konstruktion der Art*, wie sie der Vater und die Mutter des betreffenden Embryos besitzen und sich im Laufe ihrer eigenen Embryonalentwicklung auf gleiche Weise aufgebaut haben. Die Art des Bauens und damit das Gebäude sind ererbt, d. h. sie sind abhängig von der Beschaffenheit der Eizelle und des Spermiums, die bei der Befruchtung zusammentrafen. Wie das der Fall ist, wollen wir hier nicht erörtern, es genügt uns, zu wissen, daß der Apparat, der die erblichen Charaktere bestimmt, in jeder Zelle des Körpers vollständig anwesend ist.

Jetzt taucht aber sofort die Frage auf, was denn dieser Erbapparat, dieser Reiseführer für die Entwicklung, so können wir sagen, enthalte. Was steht in dem Führer darin und wie steht es darin?

Der Reiseführer kann die Route genau vor-schreiben, jede Wendung, jede Schrittzahl usw. enthalten. Die zu erreichenden Ziele sind genau und vollständig angegeben. Für die Entwicklung würde das heißen, daß jeder Punkt der Konstruktion in seinen Koordinaten festgelegt sei, jede Konturkurve genau verzeichnet, jeder Abstand ausgerechnet und genau der Weg, wie das alles zu erreichen sei. Die einzelnen Zellen und Zellgruppen trennen sich ja auf ihren Wegen, vorn werden Arme, hinten Beine aus den Extremitätenanlagen entwickelt. Man könnte sich vorstellen, daß bei jedem solchen Scheideweg die nicht zutreffenden Routen gleichsam durchgestrichen würden, nach einem festgelegten Schema, so daß das Ganze fest und starr abrollt und

jedes unweigerlich an seine vorbestimmte Stelle kommt.

Von ähnlichen Vorstellungen ist die Entwicklungsmechanik ausgegangen.

Die Vererbungslehre zeigt aber etwas ganz anderes. Die den Mendelschen Gesetzen folgenden Gene oder Faktoren oder Erbeinheiten entsprechen keineswegs anatomischen Einheiten, auch wenn man diese nach konstruktiv-physiologischen Gesichtspunkten abgrenzt. Eine oder sehr wenige Erbeinheiten können konstruktive, anatomische Mannigfaltigkeiten bestimmen. Das zeigt z. B. eine Hühnerrasse, das schwanzlose Kaulhuhn, das bei der Kreuzung mit anderen geschwänzten Rassen, diese Eigenschaft „Schwanzlosigkeit“ als durch einen mendelnden Faktor bedingt zeigt. Dabei ist aber nicht ein einfacher Defekt vorhanden, sondern das ganze Rumpfskelett ist anders gebaut, da vor allem die den Anus umgebende Muskulatur Beziehungen zum Schwanzskelett hat⁴⁾. Man kann sagen, soweit wir in den Aufbau der Erbkonstitution bei Tieren und Pflanzen Einblick haben, so gehen anatomisch-konstruktive Einheit und Erbeinheit einander nicht parallel, noch viel weniger ist die Erbkonstitution ein Modell des fertigen Körpers. Jede anatomische Einheit hängt von mehreren Erbeinheiten ab und jede Erbeinheit wirkt bestimmend auf mehrere anatomische Einheiten ein.

Wir werden alsbald versuchen, ein Bild davon zu entwerfen, wie wir uns den Zusammenhang zwischen dem Ererbten, der Erbkonstitution, und dem funktionsbereiten Körper zu denken haben. Aus dem angeführten Fall können wir einstweilen nur entnehmen, daß *Erbeinheit und Konstruktionselement nicht zusammenfallen*.

Um die Formbildungsvorgänge völlig zu verstehen, müssen wir ein wenig ausholen. Wir müssen kurz die Lehre vom *harmonisch äquipotentien System* entwickeln.

Wir denken uns ein ganz einfaches Tier, einen Hydroidpolypen. Diese Tiere zeichnen sich durch ein großes Regenerationsvermögen aus. Zerschneiden wir einen Polypen, so regenerieren sich beide Teile zu einem ganzen Tier. Wir machen jetzt drei verschiedene Zerschneideexperimente (Fig. 5).

