© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weibliche Tendenz, den Eiern ausschließlich weibliche Tendenz zuzuschreiben gestatten, sowie die äußerst wichtige Entdeckung Strasburgers[1]) an der Lebermoosgattung *Sphaerocarpus*, welche die Trennung der Geschlechtstendenzen mit voller Sicherheit an die meiotischen Teilungen der Sporenmutterzelle geknüpft zeigt. Gleichwohl ist das von jeher besonders spröde Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen damit noch nicht in einheitlicher Weise gelöst. Der Annahme von Correns, daß Eier stets Träger des weiblichen Geschlechts seien, widerspricht die kürzlich gemachte Erfahrung Delages[2]), daß aus einem mittels künstlicher Parthenogenese entwickelten Seeigelei ein Individuum männlichen Geschlechts hervorging.[3]) Einer allgemeinen Annahme der Trennung der Geschlechtstendenzen bei der Chromatinreduktion widerstrebt sodann die Erkenntnis, daß bei Objekten mit verschieden großen Eiern (*Dinophilus apatris*, Rotatorien, Aphiden), deren Geschlecht der Größe entsprechend verschieden ist, die Entscheidung über das Geschlecht lange vor der ersten Reifungsteilung getroffen sein muß.

Die sagittale Flexion am Hinterhauptsgelenk von Säugetieren.

Von Hans Virchow.

Mit 9 Figuren.

Einleitung.

Wenn man den Atlas eines Säugetieres in die eine und den zugehörigen Schädel in die andere Hand nimmt und beide aneinander bewegt mit dem Bestreben, sich den Gang der Bewegung bei sagittaler Flexion und die beiden Endstellungen klar zu machen, so erhält man kein sicheres Bild.

Um in dieser Hinsicht weiter zu kommen und bestimmtere Anschauungen zu gewinnen, wählte ich das Formverfahren.

---

[1]) Vergl. die zweite oben zitierte Abhandlung Strasburgers.

[2]) Delage, Yves. Le sexe chez les Oursins issus de parthénogenèse expérimentale. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 148, 1909, p. 453.

[3]) In diesem Zusammenhange ist auch eine jüngst erschienene Arbeit F. Baltzers (Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2, 1909, p. 549) zu nennen. Hier werden für zwei Seeigelarten Chromatinelemente beschrieben, die in gewisser Hinsicht gepaarten Idiochromosomen vergleichbar sind, deren Verteilung auf die Geschlechter aber wahrscheinlich nicht, wie bei den Insekten, in den spermiogenetischen, sondern in den oogenetischen Reifungsmitosen erfolgt, derart, daß zwei Eisorten, solche mit männlicher und solche mit weiblicher Tendenz, resultieren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verfahren.

Von dem zu untersuchenden Tier wurde der Schädel und die Halswirbelsäule an der einen Seite sauber geschabt unter sorgfältiger Schonung der Gelenke und Bänder. Darauf wurde der Schädel in eine der beiden Endstellungen gebracht unter Vermeidung von Drehung, und in dieser Stellung Gypsabguß genommen. Darauf wurde der Schädel in die andere Endstellung gebracht und wieder Gypsabguß genommen. Dann wurden die Knochen ausmaceriert. Nach der Maceration wurden auf dem Atlas zwei Punkte angebracht und ebenso auf dem Schädel in der Hinterhauptsgegend. Darauf wurden Atlas und Schädel in die eine der beiden Formen gelegt und photographiert, dann in die andere Form gelegt und wieder photographiert, beide Male in genauer Seitenansicht. Auf den Kopien wurden die beiden Punkte am Atlas durch eine Linie verbunden (Atlaslinie), die beiden Punkte am Hinterhaupt ebenfalls durch eine Linie verbunden (Hinterhauptslinie). Aus der veränderten Stellung der Linien ließ

Fig. 1.

Schädel und Atlas einer gehörnten Ricke (*Cervus capreolus*) aus dem Besitz des Herrn H. Poll, in Form für ventrale Flexion des Kopfes liegend. Die Form ist, wie in den 6 folgenden Figuren, geschwärzt. Atlaslinie und Hinterhauptslinie. Die punktierte Linie ist die Hinterhauptslinie aus Fig. 2 in ihrem Lageverhältnis zur Atlaslinie. Der Winkel kann an der Kreuzung der beiden Hinterhauptslinien abgelesen werden.

sich nun die Veränderung der Hinterhauptsstellung gegen den Atlas, in Winkelgraden ausgedrückt, leicht abnehmen. Dies geschah aufs

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Einfachste in folgender Weise: Auf die eine der beiden Kopien wurde ein Stück Pauspapier gelegt und die beiden Linien gepaust;

Fig. 2.
Schädel und Atlas der Fig. 1, in Form für dorsale Hebung des Kopfes liegend. Atlaslinie und Hinterhauptslinie.

dann wurde die Pause auf die andere Kopie gelegt in der Weise, daß die Atlaslinie der Pause auf die Atlaslinie dieser Kopie fiel, und die Hinterhauptslinie dieser zweiten Kopie dazu gepaust. Die beiden Hinterhauptslinien schnitten sich nunmehr unter einem Winkel, welcher mit Hilfe des Transporteurs direkt abgelesen werden konnte.

