

## Über die Gesetzlichkeit der Körperform.<sup>1</sup>

Ein Nachruf auf Walter Gebhardt von Prof. H. Braus (Heidelberg).

(Mit 10 Textfiguren.)

Wäre WALTER GEBHARDT, dessen Andenken wir heute ehren, nicht als eines der Opfer des Krieges frühzeitig dahingerafft worden, so würde er, dem die Senckenbergische Gesellschaft die H. v. Meyer-Medaille bei der erstmaligen Verteilung verlieh, den Satzungen der Stiftung gemäß heute hier stehen und selbst Ihnen über seine Forschungen berichten. Zu dem Unwiederbringlichen an unvollendeten Arbeiten und unausgeführten Plänen gehört auch, daß ich, der ich durch das Vertrauen der Gesellschaft berufen bin, hier zu Ehren des von mir hochgeschätzten Forschers über sein wissenschaftliches Lebenswerk zu sprechen, Ihnen in dem eigentlichen Hauptwerk einen Torso aufzeigen muß. Ich werde jedoch versuchen, durch Ergänzungen von meiner Hand Fehlendes zu ersetzen, um einem weiteren naturwissenschaftlich gebildeten Kreise aufzeigen zu können, einen wie hohen Rang das Lebenswerk des Verstorbenen beanspruchen darf. Wie es dem zuverlässigen und umsichtigen Forscher zukommt, hat er begonnen mit intimster Detailarbeit, die nur dem Fachmann zugänglich ist; er hatte nicht die Eigenschaft flüssiger Darstellung und leichten Stiles. Wohl war ihm Gelegenheit gegeben, außer zahlreichen Vorträgen vor seinen anatomischen Fachgenossen, einem weiteren Kreise Allgemeines über seine Forschungen mitzuteilen (in einem Vortragszyklus anlässlich der Hochschulkurse in Salzburg; auf Versammlungen der D. Naturforscher und Ärzte, Sektionsvorträge 1906, 1910, der Deutschen Gesellschaft für orthopädische Chirurgie, 1910, der D. zoologischen Gesellschaft 1912 und des Vereins Deutscher Ingenieure, 1912, Bezirk Halle). Aber wir wissen, um nur eines zu nennen — durch den Nachruf von W. Roux, seines Lehrers und des Leiters der Anstalt, an welcher er als Abteilungsvorstand wirkte — daß zur Prüfung der vorliegenden deskriptiven

---

<sup>1</sup> Vortrag in der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft zu Frankfurt, am 15. März 1919, erweitert durch einen zweiten Vortrag mit demselben Titel im Naturhist.-med. Verein zu Heidelberg, 4. April 1919, und durch Zusätze.

Arbeiten Experimente geplant waren, welche nicht zur Ausführung kamen und ohne welche ein wirklich abschließendes Urteil über die speziellen Probleme, welche G. zu lösen versuchte, nicht möglich ist, wie ich noch zeigen werde. Er hat deshalb eigene theoretische Zusammenfassungen tiefer schürfender Art vermieden. Es ist sogar charakteristisch für ihn, daß er, der in der theoretischen Ausbeutung im wesentlichen auf dem Boden der Anschauungen von W. Roux stand, es oft durch starke Vorbehalte vermied, eine bestimmte Stellung zu nehmen. Er verschob das wahrscheinlich auf spätere Zeiten, bis sich ihm die Mittel zur Lösung ergeben würden. Um so eindringlicher und wichtiger sind die Detailforschungen; ihre besondere Eigenart ist es, die das Werk G.s zu einem bleibenden Bestandteil der Formanalyse stempelt. Ich will versuchen, an einer Auswahl aus den Untersuchungen G.s zu zeigen, welcher Art diese Befunde sind und wie sie sich mit sonstigen Erfahrungen zusammenschließen zu einem Gesamtbild von der „Gesetzlichkeit der Körperform“. Denn darin sehe ich ihre hauptsächlichste Bedeutung, die ohne diesen Ausblick nicht aufzuzeigen wäre. Ich bin in der glücklichen Lage, dies an der Hand seines eigenen Demonstrationsmaterials zu tun, welches mir Frau Prof. GEBHARDT in dankenswertester Weise anvertraut hat, und welches zum Andenken an ihren Gatten als ihr Geschenk in Frankfurt verbleiben soll, um hier eine würdige Verwendung zu möglichst vielseitiger Belehrung zu finden.

G. hat selbst die „tierischen Hartgebilde“ als sein eigentlichstes Forschungsgebiet bezeichnet. Knochen und Zähne, dem am längsten bekannten und scheinbar ganz ausgebeuteten Material — wie die Laienmeinung leicht von aller Anatomie zu glauben geneigt ist — hat er neue Funde mit Hilfe mikroskopischer Untersuchungen in überquellender Fülle zu entnehmen gewußt. Andere Veröffentlichungen, welche sich nicht mit Knochen und Zähnen beschäftigen, haben speziell optische oder photographische Ziele zum Gegenstand, welchen er als früherer wissenschaftlicher Mitarbeiter der Firma ZEISS in Jena besonders nahe stand. Von diesen wollen wir hier ganz absehen. Eine Arbeit über die „Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel“ (1912) ist zwar dem Gegenstand nach sehr verschieden von den Forschungen über Hartgebilde, hängt aber dem Ziele nach, auf Grund der LIESEGANGSchen Forschungen über kolloidale Niederschläge die Gesetzlichkeit der Zeichnungen des Schmetterlingsflügels mechanisch zu

begreifen, eng mit jenen zusammen. So ist es aber mit allen Arbeiten G.s. Es finden sich überall in ihnen Exkurse über scheinbar weit abliegende Gegenstände, die sein enzyklopädisches Wissen über mechanische Apparate, über Dinge des täglichen Lebens bis hinauf zur speziellen Maschinenlehre mit den zugehörigen mathematischen Berechnungen, über Wirbeltiere und Wirbellose, rezente und ausgestorbene Tierformen bis zu den verwickeltsten Formen und Strukturen der lebenden und auch leblosen Natur beherrschte und mit dem Gegenstand seiner Spezialforschungen verband.

Die Hartgebilde unseres Körpers haben vor vielen anderen Organen voraus erstens, daß sie aus einem ganz gleichartigen Material, dem Knochengewebe, gebaut sind. Entsteht Kompliziertes aus kompliziertem Ausgangsmaterial wie bei Eingeweiden, welche aus Epithelien, Bindsbstanzen und Muskeln aufgebaut sind, so sind die Schwierigkeiten, Grundprobleme zu enträtseln, ungleich größer als bei Organen, die gleiches Material zu ihrem Aufbau verwenden. Trotz dieser Gleichförmigkeit hat sich hier — das ist das Entscheidende — eine ganz ungeheure Formenmannigfaltigkeit entwickelt: Knochen und Zähne sind in ihrer groben Gestalt und in ihren feinsten Strukturen nicht nur außerordentlich hoch differenziert, sondern die Formen haben noch einen zweiten großen Vorteil voraus. Sie sind besser überschaubar als bei den verweslicheren „Weich“teilen, deren Gestalt vielfach erst auf großen Umwegen so festgehalten oder wiederhergestellt werden kann, daß wir die wirkliche Form und Struktur wie im Leben vor uns haben. Der Knochen dagegen behält als Mineral seine natürliche Gestalt auch nach dem Tode. Drittens erfüllen die Hartgebilde, indem sie zur aufrechten Körperhaltung, zur Bewegung des Körpers und zur Zerkleinerung der Nahrung dienen, solche Aufgaben, welche in der menschlichen Technik viele Analogien haben. Denn alle Baulichkeiten und Apparate, welche unsere Techniker berechnen und bauen, müssen in sich selbst stabil sein, sich selbst und oft dazu große Lasten tragen, fassen oder bewegen.

Es ist gleich bei dem ersten durchgreifenden Versuch, das feinere Gefüge des Knochens zu analysieren, sehr deutlich zum Ausdruck gekommen, wie fruchtbar eine Anwendung der „Festigkeitslehren“ der Technik auf die Knochenarchitektur ist. Ich brauche in diesem Kreise nur daran zu erinnern, daß H. v. MEYER

eine ganz wunderbar feine Anordnung der zartesten Knochenbälkchen demonstrierte (zuerst in einem Vortrag vor der Zürcher Naturforschenden Gesellschaft, 1867). Der zufällig anwesende Begründer der graphischen Statik, CULMANN, bemerkte sofort, daß die Bälkchen ein getreues Abbild der Spannungslinien, Trajektorien, in anorganischen Versuchskörpern sind, welche mathematisch-physikalisch bestimmt werden können und welche er selbst durch Berechnung gefunden und zu zeichnen gelehrt hatte. Der innere Gehalt dieser Entdeckung tritt besonders hervor, wenn wir von einem Ausspruch HYRTL ausgehen, der das Schwammwerk im Innern der Knochen (Spongiosa) noch für ganz regellos erklärt hatte. H. v. MEYER stellte dagegen die höchste Gesetzmäßigkeit dieser Strukturen fest, bei welchen mit einem Minimum von Material ein Maximum von Widerstandsfähigkeit geleistet wird: Minimummaximumkonstruktionen. Je nach der Aufgabe, welche der betreffende Knochen oder Knochenteil zu leisten hat, ist auch die Beanspruchung der Spongiosa eine verschiedene z. B. in den Gelenkenden der Röhrenknochen. Und da für eine bestimmte mechanische Aufgabe mit gegebenem Material nur eine Art maximaler Leistungsfähigkeit zu errechnen ist, so ist eine Minimummaximumkonstruktion ganz eindeutig bestimmt. An Stelle der absoluten Regellosigkeit der Spongiosastrukturen (nach HYRTL) ist durch H. v. MEYER und seine Nachfolger deren absolute Bestimmtheit behauptet worden. Wir werden noch auf die Kritik, die daran zu üben ist, zurückzukommen haben. Denken wir uns das Prinzip ganz scharf durchgeführt, so ist jedes Stück der Spongiosa spezifisch gebaut, da jeder Knochenteil seine besondere Aufgabe im Körper hat und also eine eigene Minimummaximumkonstruktion aufweisen muß. Wir kennen die Verschiedenheiten der trajektoriiellen Linien für verschiedene Objekte z. B. für die Knochen des Menschen sehr genau (oberes und unteres Femurende, Tibia, Fußwurzelknochen usw.) und können, auch ohne die Herkunft eines Knochens zu kennen, aus dem Intimbau der Spongiosa erschließen, um welchen Knochen es sich handelt.