Was aus einem Stück bei den der Zerschneidung folgenden Formbildungsvorgängen wird, hängt also ganz von der Lage ab, die es im regenerierenden Stück hat. „Jedes kann jedes.“ Harmonisch äquipotentielle Systeme spielen nun in der Entwicklung eine bedeutende Rolle. Sie ermöglichen das, was man die Anpassung, die Ausgleichung, die Regulation in der Entwicklung nennt. Die Teile des Körpers sind aufeinander abgestimmt, das wird selbst gegen erhebliche Störungen durchgeführt und aufrechterhalten. In solchen regulierenden Systemen sind die Teile nicht

festgelegt auf eine bestimmte Marschroute, sondern das Schicksal, die „prospektive Bedeutung jedes Teiles ist eine Funktion seiner Lage im Ganzen“ (Driesch). Die regulativen Fähigkeiten des Organismus sind dabei nicht etwas, das irgendwie bei besonderen Ereignissen hinzutritt, sondern sie sind überall bei den Vorgängen des Lebens und so auch bei der Formbildung am Werke.

Wir machen jetzt den allerdings etwas kühnen Versuch, eine Antwort auf unsere Frage zu geben: Wie macht der Körper das, sich einen mechanischen Apparat zu bauen?

Die Konstruktion im ganzen ist ererbt, aber sie ist nicht bis in alle Einzelheiten vorgeschrieben, sondern auf irgendeine andere Weise gegeben. Wir können uns das vielleicht an einem Vergleich klar zu machen versuchen. Denken wir uns Orchester und Bühnenpersonal, das eine Oper aufführen soll. Es liegen aber keine ausgeschrie-

Fig. 5. Drei verschiedene Zerschneideexperimente an einem Süßwasserpolypen. (Im Anschluß an Drieschs Darstellung.)

Fall 1: Region a liefert Fuß, b Mund, c Tentakel, d unverändert.

Fall 2: Region a liefert nichts, b Fuß, c Mund, d Tentakel.

Fall 3: Region a liefert nichts, b nichts, c Fuß, d Mund, darunter Tentakel.

benen Stimmen für die Sänger und die Instrumente vor, sondern eine Art von unvollständigem Klavierauszug, in dem stellenweise vielleicht nur die Themen und Leitmotive stehen, stellenweise auch einmal gar nichts, wie bei den Koloraturpartien in einer italienischen Oper. Diesen etwas mangelhaften Auszug hat jeder Mitwirkende in der Hand, und nun geht die Sache ohne Probe und, was das Wichtigste ist, ohne Kapellmeister los. Jeder muß sich also seine Stimme selber setzen, und das zum Teil erst, wenn sein Einsatz kommt. Wir wollen den Vergleich nicht zu weit ausführen, es genügt hinzuzufügen, daß die Ausführung auch dann noch keine nennenswerte Stockung erfährt, wenn ein Sänger indisponiert wird oder ein Musiker ausfällt.

Es hat also jede Zelle und so jedes Blastem die ererbte Struktur bei sich, aber die Teile stehen in Verbindung und viele Schritte werden erst im Augenblick des Schreitens bestimmt. Im

⁴⁾ Nach Du Toit, in Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, 1913, N. F. Bd. 42.

einzelnen gibt es da mannigfache und interessante Variationen; Variationen auch derart, daß eine größere Bindung der Teile an einen einmal eingeschlagenen Weg vorhanden ist, und größere Teile des Weges vorausbestimmt werden. Das Prinzip des harmonisch äquipotentiellen Systems kommt jedoch immer wieder zum Durchbruch. Nur so ist Anpassung der Teile, Regulation, Regeneration möglich.

Ein Festhalten an einem einmal eingeschlagenen Weg kommt nun in der Hauptsache in der Weise vor, daß ein Teil nicht dauernd des Anstoßes von außen bedarf, um irgendeine formbildende Leistung zu vollführen. Einen solchen Fall nennen wir Selbstdifferenzierung des Teiles.

Die Augenanlage in der noch offenen Medullarplatte zeigt Selbstentwicklung, transplantiert liefert sie ein Auge. Für die Beinknospe gilt dasselbe. Auch sie liefert am fremden Ort ein Bein. Und doch sind beide in sich regulierende Systeme vom Charakter des harmonisch äquipotentiellen Systems. Für die Augenanlage geht das aus den experimentellen Ergebnissen, auf die einzugehen der Raum leider nicht zu Gebote steht, hervor, für die Beinknospe ist es von *Braus*, neuerdings von *Harrison* und *Detwiler* ausdrücklich nachgewiesen. Ein regulierendes System hat sich also in einem Keim, der vorher ebenfalls ein solches war, selbständig gemacht. Es ist eine solche Aufteilung nach regulierenden Systemen mit immer kleinerer formbildender Aufgabe wohl überhaupt der Weg, nach dem die Entwicklung abläuft. Dennoch brauchen die so selbständig gewordenen, selbstdifferenzierenden Systeme nicht allen regulativen Verkehr untereinander abgebrochen zu haben.