In einem Falle schlug ich einen etwas anderen Weg ein, nämlich bei einem Känguru (*Macropus rufus*). Bei diesem, bei welchem übrigens auch die sagittale Bewegung im Atlas-Epistropheus-Gelenk mituntersucht wurde, ließ ich nach dem Macerieren Epistropheus, Atlas und Schädel mittels der Laubsäge sorgfältig halbieren und die Schnittflächen der zur Untersuchung bestimmten Hälften mit einem Gemisch von Leim und Gyps einreiben, auf welchem man nach dem Trocknen mit ebenso dünnen und gleichmäßigen Strichen wie auf glattem Papier schreiben kann. Während nun die Stücke in der Form für ventrale Flexion lagen, wurden drei parallele Linien gezogen, je eine auf den Schädel, den Atlas und den Epistropheus. Wurden nun die Stücke umgelegt in die Form für dorsale Hebung, so waren die Winkel direkt abzulesen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eine Ergänzung dieser Methodik besteht dann noch darin, daß, während Atlas und Schädel in der Form liegen, erst in der einen und dann in der andern, die Umrisse der Gelenkfläche des Atlas auf den Condylus occipitalis projiziert werden, was sich freilich nur teilweise ausführen läßt, da man wegen der Form nicht an alle Stellen mit dem Bleistift herankommen kann. Der Rest der Umrißlinie muß ergänzt werden, indem man unter Benutzung der schon gezeichneten Stücke der Linie den Atlas an den Schädel hält. Auf diese Weise begrenzt man 2 Felder am Schädel, welche anzeigen, welcher Abschnitt bei ventraler Beugung und welcher bei dorsaler Hebung mit dem Atlas in Kontakt ist. Man kann dann noch diese beiden Felder, welche sich natürlich teilweise decken, mit verschiedenen Farben antuschen, um die Anschaulichkeit zu steigern.

Ergebnis.

Ich habe dieses Verfahren auf 9 Tiere angewendet, und ich finde hier eine neue Gelegenheit, der Direktion des Zoologischen Gartens für ihre hochherzige Unterstützung zu danken. Diese Tiere waren: 2 Rehe (ein Bock und eine gehörnte Ricke), ein Moschustier *(Moschus moschiferus)*, 2 Malaienbären (*Ursus malaianus)*, ein amerikanischer Bär *(Ursus americanus)*, ein Hund

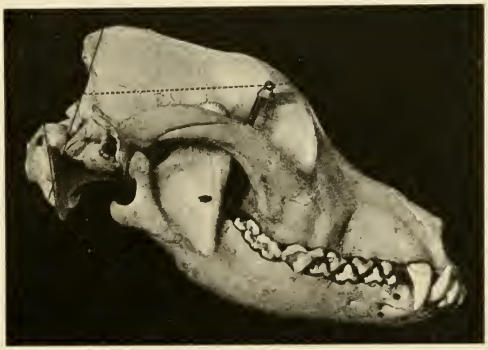

Fig. 3.

Schädel und Atlas eines großen Jagdhundes (*Canis familiaris*), in Form für ventrale Flexion des Kopfes liegend. Atlaslinie und Hinterhauptslinie. Die punktierte Linie ist die Hinterhauptslinie, übertragen aus einer anderen Abbildung, welche diese Linie in ihrem Lageverhältnis zur Atlaslinie bei dorsalwärts gehobenem Kopfe enthält.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(großer Jagdhund), ein Hausschwein (chinesisches Maskenschwein) und ein Känguru (*Macropus rufus*, jüngeres Tier, obwohl bereits Mutter).

Die Differenz der beiden Endstellungen des Schädels betrug, in Winkeln ausgedrückt, bei

Rehbock	97,5°
Ricke	96°
Moschus	100°
1. Malaienbär	93,5°
2. Malaienbär	87°
Amerikan. Bär	86°
Hund	111°
Schwein	78,5°
Känguru	78°

Kritik.

Man muß selbstverständlich die Frage aufwerfen, welche kritischen Erwägungen der Verwertung dieser Zahlen gegenüberstehen.

a) Individuelle Variation.

Die aufgeführten Beobachtungen gelten natürlich zunächst nur für die einzelnen Exemplare, an denen sie gemacht sind. Man kann nicht wissen, ob andere Individuen der gleichen Species sich genau ebenso verhalten. Es ist jedoch wertvoll, daß 2 Rehe und 2 Malaienbären verwendet werden konnten. Daß eine individuelle Variation getroffen werden wird, vor allem eine solche nach dem Lebensalter, vielleicht auch nach dem Geschlecht, kann man wohl als selbstverständlich bezeichnen.

b) Ausführung der Biegung.

Man darf nicht den Schädel gewaltsam in die beiden Endstellungen hineindrücken, denn dadurch werden sicher unnatürliche Verhältnisse hergestellt. Die Ausführung der Arbeit lag in den Händen eines in solchen Arbeiten seit Jahren bewährten und erfahrenen Dieners, welcher sehr wohl wußte, um was es sich handelte; daß es zwar auf der einen Seite darauf ankam, die beiden Endstellungen zu erreichen, aber doch auf der anderen Seite, Gewaltsamkeit zu vermeiden.

c) Bänder.

Man kann die Frage aufwerfen, ob die Bänder, denen ja die Hemmung der Bewegung zufiel, da die Muskeln entfernt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

worden waren, sich im Tode ebenso verhalten wie im Leben. Ich glaube diese Frage bejahen zu dürfen und stütze mich dabei auf frühere Erfahrungen, insbesondere solche, welche ich bei der Untersuchung der Handstellungen des Menschen gemacht habe. Ich habe vor Jahren Präparate von den vier Endstellungen der menschlichen Hand, dorsaler und volarer Flexion, ulnarer und radialer Abduktion, machen lassen, damals mit Hilfe des Gefrierskelettverfahrens. Ich ließ diese Präparate nur anfertigen, um Demonstrationspräparate zu haben, und nicht, um wissenschaftliche Fragen zu lösen, weil ich selbst von dem Bedenken beherrscht war, daß solche Untersuchungen an totem Material nicht für den Lebenden eingesetzt werden dürften. Als dann aber bald nach der Herstellung dieser Präparate das Röntgenverfahren aufkam, stellte sich heraus, daß meine Präparate genau das Gleiche zeigten, was man auch am Lebenden sehen konnte. Durch diese Erfahrung habe ich mehr Vertrauen gewonnen und ich bin zu der Meinung gelangt, daß man zwar über die Zwischenstellungen am toten Material nicht viel erfahren kann, weil diese von dem wechselnden Spiel der Muskeln abhängig sind, daß aber die Endstellungen gleich ausfallen, weil die Knochen in diejenigen Lagen hineingedrückt werden, welche ihnen durch die Spannung der Bänder angewiesen werden. Die Bänder selbst aber verhalten sich im Tode sicher ebenso wie im Leben, soweit es für solche Untersuchungen in Betracht kommen kann.

d) Muskelbeteiligung.