Was hier über die Spongiosa ermittelt wurde, findet 30 Jahre später in den Arbeiten W. GEBHARDTS eine Parallele für die Rindenschicht des Knochens, die Compacta. Sie ist zusammengesetzt aus feinen Röhren, die dickwandig und feinflumig sind wie ein Thermometerglas. An Stelle des Quecksilberfadens befindet

sich das ernährende Blutgefäß. Die Wandung ist allerdings nicht homogen wie Glas, sondern aus ineinander gesteckten Röhren gebildet und ähnelt deshalb auf Querschnitten den Jahresringen eines Baumes. Jede Lamelle besteht aus Fibrillen, die durch eine mineralisierte Kittmasse miteinander verklebt sind. Alle Fibrillen einer einzelnen Lamelle streichen in der gleichen Richtung, aber die Fibrillen der Nachbarlamelle verlaufen nicht in der gleichen, sondern gerade in entgegengesetzter Richtung wie jene. Wir nennen ein aus solchen Lamellen zusammengesetztes Röhrchen Osteon (BIEDERMANN). Das Osteon ist das Grundelement, aus welchem der Bau der Compacta und im weiteren auch der Bau der Spongiosa herzuleiten ist. Durchschnittlich beträgt der Querdurchmesser des Osteons beim Menschen 0,3 mm, die Länge ist größer und sehr wechselnd. Würde man Osteone isoliert betrachten können, so wären sie mit bloßem Auge gerade sichtbar (der Querschnitt entspricht etwa dem Durchmesser eines besonders großen menschlichen Eies). Die feinere, oben beschriebene Zusammensetzung ist dagegen eine rein mikroskopische. Daraus erklärt es sich, daß es viel länger dauerte, bis die Gesetzmäßigkeit ihres Baues gefunden wurde als bei der Spongiosa, deren trajektorielle Strukturen mit bloßem Auge sichtbar sind. KÖLLIKER war z. B. noch der Meinung, daß die Knochenfibrillen in den Lamellen aller Osteone gleich gelagert seien. Er nahm an, daß alle Fibrillen einen Winkel von  $45^\circ$  zur Längsachse des Osteons bilden; da die Fibrillen in den Nachbarlamellen alternierend streichen, so muß nach KÖLLIKER stets das eine System das nächstfolgende rechtwinklig überkreuzen. W. GEBHARDT hat diese Ansicht durch seine umfangreichen Untersuchungen widerlegt; dies betrachte ich als das wichtigste Ergebnis seiner gesamten Arbeiten. Gerade so wie v. MEYER die Eigengesetzlichkeit des Intimbaues der Spongiosa nachwies, so begründete GEBHARDT für die Osteone der Compacta eine spezielle Anordnungsweise ihrer Fibrillen, welche für jede Stelle des Knochens spezifisch ist. Es war somit kein Forscher würdiger, gerade die H. v. Meyer-Medaille zu erhalten als er, dessen Lebenswerk hierin die gradlinige Fortsetzung des Zürcher Anatomen darstellt.

Die Individualarchitektur der Osteone äußert sich in folgendem:

1. Die Steigungswinkel der Fibrillen sind sehr verschieden. Denkt man sich das Osteon aufrecht stehend, so kön-

nen die Fibrillenzüge verglichen werden mit spiralig angeordneten Wicklungen etwa eines Elektromagneten. Allerdings sind die Fibrillen nicht so lang, daß sie auf größere Strecken hin spiralig das zentrale Lumen umkreisen; aber da die Fibrillen nicht gleichzeitig enden, sondern die eine früher, die andere später, und da alle mit einer mineralischen Kittmasse verbunden sind, so kommt es praktisch für den Fibrillenzug auf dasselbe hinaus, wie wenn es einzelne durchlaufende Fibrillen wären. Auch bei den Hanfgipsschienen der Chirurgen sind die Einzelfasern nur kurz, aber zusammen verhält sich das Ganze wie durchlaufend gefasertes Material. Die Steigungswinkel der Wicklung eines Osteons zur Horizontalen kann von annähernd  $0^\circ$  bis annähernd  $90^\circ$  schwanken d. h. die Fibrillen können fast quer zur Längsachse des Osteons oder fast parallel zu ihr oder in irgendeiner Zwischenstellung zwischen diesen beiden Extremen angeordnet sein. Die Fibrillen der gleichen Lamelle haben identische Steigungswinkel.

2. Benachbarte Lamellen können gleiche Steigungswinkel besitzen. Hat z. B. die eine Lamelle eine Linkswicklung von  $45^\circ$  Steigung, so kann die folgende Lamelle eine Rechtswicklung von gleichfalls  $45^\circ$  besitzen. Es ist das der Fall, den KÖLLIKER irrtümlich verallgemeinerte. Es kommt jedoch ebenso oft vor, daß zwei flache Wicklungen mit gleichem Steigungswinkel alternieren oder zwei steile Wicklungen mit gleichem Steigungswinkel.

3. Benachbarte Lamellen können verschiedene Steigungswinkel aufweisen. Es kann z. B. auf eine Flachwicklung eine Steilwicklung folgen usf. Ist die Linksspirale in dem Maß flacher gewunden, als die Rechtsspirale steiler aufsteigt, so kann der Kreuzungswinkel beider  $90^\circ$  betragen. Die KÖLLIKERSCHE Annahme, daß diese Winkelgröße zu gleichen Steigungswinkeln benachbarter Lamellensysteme gehöre, ist zwar im speziellen Fall richtig (siehe Nr. 2), aber durchaus nicht allgemein zutreffend wie in diesen Fällen (Nr. 3). Auch sind keineswegs die verschiedenen Steigungswinkel so aufeinander abgestimmt, daß immer ein bestimmter gleicher Kreuzungswinkel herauskommt.

4. Die Kreuzungswinkel benachbarter Fibrillensysteme schwanken zwischen  $0^\circ$  und  $180^\circ$ . Es ergibt sich dies aus dem unter Nr. 2 und Nr. 3 Gesagten.

5. In ein und demselben Osteon können verschiedene Wicklungstypen vereinigt sein. Es besteht z. B. besonders häufig der Kern des Lamellensystems eines Osteons aus abwechselnd steilen

und flachen Wicklungen, die innern und äußeren Grenzlamellen desselben Osteons enthalten dagegen ausschließlich flache Rechts- und Linksspiralen. Aber auch viele andere Kombinationen der möglichen Wicklungstypen sind in reichem Wechsel beobachtet.

GEBHARDT hat allein über 5000 mikroskopische Knochenpräparate (Schliffe) hinterlassen, welche im anatomischen Institut in Halle als besondere Sammlung aufgestellt sind. Er war so unermüdlich und unbekümmert im Sammeln und Zubereiten dieses Materials, daß er durch das inhalierte Schleifmaterial infiziert wurde und auf längere Zeit daran erkrankte. Seine Forschungen setzten ihn in den Stand, die oben beschriebenen Verschiedenheiten der Knochentypen festzustellen und zu registrieren. Denken wir uns seine Forschungen fortgesetzt bis zur völligen Übersicht über den Intimbau aller Skelettgebilde (wovon wir allerdings noch weit entfernt sind und wozu nach GEBHARDTS eigenem Urteil die Lebensarbeit ganzer Generationen von Forschern gehörte), so würden wir nach dem kleinsten Splitterchen eines Knochens von unbekannter Herkunft durch die mikroskopische Untersuchung feststellen können, daß es sich um einen Knochen dieses oder jenes Tieres oder des Menschen handelt, daß es ein bestimmter Knochen z. B. das Schienenbein des Menschen sei, ja, daß es zu einer ganz bestimmten Stelle dieses Knochens z. B. zum proximalen oder distalen Ende gehöre. Die praktische Bedeutung liegt auf der Hand: man denke nur an forensische Fälle oder an paläontologische Funde. Der Osteologe hat für die Identifizierung eines Knochenfragmentes immer ein recht großes Stück nötig. Hier genügte ein mikroskopisch kleines Splitterchen.

Es lohnt sich unter diesen Umständen zunächst der Methodik nachzugehen, durch die es möglich war, die verschiedenartige Fibrillenarchitektonik aufzudecken. G. benutzte dazu die bereits von v. EBNER (1874) mit großem Erfolg für die Bindegewebsfaser und auch für die Knochenfibrille angewendete Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskop. Er erkannte, daß man durch diese Methode den Verlauf der Fibrillen schon bei ganz schwachen Vergrößerungen zu erkennen vermag, während bei gewöhnlicher mikroskopischer Untersuchung Fibrillen nur bei starken Vergrößerungen sichtbar werden. Es ist aber bekanntlich sehr schwierig, bei starken Vergrößerungen und entsprechend eingengtem Gesichtsfeld einen Überblick zu gewinnen, so wenig wie jemand beim Betrachten eines Raumes durch ein Schlüsselloch sich leicht

orientieren kann. Das Polarisationsmikroskop eröffnet dagegen dem Forscher einen vollen Überblick wie jemandem, der durch die volle Türöffnung den Raum frei vor sich hat und sich mit dem Auge frei in ihm orientieren kann. Das beruht auf folgendem:

Denkt man sich rein schematisch einen Körper von den optischen Eigenschaften einer Knochenfibrille wie eine Magnetnadel in der Objektebene des Mikroskopes unter gekreuzten Nikols beweglich, so wird er in bestimmten Stellungen dunkel bleiben,

in anderen hell aufleuchten. Dunkel ist er in der Ebene des Polarisators und Analysators, welche senkrecht zueinander stehen (Fig. 1a), hell dagegen in den beiden diagonal zu jenen stehenden Ebenen (Fig. 1b). Ohne auf dieses jedem Physiker geläufige Verhalten optisch aktiver Gebilde hier einzugehen, genügt es zu wissen, daß unsere Magnetnadel, falls sie nach einer der Haupt-

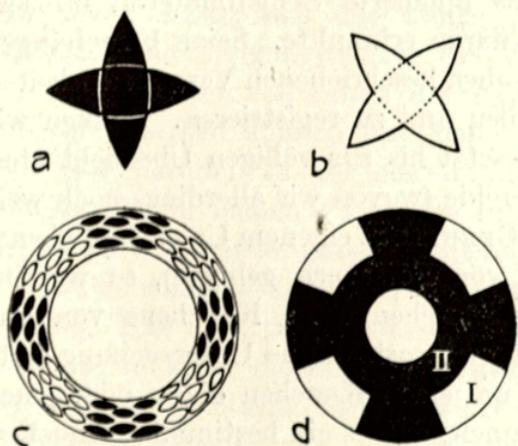


Abb. 1: Schemata vom Aussehen der Knochenfibrillen im polarisierten Licht (Erklärung im Text).