Man kann hier vielleicht an einen Vorgang aus der Technik denken, aus der Fabrikation optischer Systeme für das Mikroskop. Jede Linse wird für sich hergestellt, ebenso die Fassung. Es bleibt jedoch eine Größe offen, nämlich ein Linsenabstand. Dieser wird erst bei der endgültigen Fertigstellung des Systems festgelegt. Dadurch wird das System einreguliert. Ein Bestimmungsstück, ein Parameter, ist also bei der Fabrikation offen gelassen. Tatsächlich passen sich auch im Körper des Erwachsenen die Organe aneinander, zumal wenn durch eine Störung eine neue Konstruktionsaufgabe durch Umbau zu lösen ist. Ein Organ kann in sich selbständig sein, jedoch sind eine Reihe offener Bestimmungsstücke da, deren Vorhandensein eben die Harmonie des Ganzen verbürgt. Dies alles sind Vermutungen, keine fertigen Lösungen. Da wir uns aber von vornherein auf das Problematische des ganzen Fragenkomplexes eingestellt hatten, so kann ich mich darauf berufen, daß hier die Forschung erst in den Anfängen steht.

Sie sehen, der Körper wird verhältnismäßig frei aufgebaut. Das Resultat ist dementsprechend. Es gibt keine zwei gleichen menschlichen Anatomien. Und doch wird mit großer Zähigkeit,

aber immer auf in gewisser Weise individuell selbständige Art, ein typisches, konstruktives, organisatorisches Ziel erreicht. Das macht auch die wiederholte praktische Beschäftigung mit der Anatomie des Menschen immer wieder in gewisser Weise reizvoll. Es ist etwas Ähnliches, wie mit der Betrachtung kunstgewerblicher handwerklicher Erzeugnisse; auch diese haben immer einen eigenen Reiz, der den Schablonenerzeugnissen der Fabrik abgeht. Wir können vielleicht unsere Frage darnach, wie der Körper seine Konstruktionsaufgabe löse, dahin beantworten: Was die letzten tragenden Einzelheiten angeht, durch die der konstruktive Gedanke erst wirklich, lebendig, tüchtig, leistungsfähig wird, ohne die der schönste Gedanke in der Praxis jämmerlich versagt, so *löst der Körper seine Aufgabe selbst und auf seine individuelle Weise*.

Wir haben bisher die Erörterung eines Problems umgangen, das gerade beim mechanischen Apparat von Bedeutung ist. Es ist dies das Problem des unmittelbaren Verhältnisses von Form und Art und Verteilung der angreifenden Kräfte zueinander. Das ganze Leben, so kann man sagen, modelt die Funktion am mechanischen Apparat, und wenn eine Verletzung, ein Knochenbruch, neue Bedingungen schafft, so wird gerade unter dem Einfluß der Funktion ein Erhebliches an Formbildung geleistet. Ich erinnere nur an den Verlauf der Knochenspongiosa im schief geheilten Bruch, die sich den neuen Belastungsformen angepaßt hat.

Es muß dabei aber zunächst eins festgestellt werden. Die Belastung, die angreifenden Kräfte, wirken nicht unmittelbar formgebend. Es wird kein Knochen im Körper durch die Belastung zu einer konstruktiv wertvollen Lage gebogen, kein Band zurechtgezogen usw. Wirkt die Belastung einmal doch unmittelbar formgebend, und das tut sie, wenn sie die Elastizitätsgrenze des Materials überschreitet, so bedeutet das immer eine Zerstörung, eine schwere Beeinträchtigung der Konstruktion. Ich nenne nur die Spontanfraktur bei seniler Knochenbrüchigkeit, Verbiegungen der Knochen bei Osteomalazie und Rhachitis, den Plattfuß und den Senkfuß, um sofort gegenwärtig sein zu lassen, was gemeint ist.