Man muß ferner die Frage stellen, ob nach Entfernung der Muskeln überhaupt noch solche Bedingungen vorhanden sind, daß man das Ergebnis derartiger Versuche auf den lebenden Körper übertragen darf. Man kann dies auch durch folgende Frage ausdrücken: Wird die Bewegung am Lebenden überhaupt so weit fortgesetzt, wie es die Bänder gestatten, oder wird sie schon vorher durch Muskeln gehemmt? Zu dieser Frage möchte ich Folgendes bemerken: Ich gehöre nicht zu denjenigen, welche bei der Behandlung von Gelenkproblemen nur von Knochen und Bändern sprechen. Ich pflege vielmehr stets die Mitbeteiligung der Muskeln an den tatsächlich stattfindenden Bewegungen zu betonen. Das klassische Beispiel für diese Muskelbeteiligung ist der Musc. popliteus am Kniegelenk. Das laterale Seitenband ist bei allen Lagen des Kniegelenkes erschlafft mit Ausnahme der Streckendstellung. Deshalb bedarf der Condylus lateralis des Femur der unablässigen Überwachung und Leitung durch den Musc. popliteus,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bis zu dem Moment, wo durch Vorrollen des Condylus die Spannung des Bandes erreicht ist und nun eben dadurch bei weiterer Streckung die Schlußrotation erzwungen wird.

Dieses Beispiel zeigt sowohl die Bedeutung des Muskels wie die Bedeutung des Bandes in einem bestimmten Einzelfalle. Aber man darf daraus keine verallgemeinernden Schlüsse ziehen. Es handelt sich in jedem Fall, bei jedem Gelenk um bestimmte lokale Bedingungen, die sehr verschieden sein können und einer speziellen Betrachtung unterliegen müssen.

Was das Atlas-Hinterhaupts-Gelenk betrifft, so erscheint mir das der Vögel der Beachtung wert. Es ist bekannt, daß diese einen medianen, meist kugligen, kleinen Condylus am Schädel haben zur Artikulation auf dem Atlas. Es kam mir nun die Erwägung, ob denn wirklich, wie man bei einem Kugelgelenk annehmen möchte, hier ein Gelenk mit allseitiger Bewegung vorliegt, da doch an einem solchen Sicherungen sich viel schwerer anbringen lassen und da eine Luxation an dieser Stelle von den schwersten Folgen sein müßte. Ich habe mir daher noch besonders dieses Gelenk bei einem Storch (*Abdimia abdimi*) angesehen, der mir durch die Direktion des Zoologischen Gartens gütigst zur Verfügung gestellt war. Es war daran zu sehen, daß außer einer ausgiebigen horizontalen Drehung im Atlas-Hinterhaupt-Gelenk auch eine sagittale Flexion von etwa 90° möglich ist. Ausgeprägte Bänder habe ich nicht bemerkt, wenn auch die Kapsel an der Vorderseite etwas kräftiger war.

Beim Vogel scheint mir also der Fall vorzuliegen, daß der Schutz seines Atlas-Hinterhaupts-Gelenkes ausschließlich Muskeln anvertraut ist.

Aber das Gleiche läßt sich nicht von den Säugetieren sagen. Hier haben wir an der Verbindung von Hinterhaupt, Atlas und Epistropheus einen kräftigen Bandapparat, der sicherlich auch am lebenden Tier zur Geltung gelangt, und es ist wohl anzunehmen, daß die Bewegungen so weit geführt werden, wie es durch die Bänder gestattet ist, denn sonst wären die Bänder nicht da.

Freilich darf verlangt werden, daß durch Beobachtung am Lebenden der Versuch gemacht werde festzustellen, wie weit dieser Wahrscheinlichkeit die Wirklichkeit entspricht. Das ist indessen schwer zu erreichen. Schon beim Menschen, wenn er den Kopf hebt und senkt, ist es unmöglich zu erkennen, welcher Betrag dabei auf das Atlas-Hinterhaupt-Gelenk, und welche Beträge auf die Verbindungen der Halswirbel fallen. Noch weniger aber läßt sich dies bei Tieren sagen, deren Fell mit Haaren, oft mit langen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Haaren bedeckt ist. Es läßt sich aber doch hinreichend sehen, daß der Kopf selbst stark bewegt wird. Manche Tiere lecken, indem sie den Kopf stark nach vorn neigen, den Pelz auf der Brust und machen damit Toilette an diesem Teile des Körpers. Andererseits jucken sich Ziegen und Antilopen öfters bei stark nach hinten gelegtem Kopf mittels der Hörner auf dem Rücken. Ein Jäger machte mich darauf aufmerksam, daß der Hirsch ein besonders gutes Beispiel abgibt. Einerseits hebt er bei der Flucht den Kopf so weit dorsalwärts, daß das Geweih auf die Schultern kommt, um nicht im Buschwerk hängen zu bleiben; andererseits biegt er beim Kampf mit Seinesgleichen den Kopf stark nach vorn hinab, um die Spitzen nach vorn zu bringen. So haben wir das eigentümliche Schauspiel, daß Tiere, welche mit mächtigen Waffen ausgestattet sind, wie Hirsche und Antilopen, doch diese Waffen in ungünstiger Stellung zu tragen gezwungen sind, mit den Spitzen nach hinten gekehrt, damit ihnen diese bei der Flucht nicht verderblich werden.