himmelsrichtungen zeigt, dunkel aussieht, daß sie dagegen, sobald sie nach einer Zwischenrichtung gewendet ist (NW, NO usw.) hell aufleuchtet (unter der Annahme, daß das „Polarisationskrenz“ aufrecht steht wie üblicherweise die Himmelsrichtungen auf der Landkarte). Denken wir uns zahllose kleine Magnetnadeln an Stelle der Fibrillen einer Lamelle, so werden sie aufleuchten oder dunkel erscheinen je nach ihrer Lage (Fig. 1c). Ja, ihr Aufleuchten wird uns anzeigen, wie die Fibrillen liegen, auch wenn wir sie unmittelbar nicht sehen können. Sieht z. B. eine Lamelle eines quer durchschnittenen Osteons unter dem Polarisationsmikroskop so aus, daß die Hauptrichtungen dunkel, die Zwischenrichtungen hell erscheinen („Polarisationskrenz“, Fig. 1d Ringzone I), so ist damit der Beweis erbracht, daß die Fibrillen in ihr zirkulär verlaufen, auch wenn sie bei der betreffenden Vergrößerung direkt nicht sichtbar sind. Man braucht sich nur, um im Sinn unseres Schemas zu reden, die Fibrille als eine aneinandergereihte Kette

kleinster Magnetnadeln vorzustellen, so wird man verstehen, daß diejenigen Teile der Fibrillen, welche von N nach S oder von W nach O streichen, wie die entsprechend gerichteten Magnetnadeln dunkel erscheinen müssen, daß dagegen diejenigen, welche von SW nach NO oder von NW nach SO verlaufen, hell aufleuchten (Fig. 1c).

Schwingt die Magnetnadel unseres Schemas nicht in der Ebene des Mikroskopisches (Objektebene), sondern liegt nur der Drehpunkt in dieser Ebene und stellt sich die Nadel selbst aus ihr heraus in schräge Richtungen zur Tischebene, so wird unter gekreuzten Nikols ihr Bild um so dunkler, je mehr sich die Nadel der Schachse des Mikroskopes nähert; Lamellen mit steiler Fibrillenrichtung unterscheiden sich daher unter dem Polarisationsmikroskop von solchen mit flacher Wicklung dadurch, daß sie gleichmäßig dunkel sind (Fig. 1d, Ringzone II). Wechseln, wie es bei Osteonen häufig ist, auf längere Strecken des Querschnittes steil- und flachfibrilläre Lamellen miteinander regelmäßig ab, so ist das unter gekreuzten Nikols sofort daran zu erkennen, daß dunkle Lamellen zwischen die durch das Polarisationskreuz gekennzeichneten Lamellen eingeschoben sind (Fig. 2b). Das Polarisationskreuz bleibt trotz dieser Einschiebsel sehr deutlich und selbst bei schwachen Vergrößerungen gut sichtbar. Folgen Lamellen aufeinander, welche nur steilfaserig sind, so verschwindet das Kreuz in einer breiten Zone, weil jetzt sämtliche Schichten dunkel aussehen (Fig. 3, Mittelzone).

Noch weiter kommt man in der Analyse der mikroskopischen Bilder, wenn den gekreuzten Nikols ein Gipsplättchen Rot I. Ordnung aufgesetzt wird. Alles, was bisher dunkel war, erscheint jetzt rot. Von den beiden Diagonalebene, in welchen bisher unser Untersuchungskörper hell aufleuchtete, verleiht ihm diejenige, welche der Hauptschwingungsebene des Gipsplättchens entspricht oder nahekommt, blaue bis grüne Farben (Additionsfarben), die senkrecht dazu stehende Diagonalebene verleiht ihm grau-weiße bis orangefarbene Töne (Subtraktionsfarben). Wir haben deshalb bei zirkulärem Fibrillenverlauf auf dem Querschnitt durch ein Osteon statt des dunklen Polarisationskreuzes vier rote Felder und in den Zwischenräumen zwischen diesen abwechselnd je ein gelbes und grünblaues Farbenfeld. Auf flach getroffenen Lamellen ist ein schräg ansteigender Fibrillenzug, je nachdem er nach links oder rechts oben streicht, verschieden gefärbt (gelb oder grün-

blau). Die Farben sind von besonderer Leuchtkraft und würden das Auge eines modernen Malers bei seiner Vorliebe für Primärfarben besonders entzücken. Für den Forscher erleichtern sie die Unterscheidung von Differenzen, die beim Schwarzweißbild nicht in dem Grade möglich ist.

Mit Hilfe der beschriebenen Methoden, die sich in den Händen des Geübten auf jeden guten Knochenschliff oder -schnitt sehr bequem und schnell anwenden lassen, ist der Intimbau der Osteone

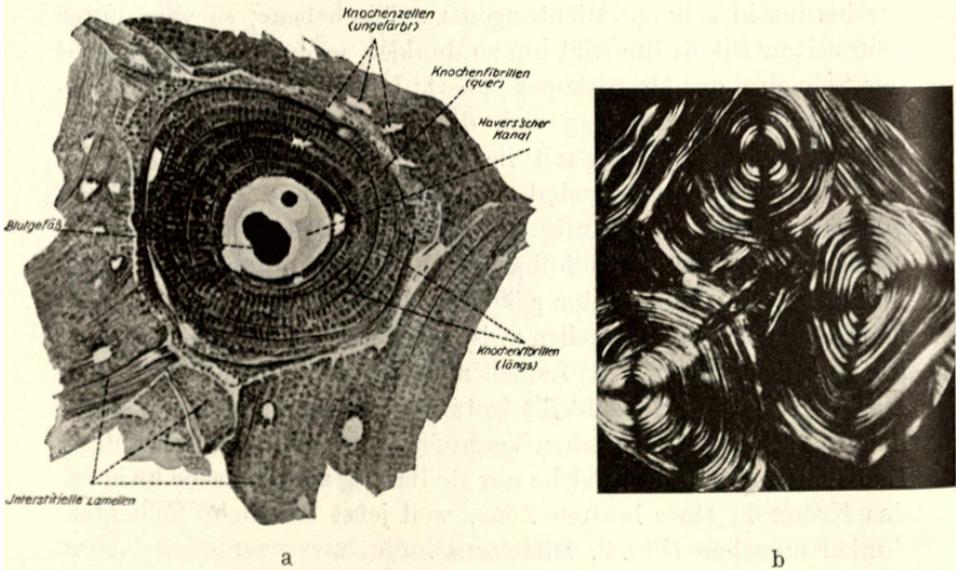


Abb. 2: Querschnitte durch Osteone des Menschen bei ungefähr gleicher Vergrößerung (100mal). a) Färbung der Fibrillen nach der Silbermethode von BIELSCHOWSKY (Modifikation von STUDNICKA; Originalpräparat von Prof. STÖHR). b) Polarisationsbild von GEBHARDT (1905, Taf. V, Fig. 14), abwechselnd steil und flach gewickelte Lamellen.

bei ganz schwachen Vergrößerungen kenntlich, welche einen sehr guten Überblick über weite Strecken gestatten und welche darin der Untersuchung mit dem gewöhnlichen Mikroskop weit überlegen sind (Fig. 2). Es ist auf diese Weise möglich, die verschiedenen Typen der Osteone und das charakteristische Zusammensein verschiedener Osteontypen in einzelnen Knochen oder Knochen teilen festzustellen; die Aufgabe der Forschung wird es sein, tabellarisch festzulegen, in welcher bestimmten Art und Weise eine jede Stelle eines jeden Knochens konstruiert ist. Es ist ver-

ständig, daß früheren Forschern wie KÖLLIKER, die sich nur des gewöhnlichen Mikroskopes bedienten, eine solche Orientierung verschlossen war.

Die Bedeutung des Fibrillenbaues der Osteone für die Festigkeit des Knochens wurde von GEBHARDT durch die Erfahrungen der Technik erhärtet, wie es für die Spongiosa auf die Anregung CULMANNs geschehen war.

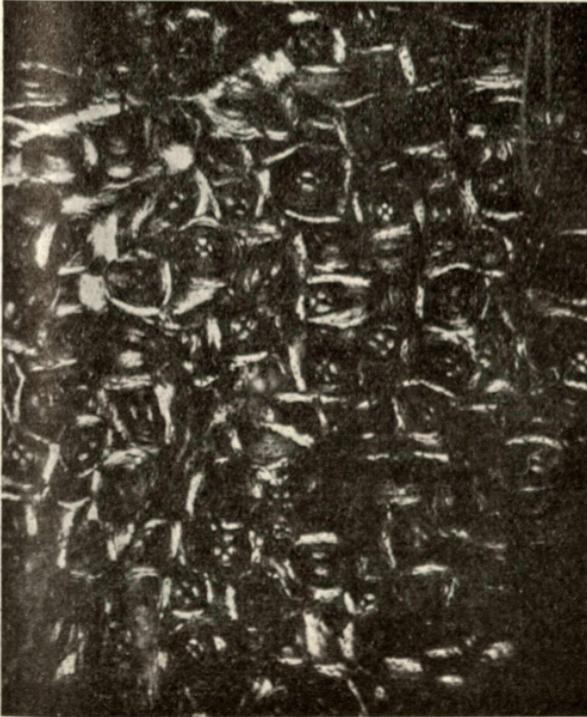


Abb. 3. Querschliff durch die Diaphyse des Femurs vom Rind (GEBHARDT, 1905, Taf. V, Fig. 17). Polarisationsbild bei 25mal. Vergr. Kombinationstypus: Außen- und Innenzone der Osteone flachgewickelt, Mittelzone steilgewickelt.

seine höchst auffallende Widerstandsfähigkeit einem ganz besonderen Bau der ihn zusammensetzenden Einzelröhrchen verdankt, welcher mit demjenigen der von Ihnen eingeführten lamellär verleimten Holzröhren die allergrößte Ähnlichkeit hat... Sie können sich denken, eine wie große Freude es mir war, ... zu erfahren, daß in den Holzröhren, Patent WOLFF, wenigstens ein Teil der in jenen Arbeiten ausgesprochenen Gedanken

Theoretisch ist für die ganze Auffassung der fibrillären Anordnungen besonders charakteristisch, was G. in einem mir freundlichst von seiner Gattin zur Mitteilung überlassenen Brief gesagt hat, den er an eine Firma richtete, welche für den Flugzeugbau Holzrohre aus zusammengeleimten Furnieren mit lagenweisem Faserungswechsel herstellt (Erich Römer,

flugtechnisches Büro, Frankfurt): „Vor mehreren Jahren habe ich... den Nachweis geführt, daß der Knochen...