Die Sache ist vielmehr folgende. Wenn die an der Konstruktion angreifenden Kräfte das Material der Konstruktionselemente nicht über die Elastizitätsgrenze belasten, so wirken sie *dennoch* auf das lebende Material, und zwar *als Reiz*. Entspricht die Kräfteverteilung, der Verlauf der Spannungen, der Konstruktion, so wirkt das als *erhaltender Reiz*. Sie wissen, ruhig gestellte mechanische Apparate des Tierkörpers erleiden Veränderungen in degenerativem Sinne. Entspricht die Belastung *nicht* der Konstruktion, so reizt sie zum Umbau, so, daß Belastungen und Aufbau in ein eindeutiges Verhältnis zueinander kommen. Die Belastung ist ein formerhaltender oder formbildender Reiz. Änderung der typischen Be-

lastung bewirkt Umbau der Konstruktion. Im ganzen fällt das nicht aus dem Rahmen der regenerierenden und regulierenden Prozesse heraus, nur daß hier Einflüsse auf das formbildende System wirksam sind, die nicht in ihm oder in Nachbarsystemen entstehen, sondern von außen kommen. Tatsache ist aber, daß der embryonale Körper den mechanischen Apparat ohne jede Funktion fertig stellen kann. Die Belastung kann erst wirken, wenn ein Apparat da ist, an dem sie angreifen kann, ohne ihn zu zerstören. Jede Froschlarve, die ihre Vorderbeine unter dem Operkulum verborgen fertig ausbildet, wo sie in starrer Beugstellung bewegungslos verharren, die auch gar nicht daran denkt, ihre Hinterbeine zum Schwimmen zu gebrauchen, wenn diese auch schon weit entwickelt sind, beweist das. Der embryonale Körper ist sehr wohl imstande, von sich aus, durch Vererbung und innere Regulation harmonisch-äquipotentieller Systeme, seine Knochen, Bänder und Gelenke in arttypischer

Gesperre getragen. Der Muskel wird einmal stark angespannt, dann schnappt das Gesperre ein, und ein geringer Muskelzug ist imstande, es festzuhalten. So etwas nennen wir zweckmäßig.

Wir wollen die Angelegenheit an einer graphischen Darstellung etwas näher beleuchten. Wir vereinfachen den zu betrachtenden Fall auf das möglichste, denn es kommt uns nur auf das Prinzip der Sache an (Fig. 6—8).

Denken wir uns ein Tier, dem wir ein Paar Sprungbeine anmessen sollen. Das Tier habe eine bestimmte Größe, der Körper hat dann die Masse M . Wir haben sie uns im Schwerpunkt S wirksam zu denken. Sie soll zunächst als konstant gelten.

Wir setzen nun an den Körper ein Paar Beine an, die in der Ruhelage, beim Sitzen des Tieres, in der bekannten Weise winklig geknickt sind (Fig. 6, ausgezeichnete Linie). Wenn das Tier nun einen Sprung macht, so streckt es mit großer Gewalt die Beine und kommt zum Schluß dieses

Fig. 6. Mechanische Analyse eines Springtieres.

Fig. 7.

Weise und leistungsfähigem Zustand zu produzieren.

Das Resultat dieser ganzen formbildenden Leistungen ist zweckmäßig. Was heißt das? Wir müssen nach einem objektiven Maßstab der Zweckmäßigkeit suchen. Ich glaube, man kann das so formulieren: Zweckmäßig nennen wir etwas dann, wenn es einer Maximum-Minimum-Bedingung genügt. Ein Apparat ist z. B. dann im Vergleich mit anderen der zweckmäßigste, wenn er bei einem Minimum an aufgewandtem Brennstoff ein Maximum an Arbeit leistet. Das ist eine Beziehung, die sich ohne weiteres auf tierische Knochen-Muskel-Maschine anwenden läßt. Eine zweckmäßige Einrichtung ist z. B. ein Gesperre (Fig. 1). Wir hatten ein solches kennen gelernt, nämlich die Verankerung der Patella auf dem medialen Condylus des Femurs beim Pferde. Die Last des Hinterkörpers wird beim Stehen nicht durch einen dauernd in Spannung gehaltenen Muskel, sondern durch das

Vorganges in die punktiert gezeichnete Lage. Von diesem Moment an beginnt der eigentliche Sprung, das Tier verläßt auch mit der Fußspitze den Erdboden.