Ich glaube also, daß auch die Beobachtungen an lebenden Tieren es wahrscheinlich machen, daß wirklich die Bewegung bis zu den Grenzen ausgeführt wird, bis zu welchen sie am anatomischen Präparate möglich ist.

Gestalt der Gelenkkörper.

Vergegenwärtigt man sich, daß die sagittale Bewegung des Kopfes bei Säugetieren glatt von der einen Endstellung bis zur anderen verläuft, und überlegt, welche Form wohl die Gelenkflächen haben mögen, so erscheint es als das Natürlichste, jedenfalls als das Einfachste, daß es sich um einen Drehkörper handeln wird, sei es eine Walze oder eine Kugel oder irgend ein anderer Drehkörper, d. h. daß der Radius der Krümmung vom ventralen bis zum dorsalen Ende der gleiche ist.

Diese Bedingung habe ich jedoch unter den mir gerade zugänglichen Schädeln nur beim Delphin verwirklicht gefunden. Bei den landbewohnenden Säugetieren ist wohl in der Mehrzahl der Fälle (von den Primaten sehe ich hier ab) die Krümmung nicht gleichmäßig, weder an den Condylen des Hinterhauptes noch an den Pfannen des Atlas.

Die Gelenkfläche am Atlas ist in ihrem dorsalen Abschnitt stärker gekrümmt wie ventral; zuweilen ist sie an der dorsalen Seite fast hakenförmig emporgebogen.

Die Gelenkfläche am Schädel ist an der ventralen Seite flacher gekrümmt, an der dorsalen Seite ist sie wieder flacher gekrümmt;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dazwischen aber gibt es eine Stelle der stärksten Biegung, wo die Änderung zuweilen so stark und plötzlich ist, daß diese Stelle wie ein Knick erscheint, z. B. beim Widder.

Es weichen aber nicht nur beide Gelenkflächen, die des Schädels und die des Atlas, von einem regelmäßigen Drehkörper ab, sondern sie unterscheiden sich dabei noch von einander. Wenigstens habe ich den Eindruck, daß beide Flächen (bei demselben Tier) nicht kongruent sind.

Kongruenz hätte auch gar keinen Nutzen, denn bei einer Bewegung des Schädels auf dem Atlas müßte ja die Stelle der stärksten Krümmung bez. der Knick immer auf eine andere Stelle des Atlas rücken und damit wäre die Kongruenz aufgehoben.

Hat man einmal die aufgeführten Tatsachen als solche, als Tatsachen, aufgefaßt; hat man also in Betracht gezogen, daß an einem so wichtigen, so stark benutzten und so exkursionsfähigen Gelenk, wie es das Hinterhauptsgelenk der Säugetiere ist, die Gelenkkörper keine einfachen Drehkörper sind, und daß Condylus und Pfanne nicht kongruent sind oder doch nicht bei allen Stellungen kongruent sein können, so wird man anerkennen müssen, daß es sich hier um eine „gewollte“ Einrichtung handelt, und man wird sich veranlaßt sehen, den Gründen für eine solche nachzuspüren.

Ähnliche Einrichtungen an anderen Säugetiergelenken.

In früheren Zeiten, als die Gelenkbetrachtung noch mehr unter der Herrschaft des deduktiven Denkens stand, nahm man allgemein an, daß ein Gelenkkörper von dem einen bis zum andern Ende nach demselben Radius gekrümmt sei, und daß zwei aufeinander bewegliche Gelenkkörper kongruent seien. Man suchte nicht eigentlich zu beweisen, daß es so sei, sondern nahm als selbstverständlich an, daß es so sein müsse, ohne darauf zu kommen, daß es auch anders sein könne.

Demgegenüber habe ich schon seit vielen Jahren in meiner Vorlesung über Skelettlehre stets betont, daß beides nicht immer der Fall ist. Neuerdings beginnt die Erkenntnis dieser Tatsache sich in weiteren Kreisen auszubreiten. Ich führe hier vor allem die „Kinematik tierischer Gelenke“ von Otto Fischer (Braunschweig 1907) an, in welcher die Möglichkeit und die Tatsächlichkeit inkongruenter Flächen an die Spitze der Betrachtung gestellt ist.

Hoffentlich ist damit ein Schleier von der Forschung genommen, welcher so lange die unbefangene Erkenntnis der Gelenkformen verhindert hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aber wir müssen weiter gehen. Die Natur bildet Gelenkformen nicht als mechanische Übungsaufgaben, sondern als Daseinsnotwendigkeiten, und wenn sie Gelenke so formt, daß in ihnen die Flächen nach wechselnder Radiuslänge gekrümmt sind und die zusammenstoßenden Körper nicht in jeder Lage kongruent sind, so tut sie es nicht, um zu zeigen, daß es auch so geht, sondern weil damit bestimmte Vorteile erreicht werden. Dies wird jeder anerkennen, der in den organischen Formen Realitäten sieht, welche bestimmten Existenzbedingungen angepaßt sind; womit durchaus nicht gesagt ist, daß wir gleich im ersten Augenblick eine genaue Einsicht in diese Bedingungen haben müssen.

Von Beispielen will ich hier zwei anführen: den lateralen Abschnitt der Articulatio talo-calcanea beim Menschen und das Kniegelenk des letzteren

Die laterale Gelenkfläche auf der Oberseite des Calcaneus ist in ihrem größeren vorderen Abschnitt nach gleichem Radius (ziemlich flach) gekrümmt; ein kleiner hinterer Abschnitt dagegen ist aus dieser Richtung herausgebogen. Bewegt man nun an einem frischen Bänderpräparat des Fußes den Talus auf dem Calcaneus im Sinne der Adduktion und Abduktion (nach der Ausdrucksweise von Henke), so klafft der Spalt zwischen beiden und nur in einer einzigen Lage tritt völliger Kontakt ein. Das ist diejenige Lage, welche die Knochen beim Stehen haben. Alfred Dönitz hat in seiner Doktordissertation diese Verhältnisse zum ersten Male klar beleuchtet, und er hat ausgesprochen, daß in dieser in einer bestimmten Lage eintretenden Kongruenz ein statisches Moment zu erblicken ist, indem damit der Fuß eine festere Aufstellung gewinnt.