eine technische Verwirklichung erfahren hat — denn solche gegenläufigen Gedankengänge: die Ausdeutung organischer Strukturen nach ihrer mechanischen Leistungsfähigkeit einerseits und das Gelangen zu ähnlichen Strukturen aus dem Bedürfnis nach dieser besonderen Leistungsfähigkeit heraus vonseiten des Technikers andererseits<sup>1</sup> — enthalten ja immer eine gewisse innere Gewähr für ihre absolute Richtigkeit!“ Die Osteone im Knochen übertreffen die von der Technik eingeführten Röhren aus zusammengeleimten Furnieren ganz wesentlich darin, daß in ihnen die aufeinanderfolgenden Lamellen nicht nur aus generell entgegengesetzt gerichteten Fibrillen bestehen (Rechts- und Linksspiralen), sondern daß je nach Lage und Beanspruchung des Knochens im Individuum und je nach der Tierart für jede Lamelle genau festgelegt ist, wie steil oder flach die Fibrillen verlaufen. Wir werden noch sehen, daß die Osteone steifer oder elastischer sind, je nach dem Steigungswinkel der Spiralen u. a. m. GEBHARDT war der Meinung, daß die Technik ihrerseits Vorteile aus dem Studium der organischen Strukturen ziehen könne und daß es wohl möglich sei, etwa beim Prothesenbau durch Nachahmung zweckmäßiger Steigungs- und Kreuzungswinkel der Fasern in verleimten Furnieren zu besonders leichtem und doch widerstandsfähigerem Material zu gelangen, als wir es heute besitzen. Auch darin ist zunächst der Faden einer glückverheißenden Entwicklung durch seinen zu frühen Tod abgeschnitten worden.

Dagegen hat er eine Untersuchungsreihe selbst zu Ende führen können, welche zum Ziel hatte, an einem Modell des Osteons nachzuweisen, welche mechanische Bedeutung den verschiedenen Steigungs- und Kreuzungswinkeln der Fibrillenzüge innewohnt. Er konstruierte eine Art Drahtrose (Fig. 4), deren Drähte die einzelnen, als fortlaufende Spiralen gedachten Fibrillen wiedergeben. Indem er das Modell belastete, konnte er feststellen, in welchem Grade einseitig oder alternierend gerichtete Spiralen an Widerstandsfähigkeit voneinander abweichen und welche Unterschiede bestehen zwischen abwechselnd steil und flach gewundenen Spiralen. Es ergaben sich hierbei oft ganz ähnliche Bedingungen wie bei dem sogen. Warmaufziehen der Technik, ein Verfahren, welches durch den Bau weittragender Geschütze

<sup>1</sup> Der Passus ist im Original nicht hervorgehoben.

im Kriege allgemein bekannt geworden ist. Wie eine besondere Festigkeit des Geschützrohres erzielt wird, wenn über ein relativ dünnwandiges Rohr ein zweites in erhitztem Zustand wie eine Haut herübergezogen wird, weil nach dem Erkalten eine innere Pressung beide gespannt erhält, so werden steile Spiralzüge im Osteon durch auf sie nach außen folgende flache Spiralzüge verhindert sich auszubauchen, wie sie es sonst tun würden, und somit

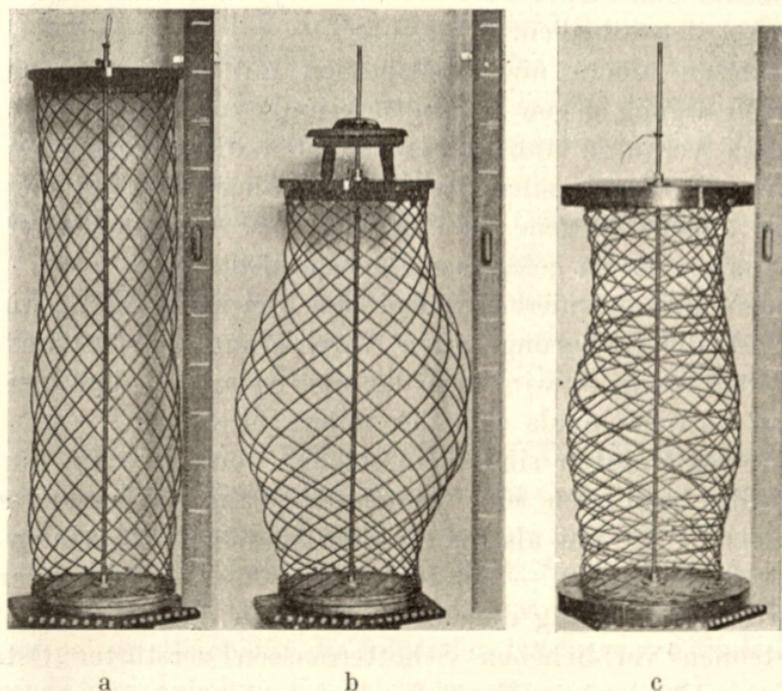


Abb. 4. GEBHARDTSches Fibrillenmodell aus Metallfedern. a) Die Fibrillen einer Lamelle sind durch Metallfederspiralen wiedergegeben, welche zur Horizontalen einen Winkel von  $60^\circ$  haben (Steigungswinkel). Keine Belastung. b) Belastung mit drei Kilo. Die Stahlfedern stellen sich schräger (wie ein dünner, geneigt stehender Einzelstab, dessen obere Spitze belastet wird). Außerdem buchtet sich das ganze System in der Mitte am stärksten aus, analog einer massiven Säule aus nachgiebigem Material. c) Um die Metallfedern der inneren Lage, die wie in a) und b) angeordnet sind, wurde eine zweite Lamelle angebracht mit ganz flacher Wickelung (Steigungswinkel im unteren Teil der Figur stellenweise 0, weil die Metallfedern durch ihr Gewicht nach unten zusammensacken). Belastung sechs Kilo, also doppelt so groß wie in b). (Das Gewicht ist bei der Aufnahme weggelassen, um das Wackeln des Modells zu vermeiden; die obere Platte ist in der richtigen Lage durch eine Klemmschraube fixiert.) Tragfähigkeit also doppelt so groß, trotzdem die äußeren Spiralen sich nicht einmal selbst zu tragen vermögen (GEBHARDT, 1905, Taf. IX, Fig. 48, 49 und Taf. X, Fig. 54).

gepreßt. Die flachen Spiralen, die durch ihr eigenes Gewicht dazu neigen abzusinken und sich also nicht einmal selbst zu tragen vermögen (Fig. 4c), werden durch die innere Pressung festgehalten. Ich verweise wegen Einzelheiten auf die Figurenerklärung. Im allgemeinen lassen sich auf Grund der Erfahrungen am Modell bestimmte Leitsätze formulieren, welche ähnlich auch für den Knochen gelten müssen und von welchen ich folgende anführe:

1. Osteone sind steifer oder elastischer je nach dem Steigungswinkel der Fibrillen.
2. Wechseln Flach- und Steilspiralen miteinander ab, so ist die Festigung gegen Längsdruck und -zug am größten (bei Druck verhüten äußere Flachspiralen die Deformation der innen davon liegenden Steilspiralen, umgekehrt hemmen bei Zug außen gelegene Steilspiralen das Auseinanderweichen der innen davon gelegenen Flachspiralen).
3. Haben die alternierenden Spiralen gleiche Steigungswinkel, so ist die Sicherung gegen Verwindung des Osteons am größten, denn es wird sich die eine Spirale in dem gleichen Maß aufwickeln als sich die andere abwickelt.
4. Am tragfähigsten sind die Osteone, wenn zu dem inneren Fibrillenbau noch eine besondere Führung hinzukommt, welche — wie ein als Führung im Modell angebrachter axialer Stab (Fig. 3) — ein Umknicken des Säulchens verhindert. Als Führung dienen im Knochen die zwischen den Osteonen verbliebenen Schottermassen zerstörter Osteone („interstitielle Lamellen“ Fig. 2a).

Man kann sich nach GEBHARDT in einer einfacheren Weise Modelle von Osteonen anfertigen, wenn man schichtweise um einen Metallstab als Seele Hanffasern wickelt und jede Schicht mit Gelatine verklebt. Je nach der Art der Wicklung der einzelnen Schichten wird man an solchen Modellen, wenn der Metallstab entfernt ist, erproben können, wie verschieden widerstandsfähig sie ausfallen gegen die einzelnen Arten der Beanspruchung (Druck, Zug, Schub, Torsion, Strebfestigkeit).

Die Bälkchenzüge der Knochenspongiosa, deren Gesetzmäßigkeit von H. v. MEYER zuerst gefunden worden war, haben in Bauten der modernen Eisentechnik ihre Parallele. Hier wie dort wird mit einem Minimum von Material ein Maximum von Festigkeit erzielt. Ein Schüler CULMANNs hat nach den Regeln seines Lehrers den Plan zum Eiffelturm entworfen. Die Leichtig-

keit und Sicherheit solcher Wunderbauten der Technik beruht eben darauf, daß nur die mechanisch notwendigen Linien (Trajektorien) ausgeführt werden und daß alles übrige Material wegfällt: scheinbar frei von Erdschwere erhebt sich das Trajektorien-system tragsicher in die Lüfte. Da hier die Berechnung des Technikers zu dem gleichen Resultat geführt hat wie die Natur beim Aufbau des tragfähigen und doch leichten, schwammigen Knochens, so sprechen wir bei letzterem von einer funktionellen Gestalt. Wir haben gesehen, daß die Anordnung der Fibrillen im Osteon entsprechend jenen Bälkchenanordnungen der Spongiosa eine funktionelle ist, wenn die Technik hier auch in der Praxis noch nicht so weit vorgedrungen ist, wie die Natur es tatsächlich vermochte. Aber die GEBHARDTSchen Modelle haben den Beweis erbracht, daß auch hier der tatsächliche Bau des Osteons und die errechenbare Form für bestimmte Beanspruchungen einander entsprechen, ähnlich wie die Bälkchen im Femurhals konform sind den Trajektorien des Krans, welchen CULMANN in seinem Büro zur Prüfung der Sachlage von einem nicht eingeweihten Schüler errechnen ließ.