Den Vorgang bis zu diesem Augenblick nennen wir den Absprung, und der Weg, den der Schwerpunkt macht von der Ruhelage bis zum eigentlichen Sprungbeginn, den Absprungsweg $S-S' = s$. Das mechanische Problem ist nun ganz ähnlich wie das beim Schuß, etwa aus einer Kanone. Maßgebend für die Weite des Schusses ist ceteris paribus die Mündungsgeschwindigkeit. Diese wird dadurch erzielt, daß im Rohr die Pulvergase auf das Geschöß wirken, ihm eine Beschleunigung erteilen, so daß es beim Aufhören des Gasdrucks, beim Verlassen der Mündung, die Geschwindigkeit v hat, eben die Mündungsgeschwindigkeit. Bei gleichbleibender Beschleunigung g ist v um so größer, je länger das Rohr ist, daher die langen Rohre der weittragenden Geschütze.

Auf unseren Tierkörper wirken die Muskeln des Beines und erteilen ihm eine Beschleunigung, g , auf dem Wege, s . Nach der Gleichung der elementaren Mechanik ist $v = \sqrt{2gs}$. Diese Gleichung stellt bekanntlich die *Scheiteltgleichung einer Parabel* dar, wobei s oder g als Abszisse, bzw. $2g$ oder $2s$ als Parameter wählen können. Wir betrachten zunächst die Beschleunigung, die Muskelkraft, die einwirkende Muskulatur als *konstant* (Fig. 7). s ist unmittelbar abhängig von der Länge der Beine, wir setzen s gleich der Beinlänge. Dann drückt die Parabel $v = \sqrt{2gs}$ die Abhängigkeit der Absprunggeschwindigkeit von der Beinlänge aus; je länger die Beine, desto weiter der Sprung.

Je länger wir nun aber die Beine machen, desto *schwerer* werden sie auch, und zwar wächst die Masse der Beine (μ) im Kubus der Beinlänge, $\mu = s^3$! Nun lautet die Grundgleichung der Mechanik: Kraft gleich Masse mal Beschleunigung, $g = \frac{K}{M+\mu}$, die *Masse steht im Nenner*. Je länger wir also s machen, desto kleiner wird g , weil eine

Fig. 8. (Die Ordinate muß v heißen, nicht $g(Q)$.)

größere Masse zu bewegen ist. Wir müssen also unsere Parabel umzeichnen, und da die Beinmasse sehr viel schneller wächst als s , so wird die durch die Beinverlängerung erzielte Geschwindigkeitszunahme bald überkompensiert, die Kurve senkt sich, wir erhalten eine Kurve mit einem Maximum. Damit haben wir die Beinlänge mit dem größten v gefunden (Fig. 7, s für $v = \max$).

Diese setzen wir jetzt als Parameter (Fig. 8) ein und variieren g , die Beschleunigung. Wir machen das, indem wir den Muskelquerschnitt vergrößern, dann ist der Muskel mit dem n -fachen Querschnitt n -mal so schwer. $g = \frac{nQ}{M+n\mu}$, d. h. g wächst nicht proportional dem Querschnitt, sondern langsamer und wird auch durch die Gewichtszunahme überkompensiert, da die dickeren Muskeln stärkere Knochenvorsprünge und sonstige Hilfseinrichtungen brauchen. Wieder müssen wir die Parabel umzeichnen, wieder erhalten wir eine Kurve mit einem Maximum. So haben wir eine zweckmäßige Beinlänge und einen zweckmäßigen Muskelquerschnitt gefunden.

Wenn wir noch bedenken, daß wir die Masse des Beines, Länge und Muskelquerschnitt nicht beliebig vergrößern können, ohne auch den Körper zu vermehren, so wird unsere Ableitung noch eindrucksvoller, denn auch alle Organe, die das Bein ernähren helfen, müssen dessen Größe angemessen sein. Ich kann ein Paar Känguruhbeine nicht an einen Mausekörper hängen.

Immer ist, und das wollte ich an einem Sachbeispiel zeigen, *der zweckmäßige Fall als ein ausgezeichneter Punkt einer Funktionalbeziehung darstellbar*. Für jede andere Beinlänge und jeden anderen Muskelquerschnitt gibt es immer eine zweite, die *dieselbe* Geschwindigkeit zur Folge haben würde.