Im Kniegelenk des Menschen stehen, wie man weiß, den stark gekrümmten Femurcondylen die flachen Tibiacondylen gegenüber. Ja es kommt sogar in seltenen Fällen vor, wie Thomson mitgeteilt hat, daß der laterale Condylus der Tibia in der Richtung von vorn nach hinten konvex ist, so daß dann Konvexität auf Konvexität ruht. Fassen wir indessen ausschließlich die medialen Condylen von Femur und Tibia ins Auge, da diese für den vorliegenden Zusammenhang von Bedeutung sind. Der mediale Condylus des Femur ist keineswegs, wie man früher zu sagen pflegte, nach einem von hinten nach vorn gleichmäßig länger werdenden Radius gekrümmt, so daß sein sagittaler Durchschnitt die Figur einer Evolvente bildet, sondern er hat seine stärkste Krümmung an der nach hinten gerichteten Stelle. Oberhalb dieser Stelle ist er an der Rückseite flacher gekrümmt. Unten ist er vor dieser Stelle

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gleichfalls flacher gekrümmt, besonders ganz vorn. Indem nun bei der Schlußstreckrotation der mediale Femurcondylus gegen den medialen Tibiacondylus rückwärts gedreht wird, tritt der vordere flachere Abschnitt des ersteren mit dem Tibiacondylus in kongruenten und daher ausgiebigen Kontakt und es wird eine größere Sicherheit der Aufstellung gewonnen. Auch hierin ist also ein statisches Moment zu erblicken.

Kontakt zwischen den Gelenkflächen von Schädel und Atlas.

Kehren wir nun zurück zum Hinterhauptsgelenk der Säugetiere.

Unter Benutzung der Formen kann man mit größerer Sicherheit feststellen, wie die Knochen in den beiden Endstellungen zu einander liegen. Es ist jedoch nötig, um völlig klar zu sehen, die Knochen zu halbieren, so wie ich es beim Känguru gemacht habe, um von der Schnittebene (Medianebene) aus in den Gelenkspalt hineinzublicken. Dann findet sich, daß bei ventraler Flexion die Flächen kongruent sind, daß sie dagegen bei dorsaler Hebung klaffen; und zwar klaffen sie in der Mitte, während am Rande ringsherum ein Kontakt stattfindet.

Die ventrale Flexion gewährt also eine größere Sicherheit der Aufstellung, und wenn wir die Vorstellung von den vorher besprochenen Gelenken auf unseren Fall übertragen dürfen, so haben wir auch hier für die ventrale Flexion ein statisches Moment anzuerkennen.

Dies ist die Stellung, in welcher das Reh mit erhobenem Halse äugt, und in welcher der Hirsch mit gesenktem Kopf den Kampf aufnimmt.

Beteiligung der Atlas-Epistropheus-Verbindung an der sagittal-flexorischen Bewegung.

Das Atlas-Epistropheus-Gelenk hat stets als ein reines Drehgelenk, ja geradezu als das klassische Paradigma eines solchen gegolten. Auch ich habe es jahrzehntelang als ein solches angesehen. Ich habe jedoch schon in mehreren Aufsätzen darauf hingewiesen, daß diese Vorstellung eingeschränkt, oder besser gesagt, erweitert werden muß, zuletzt im laufenden Jahrgange des Archivs für Anatomie und Entwicklungsgeschichte („Über die sagittal-flexorische Bewegung im Atlas-Epistropheus-Gelenk des Menschen"). Ich habe dort mehrere Tiere angeführt, bei denen ich am frischen Präparat die Möglichkeit einer sagittalen Biegung in diesem Gelenk beobachtet habe. Darunter befand sich auch das Känguru (*Macropus rufus*), welchem ich schätzungsweise eine derartige Bewegung im Betrage von 30° zuschrieb.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 4.
Schädel, Atlas und Epistropheus eines Känguru (*Macropus rufus*, jugendliches Tier), in Form für ventrale Flexion des Kopfes liegend. Hinterhauptslinie, Atlaslinie, Epistropheuslinie.

Fig. 5.
Die gleichen Knochen wie in Fig. 5, in Form für dorsale Hebung des Kopfes. Hinterhauptslinie, Atlaslinie, Epistropheuslinie.

Die weitere Untersuchung hat die Genauigkeit dieser Schätzung bestätigt. Nachdem inzwischen nach dem Ausmacerieren unter Benutzung der Formen die Präparate hergestellt, die Orientierungslinien angebracht und die Winkel gemessen sind, hat sich der Winkel zu 31° ergeben. Da, wie weiter oben mitgeteilt, die Flexion zwischen Atlas und Schädel 78° betrug, so ergibt sich eine Gesamtflexion vom Epistropheus bis an den Schädel im Betrage von 109°.

Mit dieser Beobachtung gewinnt die Frage nach der flexorischen Bewegung im Atlas-Epistropheus-Gelenk eine erhöhte Bedeutung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

31 Grade, der dritte Teil eines rechten Winkels, das ist keine Kleinigkeit mehr, die man achtlos bei Seite liegen lassen dürfte, weil sie zu einer traditionellen dogmatischen Vorstellung nicht

Fig. 6.
Die gleichen Knochen wie in Fig. 4 und 5, halbiert, in Form für ventrale Flexion des Kopfes liegend. Die Schnittflächen (Sägeflächen) sind durch ein Gemisch von Leim und Gyps geglättet. Drei unter einander parallele Linien, je eine am Schädel, am Atlas, am Epistropheus.