Ich kann andere Beispiele, welche G. für die funktionelle Gestalt feinsten Strukturen beigebracht hat, hier nur streifen. Es liegt die Beweiskraft immer in der bis ins einzelste vorgetriebenen Analyse und deren Zuverlässigkeit; für die Fibrillenstruktur des Osteons suchte ich davon durch die vorgetragenen Details ein Bild zu geben. Auch für die folgenden Darlegungen finde ich den Beweis in den Arbeiten G.s erbracht oder doch soweit eingeleitet, daß wir eine volle Bestätigung durch Weiterführung seiner Arbeiten erwarten dürfen. Doch kann ich hier nur die Resultate aufzählen, ohne auf die eigentlich maßgeblichen Details einzugehen.

Sucht man bei den Wirbeltieren nach dem ersten Auftreten des Bauprinzips der Knochen höherer Tiere, so findet man, daß bei gewissen fossilen Fischen (Placodermen) zwar im allgemeinen ein Knochenpanzer aus gefäßlosem kompaktem Material besteht, daß aber bei einzelnen, z. B. bei *Coccoosteus*, sich die ersten Anfänge der Gefäßknochen durchsetzen. Wir wissen, daß bei allen höheren Tieren die knöcherne Hohlsäule (Osteon) in ihrer Seele ein Gefäß birgt und daß die Wand durch schichtenweise Ablagerung der Knochenlamellen um das Gefäß herum gebildet wird. Gefäße im Knochen bedeuten also, daß das Bauprinzip, von welchem das Osteon ausging, gefunden ist; es gewährleistet im An-

schluß an die Gefäße statt des massiven Materials leichteren und doch festeren Bau und leitet dabei vom Innern des Knochens aus den Knochenumbau ein. Der äußere Knochenpanzer ist ein sehr wirksamer, aber auch an Gewicht sehr schwerer Schutz für das Tier, der ein Wachstum hindert oder, falls das Hindernis durch Wechseln des zu klein gewordenen Panzers beseitigt werden soll wie bei wirbellosen Panzertieren (Krebsen), das Tier während der Übergangszeit ganz wehrlos läßt. Wir finden deshalb massive Panzerung nur bei kleinen Placodermen oder sehen sie beschränkt auf den Kopf. Gefäßknochen dagegen, die sich allen Anforderungen der Umwelt anpassen, sind nicht an die Oberfläche des Körpers gebannt; sie sind ganz besonders im Innern des Körpers verwendbar, sobald sie der näheren Umgebung Bewegungsfreiheit lassen. Tragsäulen und Streben, die im Innern des Körpers angebracht sind und den Muskeln Spielraum lassen, können mechanisch viel wirksamer sein, als selbst kompakte Außenpanzer. Soviel hierüber. Leider ist die sehr eingehende Arbeit G.s über Placodermen, die er mit Unterstützung des Paläontologen JAEKEL unternahm, nur in den allgemeinsten Zügen veröffentlicht worden und ohne Beigabe von Abbildungen nach den zahlreichen Schriffen des seltenen Materials.

Beim Röhrenknochen finden sich trajektorielle Strukturen wesentlich in der innern Schwammstruktur des Mittelstückes (Diaphyse). Die beiden Endstücke (Epiphysen) sind ebenfalls schwammig gebaut und so zusammengesetzt, daß die Belastung der Gelenkflächen auf die Rindenschicht des Mittelstückes übertragen werden kann. Nahe dem Gelenkknorpel gibt es interessante Anordnungen der Knochenfibrillen, welche auf den ersten Blick von dem abzuweichen scheinen, was mechanisch zu erwarten wäre (Richtung der Knochenfibrillen in der Richtung des Druckes anstatt senkrecht zu ihm), die aber von G. in Einklang gebracht wurden mit den Spannungen, welche sich auf Grund von besonderen Modellen tatsächlich an dieser Stelle vermuten lassen. Sehr interessant sind die Beziehungen der Compacta der Diaphyse zur Spongiosa und zur Gesamtform des Knochens. Ein langer Röhrenknochen wäre am gefährdetsten in der Mitte. Hier ist das meiste Knochenmaterial aufgehäuft. Es ist das zwar nicht von außen bemerkbar wie etwa bei der Achse eines Wasserrades, welche nach der Mitte zu spindelig anschwillt. Äußerlich kann sich sogar ein Röhrenknochen z. B. der Oberschenkel- und Oberarm-

knochen nach der Mitte zu verjüngen. Dafür ist aber der Knochenzylinder doch an dieser Stelle verdickt und zwar ist die Markhöhle so eingengt, daß die Compacta auf einem medianen Längsschnitt sanduhrförmig aussieht. Es gibt das dem Knochen gleiche Festigkeit, d. h. jeder Querschnitt ist so gebaut, daß er ebenso viel auszuhalten vermag wie ein anderer Querschnitt. Die Verschiedenheiten der Beanspruchung, welche durch die Lage des Querschnittes im Knochen als solchen bedingt sind („gefährlicher Querschnitt“), sind durch die Anhäufung von Masse ausgeglichen. Infolgedessen hat die Eigenform des Knochens keine schwächste Stelle, an welcher er jedesmal und unter allen Umständen brechen müßte, wenn ihm zuviel zugemutet wird. Die tatsächlichen Prädilektionsstellen für Brüche sind vielmehr dadurch bedingt, daß bestimmte Stellen des Knochens nach außen hin exponierter liegen als andere oder daß die Hebelkräfte unter bestimmten äußeren Bedingungen (durch Vermittlung der von außen an den Knochen herantretenden Muskeln und Bänder) an einzelnen Stellen übermächtig werden. Zweifellos ist die Compacta der Diaphyse ganz wesentlich zur Stütze des Skelettes berufen. Bei vielen Tieren fehlt die Spongiosa in ihrem Innern ganz. Ich halte sie ganz wesentlich für ein Gerüst, welches innerhalb der Diaphyse das zarte Knochenmark in loco zu erhalten und vor Stößen zu schützen hat. In den Epiphysen ist dagegen die Spongiosa außer für das Mark auch für die Statik und Mechanik des Knochens ganz wesentlich. Man sieht dies schon im knorpeligen Zustand der Epiphysen. Trajektorielle Strukturen in der Anordnung der Epiphysenknorpel richten sich nach der Art, wie der Knorpel auf der Diaphyse ruht. Bei Säugern ist die knorpelige Epiphyse wie ein Kork in den Hals einer Flasche in das Diaphysenende eingelassen, bei Amphibien umfaßt sie das Diaphysenende wie eine Gummikappe. G. zeigte an Festigkeitsmodellen aus Celluloid, daß in beiden Fällen die resultierenden Spannungslinien den Richtungen der Zellsäulen im Knorpel und den Formen der Knorpelzellen überhaupt entsprechen. Er kommt hier zu ähnlichen Resultaten wie J. SCHAFFER, der dasselbe auf anderem Wege fand. Wird der Knorpel durch Knochen ersetzt, so sind namentlich dort die Trajektorien ausgebildet, wo sich die Knochenbälkchen auf dem Rand des Compactazylinders stützen. Gerade bei dem klassischen Beispiel, dem Femurhals, erklären sich manche Details mechanisch restlos, wenn man die besonderen Bedingungen dieser Verbin-

dungsweise beachtet. Auch der Auslauf der Trajektorien am anderen Ende, gegen die Epiphyse zu, findet seine besondere Erklärung durch die Art, wie die Oberfläche eines Krans sich zur Umgebung verhält; die dort befindlichen Bälkchenanordnungen des Knochens lassen sich mit den sogen. Armaturen der Technik vergleichen, d. h. Aufsätzen auf Blechbalken u. dergl., welche speziell als Angriffspunkte für äußere Kräfte konstruiert sind und welche unmittelbare Zerstörungen durch die Angriffskräfte verhüten.

Werfen wir noch einen Blick auf andere, grobe Formen des Knochens, welche besonders zeigen, wie die mechanische Leistungsfähigkeit unter ungünstigen Bedingungen doch gewahrt bleibt. Es sind die von G. besonders studierten dünnen Platten. Sie haben an sich sehr geringe Widerstandsfähigkeit. Wie aber der Apotheker einem Blättchen Papier, das an sich unter der geringsten Last nachgibt, durch Zusammenbiegen soviel Widerstandskraft verleiht, daß es ein Pulver zu tragen vermag, oder wie Wellpappe und andere Arten moderner Packmittel sehr resistent gegen Druck und Stoß sind, trotzdem sie nur aus nachgiebigem Papier bestehen, so sind auch dünne Knochenplatten durch ihre Form und Anordnung viel widerstandsfähiger, als selbst bei viel kompakteren Knochenmassen zu erwarten wäre. Ich erinnere z. B. beim Menschen an die Gräte des Schulterblattes (*Spina scapulae*), welche dem dünnen Knochen aufgesetzt ist und ihm Stand gibt. Besonders zahlreich sind die dünnen Knochenplatten im Knochengerüst der Vögel vertreten, dem sie bei großer Leichtigkeit doch die nötige Stabilität verleihen.

Endlich habe ich noch des Fibrillenbaues der Zähne als eines der charakteristischsten Beispiele einer funktionellen Gestalt zu gedenken. Auch hier verdanken wir G. sehr ausgedehnte Untersuchungen an fast allen Vertretern der Wirbeltierklasse. Ich hebe als wichtigstes den Stoßzahn des Elefanten heraus, dessen komplizierte und deshalb theoretisch besonders wertvolle Struktur von G. bis in die letzten Feinheiten verfolgt worden ist. Er verschaffte sich vom Händler das Material von 60 Zähnen verschiedener Herkunft, darunter auch von Mammutzähnen. Es ist ein dem Elfenbeinkenner geläufiges Merkmal des echten Materials gegenüber angeblichem Elfenbein, daß bei bestimmtem Anschliff ein gekreuztes Muster sichtbar ist, ähnlich den „guillochierten“ Verzierungen, welche die Graveure auf Uhrgehäusen u. dergl. anzubringen pflegen (Fig. 6b). KOLLMANN, SCHAFFER und RÖSE

hatten sich bereits mit den Elfenbeinstrukturen beschäftigt; aber erst G. wies durch mathematische Konstruktionen im einzelnen nach, wie die Fibrillenverläufe, genau der Form des Zahnes angepaßt, ihm die höchste Elastizität verleihen, ohne seiner Steifigkeit, die er als Stoßwaffe nötig hat, zu schaden. Die Elastizität des Elfenbeins wird bekanntlich bei der Billardkugel ausgenutzt und ist durch keine andere Hartschubstanz zu ersetzen. Es wird das mineralische Material, das im Knochen verhältnismäßig spröde bleibt, durch die Fibrillenordnung so zäh in sich zusammengehalten, daß ein Gebilde von der Länge des Elefantenstoßzahnes größte Lasten zu wälzen oder zu tragen vermag, ohne zu brechen. Denn durch die Fibrillen ist jede Stelle allseitig federnd aufgehängt. Die Kurven, welche die sich überkreuzenden Fibrillenzüge beschreiben, sind so konstant, daß sie rechnerisch vorausgesagt werden können, wenn man von der Tatsache ausgeht, daß die Kreuzungswinkel der Kurven von der Peripherie zur Mitte in bestimmter Weise abnehmen und wenn der Konstrukteur die Form der ineinander gesteckten dütenartigen Hohlkegel (Paraboloide) kennt, aus denen der Elefantenstoßzahn zusammengesetzt ist und in welchen die Fibrillenzüge liegen (Fig. 5).