Das ist für allgemeine Gesichtspunkte von besonderem Interesse. Es ist bekannt, daß man die Gesetze der Physik als Maximum-Minimum-Ausdrücke formulieren kann. *Mach*⁵⁾ hat auf diesen Sachverhalt besonders hingewiesen und *Petzold*⁶⁾ hat von hier aus die Brücke zur Erkenntnistheorie geschlagen. Dieser Sachverhalt ist nämlich kein Zufall, sondern er fällt mit dem zusammen, was man die Eindeutigkeit des Geschehens in der Natur nennt: Maximum-Minimum-Verhältnis, Einzigartigkeit, Eindeutigkeit, Gesetzmäßigkeit sind in dieser Weise dasselbe. Das ist uns die Brücke zu einem anderen Gedanken. Sie wissen, das Problem der Zweckmäßigkeit macht der Biologie schwer zu schaffen. Sie wissen, daß *Darwin* seine berühmte Zuchtwahltheorie aufgestellt hat, um das Zweckmäßige zu erklären. Wäre es nun nicht vielleicht möglich, das Problem so zu sehen, daß das *Zweckmäßige eben deshalb zugleich das Wirkliche ist, weil es das Einzigartige, das Gesetzmäßige ist*? In dem zweckmäßigen Aufbau kommt eben auch das Gesetzmäßige im Werden der Einzelform und der Art zum Ausdruck. Der Begriff der Regulation läßt sich von hier aus auch vielleicht seines etwas mystischen Beigeschmacks entkleiden. Ich möchte diese Gedanken jedoch nicht weiter ausspinnen, sondern ich verschanze mich hinter einem Wort von *Goethe*, das er in ähnlicher Angelegenheit am 13. Februar 1829 zu *Eckermann* äußerte: „Wie dieses geschieht, ist geheimnisvoll, schwer auszusprechen, aber ich könnte sagen, daß ich darüber meine Gedanken habe.“

Was uns an diesen Gedanken nun vor allem wichtig ist, ist dieses: daß sie uns dazu dienen können, *eine Brücke zu schlagen* von der Formbildungslehre und dem, was man die funktionelle Analyse oder Konstruktionsanalyse der tierischen Form nennen könnte, zur *vergleichenden Anatomie*.

Diese Brücke würde zunächst zu Gedanken hinführen, wie sie die ältere vergleichende Anatomie hegte. Diese suchte nach den Gesetzen der tierischen Organisation, nach Gesetzen, die für

⁵⁾ Mechanik in ihrer geschichtl. Entwicklung.

⁶⁾ Vgl. Einführung in die Philosophie der reinen Erfahrung I, S. 34 ff., Leipzig 1900.

die tierische Form überhaupt oder doch gruppenweise gelten. Für uns steht *Goethe* im Mittelpunkt dieser Gedankenwelt. Die tierische Form ist gesetzmäßig, einzigartig, ist ein Gleichgewichtszustand, denn alle Gleichgewichte sind durch Maximum-Minimum-Bedingungen charakterisiert. Der Gedanke eines solchen Gleichgewichts schwebte eben der älteren vergleichenden Anatomie vor. *Cuviers* Begriff der Korrelation ist nichts anderes, und auch Aussprüche *Goethes* deuten darauf hin. So steht in dem „Ersten Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie“ aus dem Jahre 1795 im IV. Abschnitt „Bei dieser Betrachtung tritt uns nun gleich das Gesetz entgegen, daß keinem Teil etwas zugelegt werden könne, ohne daß einem anderen etwas abgezogen werde und umgekehrt.“

Vielleicht werden wir oder spätere solche Gesetze der Organisation in ganz anderen Beziehungen suchen und finden als jene älteren, aber der Gedanke ist derselbe.

Der neueren vergleichenden Anatomie stand das Problem einer *Geschichte der Tierwelt* und der tierischen Organisation im Vordergrund. Sie glaubte es, durch reine Vergleichung lösen zu können ohne Kenntnis jener von den Älteren gesuchten Gesetze, ohne Kenntnis der Wege und Methoden, nach denen die Form jedesmal im Einzelfalle neu wird, noch auch dessen, was man die Gesetze der Vererbung nennt. Dieser Weg ist zunächst als ungangbar größtenteils aufgegeben worden. Es wäre aber verfehlt, wenn wir das viele, bleibend Wertvolle, das dabei zutage kam, im Stiche ließen, deshalb, weil wir eingesehen haben, daß auf ihm dem Geschichtsproblem fürs erste nicht näher zu kommen ist.