Fig. 7.
Die gleichen Knochen wie in Fig. 6, in Form für dorsale Hebung des Kopfes liegend. Die drei auf Figur 6 parallelen Linien haben eine Veränderung ihrer Lage erfahren, deren Betrag sich an den Winkeln ablesen läßt.

paßt; sondern dies ist im Gegenteil der Ausgangspunkt nicht uninteressanter allgemeiner Betrachtungen. In dem zitierten Aufsatz habe ich mit Rücksicht auf das gleiche Gelenk des Menschen gesagt, daß wir zwar fortfahren können, das Gelenk als ein einachsiges Gelenk (Drehgelenk) zu schildern, wenn auch erwähnt werden müsse, daß in demselben ein gewisser Betrag von sagittaler

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Flexion möglich ist. Ich hatte nämlich in einem bestimmten Einzelfalle beim Menschen einen Betrag von 7,5° an Flexion gefunden. Indessen ein Betrag von 31° ist zu viel, um ihn noch als eine Nebensache zu behandeln.

Nun zeigt sich, wenn man den Epistropheus des Känguru betrachtet, auch sogleich in der Form die Beziehung auf diese Bewegung. Der Zahn des Epistropheus ist nämlich nicht einfach kranialwärts, sondern zugleich dorsalwärts gewendet, und er ist in sagittaler Richtung konvex gestaltet.

Aus dem gleichen Zusammenhange ist eine andere Einrichtung des Epistropheus zu verstehen. Die seitliche Gelenkfläche ist nämlich mehr nach der dorsalen Seite herumgekrümmt.

Vermutlich hängt mit dieser Bewegungsmöglichkeit auch die mediane Spaltung des vorderen Bogens des Atlas zusammen.

Die Frage erhebt sich, wie sich bei dieser starken Mitbeteiligung des Epistropheus-Atlas-Gelenkes an der sagittalen Flexion der Zahn des Epistropheus zum Wirbelkanal stellt. Hierauf geben die Präparate in Form nach Halbierung der Knochen genauen Aufschluß: der Abstand der Spitze des Zahnes vom vorderen Rande des Foramen occipitale ist bei ventraler Flexion 4 mm; bei dorsaler Hebung 9,5 mm, ändert also bedeutend ab. Was aber wichtiger ist, der sagittale Durchmesser des Wirbelkanales dorsal vom Zahn des Epistropheus bleibt absolut unverändert.

Gründe für die Mitbeteiligung des Atlas-Epistropheus-Gelenkes an der sagittalen Flexion?

Es ist also erwiesen, daß bei einer Anzahl von Säugetieren (s. meine frühere Mitteilung) eine Mitbeteiligung des Atlas-Epistropheus-Gelenkes an der sagittalen Flexion des Kopfes vorhanden ist; beim Känguru im Betrage von ca. 30% der Gesamtbewegung. Dieses Verhalten muß natürlich bestimmte Gründe haben. Da aber die Gründe nicht unmittelbar in die Augen fallen, so muß man die Möglichkeiten nebeneinander stellen, um von da aus allmählich bei Vermehrung der Einsicht zur Wirklichkeit zu gelangen.

Der Grund könnte liegen

a) im Gelenkapparat, weil vielleicht bei einer so großen Exkursion, wie sie hier verlangt ist, das eine Gelenk (Atlas-Hinterhaupts-Gelenk), wenn ihm allein die Aufgabe zugewiesen wäre, zu sehr in seinem Bandapparat geschwächt werden würde;

b) in den Knochen, weil vielleicht bei der gegebenen Konfiguration der Knochen diese sonst zusammenstoßen würden;

c) in den Muskeln, weil vielleicht bei den gegebenen Muskel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verhältnissen sich der Effekt unter Mitbenutzung der Atlas-Epistropheus-Verbindung besser erreichen läßt;

d) im Zentralnervensystem, weil vielleicht, wenn die Flexion nur an einer Stelle stattfände, die Biegung des Rückenmarkes bezw. verlängerten Markes zu stark sein würde.

Morphologische Betrachtung.

Im Vorausgehenden ist darauf hingewiesen worden, daß bei einer Anzahl von Säugetieren eine sagittale Flexion im Atlas-Epistropheus-Gelenk vorhanden ist, daß also dieses Gelenk nicht unbedingt, nicht in allen Fällen, als ein einachsiges, als ein ausschließliches Drehgelenk angesehen werden darf (wobei ich davon absehe, die Frage zu stellen, ob nicht gelegentlich auch noch eine dritte Form der Bewegung: seitliche Flexion, in ihm vorkommt). Man hat also Veranlassung, sich die Verbindung von Atlas und Epistropheus auf diese neue Tatsache hin anzuschauen. So also kann ein Gelenk mit zwei Arten der Bewegung aussehen! Das Bedeutungsvolle dieser Tatsache wird recht einleuchtend, wenn man sich vorstellt, daß ein Techniker damit beauftragt würde, zwischen zwei Halswirbeln ein Gelenk herzustellen, welches Drehung und sagittale Flexion in sich vereinigte. Voraussichtlich würde der Techniker nicht gerade auf die Lösung kommen, welche wir hier verwirklicht sehen. Aber gerade diese Lösung ist so lehrreich: die Natur arbeitet mit dem, was sie aus morphologischen Gründen vorfindet, d. h. was durch Vererbung von früheren Vorfahren her vorhanden ist, und sie macht in unserem Falle, man möchte sagen spielend, aus einem Drehgelenk ein Gelenk für sagittale Flexion. Die Natur arbeitet eben, wenn sie Gelenkformen schafft, nicht wie der Techniker mit einem Rohmaterial, welches theoretischen Ideen gemäß in bestimmte Gestalten gebracht wird, sondern mit einem durch Vererbung überlieferten Formenschatz, welcher — unter möglichster Erhaltung des Alten — den neuen Erfordernissen angepaßt wird. Es enthält diese Erfahrung einen beherzigenswerten Wink dafür, wie Gelenkformen im Anschluß an die Morphologie betrachtet werden sollen, und zugleich eine Erklärung dafür, warum in den früheren „klassischen“ Arbeiten über Gelenklehre so vieles Falsche, Öde und Unfruchtbare vorkommt.