Das Material des Zahnes ist noch aus einem ganz anderen Grunde theoretisch wichtig; denn gerade vom Standpunkt der Mechanik ist angewendet worden (von dem kürzlich verstorbenen bedeutenden Dresdener Technologen MOHR), daß die charakteristischen Spannungslinien nur in massivem Material, also nicht im spongiösen Knochen zu erwarten seien. Das massive Material des Zahnes erfüllt diese Erwartung. Auch die Trajektorien der Spongiosa sind auf einem Umweg durch G. auf Zug- und Druckbeanspruchung zurückgeführt worden. Es findet durch die Be-

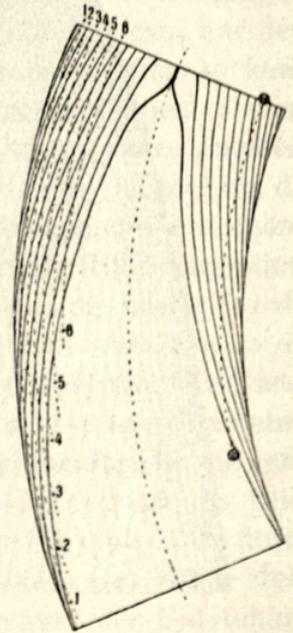
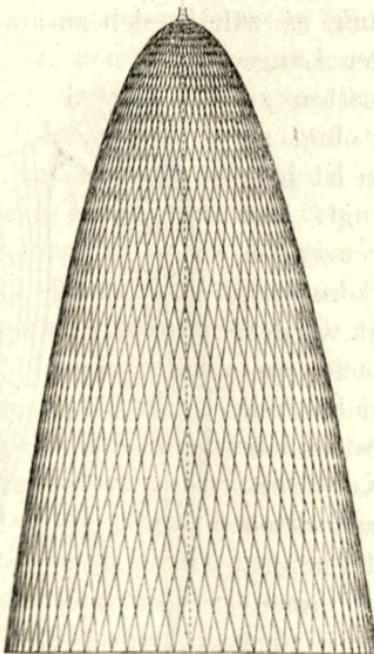


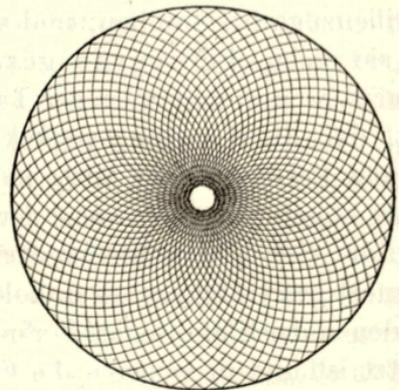
Abb. 5: Schematischer Längsschnitt durch einen Elefantenzahn (ineinander gesteckte Düten). Art der Verschiebung einer Flintenkugel, welche in den Zahn eingedrungen ist, parallel der Zahnachse, weil die neu gebildeten Zahnbeindüten der Pulpaoberfläche kongruent angelagert werden (GEBHARDT, 1906, b, Fig. 1).

lastung der Osteone eine Art Auslese statt, kraft welcher die Zug- und Druckkräfte besser als Schub- und Torsionskräfte zur Geltung kommen können. Trotzdem das Material nicht massiv ist, unterliegt es doch Spannungen, welche dem in massivem Material wirkenden analog zu setzen sind.

Fassen wir das bisher Gesagte zusammen, so sehen wir, daß für Hartgebilde von der groben äußeren Form bis zu den feinsten innern Strukturen eine funktionelle Gestalt nachgewiesen ist. HELMHOLTZ hat bekanntlich gesagt, er würde einem Mechaniker die Tür weisen, welcher ihm ein optisches Instrument



a



b

Abb. 6: Fibrillenordnung einer Düte des Elefantenzahnes. a) Seitenansicht. Der Kegel ist in Wirklichkeit länger im Verhältnis zur Breite und seine Achse ist gebogen. b) Ebene Projektion: „guillochierte Zeichnung“. Die Kreuzungswinkel der Fibrillen werden nach der Mitte zu immer spitzer und nach der Peripherie zu immer stumpfer (GEBHARDT, 1906, b. Fig. 9).

von den Unvollkommenheiten des menschlichen Auges brächte. Dem widersprechen die Befunde G.s am Zahn und Knochen. Er sagte selbst gelegentlich von gewissen Knochenformen (von Knochenstrukturen in dem Zapfen, welcher das Horn des Ochsen trägt): „Ich glaube nicht, daß eine bessere Anordnung... zu erinnern ist“ und von der Form der Zähne (vom Gebiß des Flußpferdes): sie stellt „ganz rein die günstigsten Festigkeitsformen“ dar. Man muß bedenken, daß die Natur an eine ganz andere

Art der Ökonomie gebunden ist als die menschliche Technik und deshalb oft zu ganz andersartigen Lösungen kommt, die aber darum nicht weniger, oft sogar viel mehr den theoretischen Postulaten der Mechanik entsprechen als unsere Maschinen und Werkzeuge. So ist es z. B. in der Technik üblich statt des Paraboloids, welches für gewisse Bewegungskörper die zweckmäßigste Form gäbe und eigentlich nötig wäre, einen abgestumpften Kegel zu wählen, weil es viel zu teuer käme, wollte man die reine theoretische Form in der Praxis festhalten. Die Natur arbeitet dagegen in solchen Dingen mit ganz anderen Fristen und Voraussetzungen. Es entzieht sich nach G. oft die von ihr gebildete Form nur deshalb der mathematisch-mechanischen Kontrolle, weil sie so kompliziert ist, daß wir rechnerisch nicht nachkommen können. Darum ist die Form nicht ungenau, sondern unsere Mittel, sie zu erfassen, sind unzureichend. Gerade das Auge hat G. zum Beispiel für die Überlegenheit benutzt, mit welcher die Natur manchmal mechanische Probleme zu lösen vermag: es wäre für die Bildschärfe einer photographischen Kamera zweckmäßiger, wenn die Platte für die Aufnahme anstatt plan zu sein, gewölbt geformt wäre, wie es die Retina des Auges tatsächlich ist. Die Bildschärfe bleibt bei letzterer bis zum Rand auch bei nicht abgeblendeter Linse gewahrt, z. B. beim Sehen in der Dämmerung, während bei der photographischen Kamera erst durch viele Hilfsmittel die Unschärfe der Bildränder auf der planen Platte ausgemerzt werden muß, z. B. durch Abblenden auf Kosten der Helligkeit des Bildes. Der Natur steht die Wölbung der Retina als Folge der Eigenart der Entstehung des Augenbeckens als etwas Gegebenes zur Verfügung; sie ist die „billigste“ Form für sie. Der Techniker jedoch kennt zurzeit kein Material, aus welchem er für billiges Geld gewölbte photographische Platten herstellen könnte.

Ich möchte das noch an einem eigenen Beispiel näher erläutern. Für das alte Ägypten war die Herstellung und der Transport der Obeliskten durch Tausende von Menschen eine billige Methode; für den modernen Industriestaat ist der Ersatz der Menschenkraft durch die Maschine meistens viel wohlfeiler. Solche Überlegungen betreffen auch unseren Bewegungsapparat. Unsere Gelenke haben in der Regel sehr wenig scharfe Formen im streng mechanischen Sinn. A. FICK hat gesagt, der menschliche Körper sei vom Standpunkt des Technikers eine klapperige, ausgeleierte Maschine. Das ist er aber nur, wenn man lediglich die Gelenk-

formen, aber nicht die Art ihrer Zusammenarbeit mit den Muskeln beachtet. Denn die Maschine läuft in Wirklichkeit sehr exakt! Neben jedem Gelenk stehen soundso viele Muskeln wie ebenso viele Menschen, die wie im alten Ägypten da mit ihren Händen zugreifen, wo die Bewegungen es verlangen. Das Gesamtergebnis aus der Zusammenarbeit von Gelenken, Muskeln und uns unbewußt eingreifenden Nervenzentren ist ein so genaues in unserem Körper, wie es künstliche Nachbildungen von Menschenhand nicht zu leisten vermögen: wenigstens sind wir weit entfernt davon, beispielsweise die Feinheit und Beweglichkeit menschlicher Fingerbewegungen dem Amputierten durch die künstliche Hand ersetzen zu können, soweit auch unsere modernen Prothesen die Hand des Götz von Berlichingen übertreffen, deren Finger bekanntlich nur passiv zusammengedrückt werden konnten (sie schnappten selbsttätig zurück, wenn durch Druck auf je einen Knopf eine Feder für den Daumen und eine andere für alle dreigliederigen Finger gelöst wurde; das Original wird auf der Burg Götzens zu Jagsthausen aufbewahrt und machte mir nicht den Eindruck starker Benutzung; siehe auch V. MECHEL 1815).

Die Hartsubstanzen als solche haben komplexeren biologischen Verbänden wie den genannten gegenüber den Vorteil, daß hier aus dem gleichen Material verschiedenartige funktionelle Gestalten entstanden sind. Es fällt also der Einwand fort, daß die eine oder andere Form bevorzugt wäre, weil sie den Organismus billiger zu stehen käme. Man kann sich sehr wohl die Frage vorlegen, inwiefern die Zusammensetzung gewisser mechanischer Strukturen aus Bindegewebe, Knorpel, Knochen oder anderen Gewebsarten im Stoffhaushalt des Organismus mehr Aufwand an hochwertigen Eiweißkörpern, Fetten u. dergl. erfordert, deren Herstellung Zeit und Kraft braucht und bei anderen Bildungsmöglichkeiten in Abzug kommt (PETERSEN 1914). Dieser „Etat des Gebens und Nehmens“, der GOETHE vorschwebte, ist keineswegs näher bekannt, sondern ein Postulat zukünftiger Forschung. Um so wichtiger ist es für unsere Frage, solche Probleme auszuscheiden und uns an den Knochen und Zahn zu halten, bei welchem wir von der Konkurrenz mit anderen Geweben absehen, sondern nur das studieren, was diese Hartgebilde in ihrem eigenen Kreise vermögen.