Auch in der neueren vergleichenden Anatomie scheint mir ein Punkt zu sein, an dem sich auch für die im vorstehenden entwickelten Gedanken Anknüpfungen bieten. Es ist das das Lebenswerk *Max Fürbringers*.

Fürbringer suchte den Gedanken der *vollständigen Vergleichung* in seinen Studien durchzuführen. Man muß nicht, so war sein Gedanke, nur hier und da eine interessante Form für die Untersuchung herauspicken, sondern alles Erreichbare muß durchuntersucht werden, nicht nur an Arten, sondern auch Variationsart und Breite der einzelnen Organisationen muß festgestellt werden. So erhält man einen Überblick über den Formenschatz, der auf der Erde verwirklicht ist.

Sie merken, von diesem Gedanken aus ist der Weg zu dem von der tierischen Form als einer Gleichgewichtsform nicht weit. Es hat wenig Zweck, diesen Vollständigkeitsgedanken zu betätigen, wenn die tierische Organisation eine stetig unendliche Mannigfaltigkeit ist. Dann ist das eine Sisyphusarbeit. Wenn das tatsächlich Wirkliche, aber immer ein ausgezeichnetes Fall ist, jede tierische Form nicht nur durch geschichtliche

Zufälligkeiten, sondern durch eine Eigengesetzlichkeit bedingt ist, dann erhält die Form den Wert eines experimentellen Ergebnisses. Kann ich das Experiment selbst nicht eigentlich kontrollieren, so kann ich doch gleichsam statistisch verfahren und an dem, was vorhanden ist, an konkreten Formen, diese Gesetzmäßigkeit durchschimmern sehen. So wird dann die experimentelle Forschung ergänzt, ja ihr eigentlich erst das Material und die Probleme geliefert.

Gerade für solche Gedanken scheint mir der mechanische Apparat der geeignete Angriffspunkt zu sein. Wir vermögen hier die Form an einer unserem Verständnis durchaus zugänglichen Leistung zu verstehen und zu würdigen. Dies scheint mir einen besonderen Anreiz zu geben, sich zu befassen mit dem, was ich als Skelettprobleme in diesem Aufsatz auseinanderzusetzen versucht habe.

Der Streit um das Elektron.

Von R. Bär, Zürich.

(Schluß.)

II. Die neuen Untersuchungen.

§ 6. *Relative Atomistik.* Bei dieser Sachlage war es das Gegebene, sich vorerst zu bescheiden und zu sehen, was sich mit Hilfe der Ehrenhaft-Millikanschen Versuchsanordnung, die ja, wie wir sahen, eine Wage mit 10⁷mal größerer Empfindlichkeit darstellt als die feinste chemische Wage, noch über die Elektrizität aussagen läßt, wenn man alle zweifelhaften Annahmen über Gestalt und Dichte der Teilchen und über das Widerstandsgesetz ganz beiseite läßt. In der Tat läßt sich auch noch unter diesen einschränkenden Voraussetzungen entscheiden, ob die Elektrizität überhaupt eine atomistische Struktur besitzt oder nicht, während der eventuelle Absolutwert des elektrischen Elementarquantums dann nicht mehr ermittelt werden kann. Daß dies wirklich der Fall ist, zeigt folgende Überlegung: Wir denken uns ein elektrisch geladenes Teilchen (Ladung = e) in unserem Kondensator dadurch freischwebend gehalten, daß wir die Schwerkraft mg , die das Teilchen nach unten zieht, gerade kompensieren durch eine gleich starke, aber nach oben gerichtete elektrische Kraft $e\mathcal{E}$, die wir erzeugen, indem wir eine entsprechende Potentialdifferenz an die Kondensatorplatten anlegen. Es gilt dann also:

$$mg = e\mathcal{E} \quad \dots \dots \dots (7)$$

Wir wollen nun voraussetzen, daß die Elektrizität quantenhaft konstruiert sei und aus Atomen mit der Ladung $+e$ und $-e$ bestehe. Dann können nur Elektrizitätsmengen von der Größe $\pm ne$ (n = ganze Zahl) in der Natur vorkommen. Wenn also unser in der Luft freischwebendes Partikel mehrfach umgeladen wird und dabei hintereinander eine Reihe verschiedener Elektrizitätsmengen $e_1, e_2, e_3, \dots$ trägt, die zufolge