Weiterer Zusammenhang.

Im Vorausgehenden wurde davon gesprochen, daß für die sagittale Bewegung des Kopfes nicht allein das Atlas-Hinterhaupts-Gelenk, sondern auch das Altlas Epistropheus-Gelenk Verwendung findet. Von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dieser Tatsache aus muß der Blick noch weiter schweifen und in Betracht ziehen, daß auch die Bewegung der Halswirbelsäule dem Kopfe dient. Die Wirbelsäule ist allerdings auf der einen Seite ein einheitliches Gebilde und ihre Bewegungen stehen in einem gewissen Zusammenhange vom cranialen bis zum lumbalen Ende; aber auf der anderen Seite stehen ihre einzelnen Abschnitte zu verschiedenen Körperabschnitten und damit zu verschiedenen Funktionen in besonderen Beziehungen. Die Halswirbelsäule steht in Beziehung zum Kopf; ihre Haltung hat allerdings eine gewisse Bedeutung für die Respiration, da Respirationsmuskeln an ihr eine Stütze finden, aber ihre Bewegung dient ausschließlich dem Kopf. Am Halse selbst gibt es kein Organ, welches von den Bewegungen des Halses Vorteil hätte. Die sagittale Biegung im Halse kommt der sagittalen Biegung des Kopfes zu Gute, die seitliche Biegung im Halse der seitlichen Biegung des Kopfes, die Drehung im Halse der Drehung des Kopfes.

Daher kann der Betrag an Halsbewegungen dem Betrag an Kopfbewegungen hinzugerechnet werden, und es kann dann auf der anderen Seite gefragt werden: wie setzt sich der Gesamtbetrag aus Einzelbeträgen zusammen? Natürlich wird man diese Frage nicht erörtern können ohne Berücksichtigung der morphologischen Verhältnisse, aber sie überhaupt zu erörtern, bezw. zu untersuchen, ist nicht nur berechtigt, sondern notwendig. Man wird dabei zweifellos beachtenswerte Tatsachen finden.

So habe ich z. B. bei der Untersuchung von drei Bären (2 Malaienbären und einem amerikanischen Bär) bemerkt, daß die Halswirbelsäule nur einen ganz geringen Grad von Biegsamkeit besitzt, während doch der Kopf auf dem Atlas sich in der weiter oben angeführten ausgedehnten Weise bewegen läßt.

Bei den langhalsigen Säugetieren, insbesondere Wiederkäuern, scheint es mir nach Biegungsversuchen, die ich an den frischen Präparaten machte, daß die sagittale Biegung an der Verbindung des 7. Halswirbels mit dem 1. Brustwirbel erheblicher ist wie die gleiche Bewegung bei den Halswirbeln untereinander. Man findet dies wohl auch bei der Betrachtung lebender Tiere bestätigt.

Ich habe letzthin eine in diesen Zusammenhang gehörige Untersuchung an der menschlichen Halswirbelsäule gemacht, indem ich eine solche, in Verbindung mit der übrigen Säule und mit einem Stück des Hinterhauptes, zuerst in „Eigenform“ und dann in Biegung nach vorn untersuchte.

Das Verfahren war genau dem schon oben beschriebenen nachgebildet: der Halsteil der Wirbelsäule und das auf ihr belassene

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schädelstück wurde von der einen Seite sauber geschabt unter sorgfältiger Schonung der Bänder und Gelenke. Dann die Säule mit der geschabten Seite nach oben niedergelegt, ohne daß ihre

Fig. 8.
Die 7 Halswirbel und ein Stück des Schädels eines Menschen, in der Form liegend, welche die „Eigenform" wiedergibt.

Form künstlich beeinflußt wurde; doch wurde darauf geachtet, daß nicht an dem Schädelstück und Atlas eine Drehung eintrat. In dieser Lage wurde der erste Gypsabguß genommen. Dann wurde die Halswirbelsäule mit dem Schädel vorwärts gebeugt, so weit als es sich ohne Anwendung von Gewalt tun ließ, und der zweite Abguß genommen. Nach dem Ausmacerieren wurden die Knochen zuerst unzerschnitten in die eine und dann in die andere Form gelegt und in beiden untersucht und photographiert, vor allem um die Gestalt der Gelenkspalten und die Verschiebung der unteren auf den oberen Gelenkfortsätzen kennen zu lernen; darauf alle Knochen mittels der Laubsäge halbiert, die Schnittflächen an den Hälften der einen Seite mit einem Gemisch von Leim und Gyps

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bestrichen und auf diesen Überzug Orientierungslinien gezogen, welche in der oben schon geschilderten Weise Verwendung fanden, um die Beträge der Flexion in Winkeln abzulesen.

Fig. 9.
Die gleichen Knochen wie in Fig. 8, in der Form für ventrale Flexion liegend.

Das Ergebnis ist das folgende:

Änderung an der Verbindung

von	c.	7	mit	c.	6	=	7°
-	-	6	-	-	5	=	8,5°
-	-	5	-	-	4	=	8,5°
-	-	4	-	-	3	=	7°
-	-	3	-	-	2	=	6°
-	-	2	-	-	1	=	14°
-	-	1			Sch.	=	22°

Die Summe hiervon ist 73° (bei der direkten Bestimmung des Gesamtbetrages fanden sich 72°).