Es ist damit zugleich dem Einwand begegnet, daß wir mit unserem Referat über die funktionelle Gestalt des Knochens

nichts gewonnen hätten, was nicht schon bekannt gewesen sei. Jedermann kennt freilich viele ganz hervorstechende funktionelle Formen. Wer hat nicht die fabelhafte Feinheit des Bienenstachels bewundert, dem gegenüber die feinste Nähnadelspitze ein grobklotziger Ramppfahl ist! Wie hervorragend sind die hochspezialisierten Formen ausgebildet, welche gewisse Insekten und Blüten aufeinander anweisen, so daß zwischen Ernährung und Fortpflanzung ein wechselseitiger Zwangslauf bedingt ist: würde die Pflanze, welche die Nahrung für das Insekt liefert, aussterben, so müßte das Insekt verhungern, und stürbe das Insekt aus, so könnte sich die Pflanze nicht mehr geschlechtlich fortpflanzen. Das sind höchste Potenzierungen bestimmt gerichteter funktioneller Formen. Auf ähnlichen Erfahrungen allgemeinerer Art beruht die banale Meinung von der „Zweckmäßigkeit“ der Naturformen. Darin liegt noch keine Erklärung, wie der Laie zu glauben pflegt, sondern nur eine Feststellung. Um darüber ganz klar zu werden, gehen wir von der Entstehung des Zweckmäßigkeitsbegriffes aus. Betrachte ich mein eigenes Inneres, so weiß ich: ich habe einen Willen und erfülle das Ziel dieses Willens! Das ist die eine Bedeutung des Wortes! Ich kann mir bei einem anderen Menschen und vielleicht auch von einem Tier vorstellen (obgleich ich weniger davon weiß als von meinesgleichen), daß seine Handlungen, welche ich sehe, analog meinen eigenen — also zweckmäßig bedingt sind. Beim Gestaltungsgeschehen sehe ich nur, daß Tausende und Abertausende von Individuen der gleichen Art immer wieder die gleiche Form bilden, welche funktionell brauchbar ist wie der Bienenstachel zum Stechen. Wären, wie DRIESCH ausgeführt hat, die Alpen und Pyrenäen nicht einmal, sondern tausende Male vorhanden, so würden wir bei ihnen auch vielleicht von Zweckmäßigkeit reden. Wir wissen eben nur vom Gestaltungsgeschehen, daß nach Abschluß der Entwicklung eine funktionelle Gestalt besteht und nennen sie „zweckmäßig“. Wir wollen nicht damit sagen, daß sie entsteht wie das menschliche Werkzeug, die Nadelspitze, für welche ein Wille und die Erreichung des Zieles dieses Willens Voraussetzungen sind. Denn davon wissen wir nichts. Es hat deshalb beim Gestaltungsgeschehen das Wort „zweckmäßig“ einen neuen, übertragenen Inhalt erhalten. Es wäre richtiger, in der Naturwissenschaft nicht von „Zweckmäßigkeit“ (Teleologie) zu reden. Da das Wort aber zu eingeschliffen ist, müssen wir uns wenigstens dessen bewußt bleiben, daß wir damit die Existenz

einer funktionellen Gestalt, nicht eine ihr zu Grunde liegende Zielsetzung bezeichnen. Die Hartgebilde haben die Bedeutung, diese Existenz in reiner Ausprägung und unter eng begrenzten Prämissen, welche Fehlerquellen möglichst ausschließen, einwandfrei zu belegen.

Unsere bisherigen Ausführungen galten der Übereinstimmung zwischen Aufgabe und Bau der Hartgebilde, den Vorteilen ihrer natürlichen Gestalt. Jetzt wenden wir uns den Ursachen ihres Entstehens zu. Nicht mehr was die Natur erreicht hat, sondern wie sie es erreicht, soll uns im folgenden beschäftigen.

JULIUS WOLFF, auf dessen wichtige Entdeckungen über die funktionelle Gestalt deformierter Knochen noch zurückzukommen ist, hat sich in starker Verallgemeinerung pathologischer Erfahrungen vorgestellt, daß die individuelle Entwicklung des Knochens unmittelbar durch seine Umgebung gesteuert werde. WOLFF denkt sich, daß die Knochenbälkchen dort stärker werden, wo sie in die Beanspruchungslinien fallen, und daß sie abgebaut werden, wo dies nicht der Fall ist, ähnlich wie ein Muskel mit dem Gebrauch und Nichtgebrauch zu- und abnimmt. Es müßte, wenn dies richtig wäre, das Endresultat jedesmal eine präzise zu berechnende Minimummaximumkonstruktion sein, da erst dann Gleichgewicht eintreten würde, wenn nur noch dort Material angehäuft wäre, wo es wirklich notwendig ist. Dafür gibt es in der graphischen Statik unter gegebenen Prämissen jedesmal nur eine einzige Lösung, die mathematisch genau errechnet werden kann. GEBHARDT hat nachgewiesen, daß selbst bei so deutlich trajektorialen Strukturen wie im Femurhals des Menschen starke individuelle Verschiedenheiten bestehen. Wirklich schöne Bilder erhält man von älteren Individuen, wo das beginnende Greisenalter alles irgend Entbehrliche einschmilzt. Das jugendliche Individuum hat an Stelle der trajektorialen Linien häufig eine scheinbar regellos schaumige Spongiosastruktur und scheint damit die ältere Annahme HYRTLs zu bestätigen. Es kann eben eine aus zahlreichen erweiterten Osteonen bestehende Spongiosa (Spongiosa tubulosa) gerade so tragsicher sein, wie wenn das außerhalb der Spannungsverläufe befindliche Material der Röhren resorbiert wird und wenn statt der Röhren nur Reste von deren Wänden: Pfeiler und Plättchen übrig bleiben (Trabeculae osseae und Lamellae staticae, W. ROUX). Eine moderne Eisenbrücke mit dem Filigran ihrer Eisenstreben, die lediglich den trajektorialen Linien folgen, kann ersetzt werden

durch eine Notbrücke, die aus Tausenden von nebeneinandergeramten Holzpfählen besteht. Auch der Rost eines Pfahldorfes war sehr tragfest, ohne mit errechenbaren Minimummaximumkonstruktionen etwas zu tun zu haben. Wer entscheidet nun, daß im einen Fall diese, im anderen Fall jene mechanische Lösung im Knochen gewählt wird? GEBHARDT stellt sich vor, daß es unter den Bildungselementen sensible und asensible Individuen gibt. Es könnte sein, meint er, daß die Funktion einen Sensibilisator entbindet, welcher auf die Bildungselemente ähnlich wirkt wie gewisse Farbstofflösungen, in welchen photographische Platten gebadet werden, deren Lichtempfindlichkeit steigern. Das eine Extrem ist die übliche mehrfache Sicherheit der Knochen, die ganz ausnahmsweisen Beanspruchungen z. B. plötzlichen Stößen gewachsen sein müssen, ohne daß sie je solchen Beanspruchungen im individuellen Leben ausgesetzt waren, bevor der erste Stoß erfolgt. Das andere Extrem hat GEBHARDT bei der Seekuh (*Halicore*, *Dugong*) studiert, einem Tier, welches nur auf geringe Untiefen zu tauchen vermag, weil es nicht wie die besser tauchenden Wale den Sauerstoff gebunden an das stark oxydierte Blut, sondern unmittelbar mit einem großen Luftquantum in seinen Lungen mitführt. Die Knochen werden vom *Dugong* gegen den Auftrieb der Luft als Ballast (Senkblei) gebraucht; sie sind durch und durch massiv gebildet, indem hier die grobgeflechtige Anlage eines jeden embryonalen Knochens bestehen bleibt, anstatt abgebaut zu werden wie bei anderen Tieren. Es bleibt die eine der beiden gestaltenden Wirkungen ganz aus: die abbauende Komponente, welche das mechanisch überflüssige Material zwischen den Spannungslinien wegschafft, ist abgestellt. Es ist dies offensichtlich abhängig von der Lebensweise des ganzen Organismus. Ähnlich, wenn auch weniger extrem, verhält es sich mit den Extremitätenknochen der Elefanten, welche sich durch Dickichte stampfend eine Bahn brechen und deren Knochen aus dichtem Röhrenwerk (*Spongiosa tubulosa*) aufgebaut sind, weil die schweren Knochenmassen ihre Bewegung trotz der äußeren Widerstände wie ein Schwungrad in Schuß halten. So gibt es in den verschiedenen Tierklassen Stiltypen, die für jede Klasse charakteristisch sind. Die verschiedenen Tiere halten an den einmal erworbenen Typen zäh fest. G. hat beim Menschen auf besondere individuelle Verschiedenheiten hingewiesen: es gibt Individuen mit fein ziselirten, glatten, andere mit groben, rauhen, ausdrucks-

armen Knochen. Die letzteren gehören zum reaktionsträgen Typus, dessen Extrem bei der Seekuh als Senkblei ausgenutzt ist. Eine unmittelbare Reaktion des Knochens auf die Umwelt ist das alles nicht. Es ist ein Konstitutionsmerkmal beteiligt. Diese Unbekannte müßte bekannt sein, ehe wir das Wie der Knochenbildung verstehen.

Noch aus einem anderen Grunde kann unmöglich eine unmittelbare Formabhängigkeit von der Umgebung für die Fülle der Einzelercheinungen an den Hartgebilden verantwortlich sein. Denn es ist sicher, daß gewisse Formen im individuellen Leben des Organismus ohne Einwirkung der üblichen Beanspruchungen entstehen. Diese Tatsache ist zum erstenmal gerade beim Skelett ermittelt worden. BERNAYS (1878), welcher unter GEGENBAUR die Entstehung der Gelenke beim menschlichen Embryo studierte, fand, daß die funktionelle Form bereits in einer frühen Periode ausgebildet ist, in welcher das betreffende Gelenk (Kniegelenk) noch nicht mechanisch irgendwie gebraucht wird. Ich habe durch das Experiment bestätigt, daß der Gelenkkopf und die Gelenkpfanne unabhängig voneinander entstehen (siehe weiter unten). Roux (1881) hat das Entwicklungsgeschehen auf Grund eigener Erfahrungen ähnlicher Art ganz allgemein in eine anfängliche afunktionelle Periode zerlegt, in welcher die Formen durch „Selbstdifferenzierung“ entstehen, und in eine darauf folgende funktionelle Periode, in welchen mechanische Einflüsse den Aufbau regeln.