Bei der Beurteilung dieser Zahlen ist zweierlei in Betracht zu ziehen:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. Wenn man die Wirbelsäule sich selbst, bezw. den in ihr steckenden mechanischen Einflüssen überläßt (das ist eben die „Eigenform"), so wird, wie ich schon an a. O. erwähnt habe („Die Eigenform der menschlichen Wirbelsäule" in Verhandl. der anatom. Gesellsch. auf der 23. Vers. in Gießen 1909), die Halswirbelsäule stark nach hinten gebogen, da an ihr den verh. starken Zwischenbogenbändern verh. schwache Bandscheiben gegenüberstehen. (Natürlich darf man, wenn man diese Verhältnisse kennen lernen will, nicht den schweren Kopf auf der Wirbelsäule lassen, sondern nur ein Stück des Schädels, am besten nur die unmittelbare Umgebung des Hinterhauptsgelenkes.) Wegen dieser Rückbiegung der Halswirbel durch die elastischen Bänder dürfte die Eigenform der Halswirbelsäule ziemlich der artifiziell zurückgebogenen Gestalt ähneln; doch muß dies noch genauer untersucht werden.

2. Die Biegung der Halswirbelsäule kann nicht mit der gleichen Zuversichtlichkeit ausgeführt werden, wie die des Schädels gegen den Atlas. Denn während an der letztgenannten Verbindung ein Gelenk vorliegt, bei welchem die Bewegung durch die Bänder an einer bestimmten Grenze einen Halt findet (falls nicht Gewalt angewendet wird), so stehen an der Wirbelsäule der Biegung die Bandscheiben entgegen, also Polster, welche mit zunehmender Biegung einen sich steigernden Widerstand entfalten. Es ist das allerdings nicht so zu verstehen, als wenn die Bandscheiben nach der Art homogener Kautschukpolster der biegenden Kraft einen sich gleichmäßig steigernden Widerstand entgegensetzten, sondern es tritt bei den Biegungsversuchen ein Moment ein, wo man fühlt, daß hier ungefähr die natürliche Grenze erreicht ist; ähnlich wie auch eine elastische Gefäßwand sich durch Zug nicht beliebig dehnen läßt, sondern bei einem gewissen Grade der Dehnung plötzlich einen unnachgiebigen Widerstand zur Geltung bringt. Es kommen eben bei diesen organisierten Formationen nicht nur Eigenschaften der Substanz, sondern auch Eigenschaften der Textur zur Geltung. Ich halte daher diese Biegungsversuche durchaus nicht für wertlos, wenn auch wegen der erwähnten Unsicherheit eine sehr sorgfältige Kritik und häufige Wiederholung gefordert werden muß. Der von mir soeben mitgeteilte einzelne Versuch soll nur auf den Weg hinweisen, auf dem man dem Ziele näher kommen kann.

Ich möchte noch auf den auffallend großen Betrag (14°) hinweisen, welcher sich in diesem Falle an dem Atlas-Epistropheus-Gelenk ergeben hat, während ich bei einem früheren Versuch (s. oben) für die gesamte Exkursion von dorsaler Flexion bis zu ven-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

traler Flexion nur 7,5° gefunden hatte. Dagegen ist der Betrag im Atlas-Hinterhauptsgelenk in beiden Fällen gleich: hier (von Eigenform bis zu ventraler Flexion) 22°, in jenem Falle (von dorsaler bis zu ventraler Flexion) 21,5°.

Ausdehnung der Gelenkflächen an den Hinterhauptscondylen nach hinten.

Ich kehre jetzt noch einmal zu den tierischen Hinterhauptsgelenken zurück, um einen Punkt nachzutragen. Wenn man die Knochen betrachtet, während sie in der Form für dorsale Flexion (dorsale Hebung des Kopfes) liegen, oder wenn man den Schädel betrachtet, nachdem die Umrisse der Gelenkflächen des Atlas auf seine Condylen projiziert sind (s. oben), so bleibt bei manchen Tieren ein Stück des Condylus hinter dem hinteren Rande der Gelenkfläche des Atlas unbedeckt, z. B. bei den Bären. Es wird also selbst bei extremer dorsaler Hebung des Kopfes die Gelenkfläche des Condylus nicht völlig ausgenutzt. Natürlich ist aber dieser Abschnitt nicht funktionslos, denn die Natur verfährt bei der Bemessung der Gelenkflächen stets ökonomisch, oft sogar mit überraschender Knappheit. Daher muß dieser Abschnitt einer anderen Bewegungsform dienen, und das kann wohl nichts anderes sein als seitliche Biegung. Wenn gleichzeitig mit der dorsalen Hebung eine seitliche Biegung im Atlas-Hinterhauptsgelenk gemacht wird, dann rückt die Gelenkfläche des Atlas auf der einen Seite bis an den hinteren Rand des Condylus occipitalis zurück.

Das Verhalten des Glykogens bei ruhenden und fliegenden Tauben.

Vorläufige Mitteilung.

Von H. van 't Hoff.

Der Glykogengehalt des M. pectoralis major von Tauben ist selbst nach möglichster Ausschaltung aller den Glykogengehalt beeinflussenden Faktoren sehr verschieden. Er schwankt zwischen 0,3 u. 1,2 %. Bestimmt wurde das Glykogen nach Pflüger. Genommen wurden fast nur erwachsene Tauben, lauter gesunde Individuen, die gut fraßen, gegeben wurde ihnen die gleiche Nahrung (Erbsen); der Musc. pect. maj. kam durchweg 20—25 Min. nach dem Tode in Kalilauge in das siedende Wasserbad. Der linke und rechte M. pector. wurden getrennt behandelt, um einem etwaigen Fehler in der Untersuchung möglichst vorzubeugen. Rechter und linker M. pector. zeigten stets fast denselben Glykogengehalt. —

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 1909

Autor(en)/Author(s): Virchow Hans

Artikel/Article: Die sagittale Flexion am Hinterhauptsgelenk von Säugetieren. 418-437