Fragen wir nun, wie die durch „Selbstdifferenzierung“ entstehenden Formen eigentlich zustande kommen? Durch die Rouxsche Bezeichnungsweise wird lediglich etwas Negatives ausgesagt, nämlich daß die Beziehung zur Funktion des späteren Lebens in der Entwicklung nicht besteht; etwas Positives liegt in der Bezeichnung nicht. Roux selbst war geneigt, eine Häufung zufälliger Keimesvariationen im Sinne WEISMANNs bei der Entwicklung durch „Selbstdifferenzierung“ nicht auszuschließen. GEBHARDT hat sich bemüht, eine Reihe von Abhängigkeiten auszu-denken, welche zwar von den späteren Beziehungen zur essentiellen Funktion unabhängig gedacht sind, aber doch dem Hartgebilde eine solche Form verleihen, daß sie in die spätere funktionelle Form überleitet. Ich wähle als Beispiel seine „Christbaumketten-theorie“. Er stellt sich vor, daß bei der Entstehung der Knochenfibrillen die Pulsation des Blutgefäßes, welches in der späteren

Seele des Osteons liegt und um welches schichtweise die Lamellen abgeschieden werden, die führende Rolle spielen. Diejenigen Fibrillen, welche ganz oder fast zirkulär verlaufen, leisten dem Druck der Pulsation am besten Widerstand. Sie entstehen deshalb zuerst nach dem Prinzip der züchtenden Auslese. Ist einmal eine Lamelle aus solchen flachliegenden Fibrillen vorhanden, so ist sie zwar widerstandsfähig gegen jeden radial wirkenden Druck, aber ohne jeden Widerstand gegen jeden Zug in axialer Richtung des Osteons (daher der Name: denn ein Papierstreifen, der wie bei einer Christbaumkette eingeschnitten ist, kann bei Längszug in die Länge gezogen werden, hält aber einem Querszug gegenüberstand). Werden nun in der folgenden Lamelle steil verlaufende Fibrillen gebildet, so paralysieren diese alle axialen Zugbeanspruchungen und alle Einwirkungen, welche sich in solche umsetzen. Mit dem zunehmenden Wachstum wird für die stärkere Pulsation von innen jeweils eine neue Flachwicklung und für die zunehmenden axialen Einwirkungen von außen eine neue Steilwicklung hinzugefügt, bis die alternierenden Spiraltouren des definitiven Osteons fertig sind. Ähnliche Anschauungen hat RHUMBLER (1914) über die Bildung der trajektorischen Strukturen im Knochen entwickelt. Ihm sind die verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeiten der Oberfläche des Knochens die Ursache dafür, daß die anfänglich wabig indifferenten Strukturen zu bestimmten Zügen umgeformt werden, ähnlich wie man an einem Tüllstreifen durch Zug an bestimmten Stellen, welche den Wachstumspunkten entsprechen, den Spannungsverläufen im Knochen ähnliche Linien erzeugen kann. Auch in den Arbeiten von THOMA finden sich zahlreiche derartige Annahmen über besondere mechanische Beeinflussung des Entwicklungsgeschehens durch Spannungszustände im Embryo.

Allen genannten Hypothesen ist gemeinsam, daß beim Embryo ganz andere funktionelle Ursachen als die im fertigen Organismus wirksamen die Formen erzeugen; trotzdem ist beim Eintritt der eigentlichen Funktion des betreffenden Gebildes gerade diejenige Form gebildet, welche der Funktion adäquat ist oder welche wenigstens im Gebrauch leicht so umgebildet werden kann, daß sie benutzbar ist. Es ist nichts anderes als Zufall, daß bei solchem Funktionswechsel das, was die frühen funktionellen Faktoren erzeugt haben, den Anforderungen der späteren funktionellen Faktoren so entspricht, wie wenn letztere bei der Erzeugung maßgebend gewesen wären.

Eine derartige Belastung des Zufalles und alle darauf fußenden Hypothesen, also auch diesen Teil der GEBHARDTSchen Ausführungen muß ich ablehnen. Gerade die volle Übersicht über die funktionelle Gestalt der Hartgebilde, die wir heute besitzen, läßt es ganz unmöglich erscheinen, daß andere Faktoren als die der definitiven Gestalt eigenen zufällig das gleiche Getriebe feinst abgewogener Beziehungen zueinander gebildet haben könnten, welches jenen angemessen ist. Ich möchte im Anschluß an ein Zahlenbeispiel A. Moszkowskis (1917) zeigen, wie durch Zufall zwar mathematisch genau jede Art von Bildung als Einzelding vorausgesagt werden kann, wie aber gerade bestimmte Beziehungen von Dingen zueinander dabei gänzlich unerklärt bleiben. Es läßt sich genau berechnen, wieviele Kombinationen der Lettern eines Buchdruckers überhaupt möglich sind. Hat man diese Zahl, so lassen sich alle erdenklichen typographischen Anordnungen bestimmen und damit alle Bücher zusammenzählen, welche überhaupt möglich sind. Eine solche Bibliothek wäre eine wahre Universalbibliothek des menschlichen Geistes. Denn sie würde nicht nur jedes Buch, welches je gedruckt worden ist, enthalten, sondern auch jedes, welches je in Zukunft gedruckt werden könnte. Wir wären sicher, daß etwa Goethes Faust darin enthalten wäre. Aber ebenso sicher ist, daß wir ihn nicht finden könnten oder daß die Bände der Goetheschen Werke niemals in der Reihenfolge der Cottaschen Ausgabe nebeneinander stehen würden. Denn ordnete man die Bücher jener Idealbibliothek in eine Reihe, so hätte diese zwar sicher einen bestimmten Anfang und einen bestimmten Schluß, aber kein Fußgänger würde beim Abschreiten der Reihe bis zum Ende gelangen, ja der Lichtstrahl, welcher mit dreihunderttausend Kilometer Geschwindigkeit in der Sekunde längs den Bücherrücken einherfahren würde, brauchte, bis er den letzten Band erreichte, eine Zahl von Jahren, die zur üblichen Niederschrift ein Notizblatt von ungefähr zehn Kilometer Länge beansprucht. Nicht in einer Reihe aufgestellt, sondern geschichtet und verpackt würde die Bibliothek nur zum geringsten Teil in einem Raum Platz finden, welcher den gleichen Durchmesser wie die sichtbare Fixsternwelt hätte. Durch Ausnutzung aller zufälligen Zusammenstellungen von nur 100 verschiedenen Drucktypen würde also wohl die Entstehung des Faust möglich gewesen sein, ohne daß Goethe je existiert hätte; wir würden aber von der Existenz des Buches unmöglich etwas erfahren haben.

Die ganze Möglichkeit, welche durch den genauen Potenzausdruck  $10^{2000000}$  für die Anzahl der Bücher unserer Universalbibliothek unter bestimmten rechnerischen Voraussetzungen vorgespiegelt wird, zerfällt für den konkreten Einzelfall in Nichts.

Überlegen wir uns, wie ungeheuer die Häufung von zweckmäßigen Einzelfaktoren sein müßte, welche beim Zahn und Knochen in der Entwicklung zufällig zusammen aufgetreten wären, um die tatsächlichen definitiven Zustände zu erklären, so kommen uns die objektiven Feststellungen von GEBHARDT besonders zugute. Ich rufe hier die tatsächlichen Befunde des Autors gegen seine eigenen Hypothesen auf. Denn die Anordnungen der Fibrillen in den Lamellen der Osteone sind spezifisch verschieden für jeden Knochen je nach dessen Leistung, so daß — falls unsere Kenntnisse entsprechend ausgebaut wären — nicht nur die grobe äußere Gestalt, sondern auch die feinste mikroskopische Struktur ein so charakteristisches Bild für jeden Knochen ergeben würde, daß der Kenner ihn an seiner funktionellen Form richtig diagnostizieren könnte. Oder erinnern wir uns des vom Elefantenzahn Mitgetheilten, so ist dort die Anordnung der Fibrillen in sich überkreuzenden Kurven so abhängig von der Form der gröberen Düten, aus denen der Zahn zusammengesetzt ist, daß sie rechnerisch aus der Form dieser Düten abgeleitet und — ohne Kenntnis des individuellen Falles — für jeden Zahn vorausgesagt werden kann. Zu diesen unzähligen Feinheiten, welche im Knochen und im Zahn zusammenpassen, um die gesamte Gestalt und ihre spezifische Leistung zu ermöglichen, kommt aber hinzu die ganz unentbehrliche Beziehung zu den Nachbarn und zum Gesamtorganismus in seiner Totalität. Das ist am Zahn am deutlichsten. Der Zahnarzt weiß am besten, wie genau ein jeder Zahn seinem Platz im Gebiß angepaßt ist. Beim Ersatz eines defekten Zahnes durch einen künstlichen wird von ihm an einem Naturabguß des Gesamtgebisses, welcher beweglich aufgestellt wird, solange ausprobiert, wie der Ersatzzahn geformt sein und wie er stehen muß, bis für das betreffende Individuum genau die richtige Form und Stellung des Kunstzahnes ermittelt ist. Sonst ist ein wirkliches Kauen nicht möglich. Beim Schädel des Löwen steht der ganze vordere Teil im Dienst des gewaltigen Gebisses und nur der relativ kleine hintere Teil ist für das Gehirn übrig. Große Knochenleisten und starke Jochbögen am Schädel dienen den gewaltigen Kaumuskeln zum Ansatz und stehen dadurch auch im Dienst des Gebisses.

Da der Kopf durch die Vergrößerung des Gebisses und des gesamten Kaumechanismus schwerer wird, so weist die Wirbelsäule besonders große Dornfortsätze und gewaltige Halsmuskeln zum Tragen des Kopfes auf und von hier aus erstreckt sich der Einfluß auf den ganzen Körper, welcher an den Veränderungen der Wirbelsäule und ihrer Muskulatur korrelativ beteiligt sein muß. Es heißt also die Grundtatsachen viel zu eng fassen, wenn noch ein moderner Autor — ähnlich wie GOETHE es getan hat — folgende Formulierung für möglich hält und damit das natürliche Verhalten auf den Kopf stellt: „Nicht die Nahrung beeinflusst die Zahnform, sondern die Zahnform beeinflusst die Wahl der Nahrung“ (AICHEL 1915). Wenn dem Löwen zufällig Zähne von der Form und Größe anderer gewaltiger Raubtierzähne zugefallen wären, so würde er sie doch nicht haben gebrauchen können. Es gehören Unendlichkeiten von Einzeleinrichtungen im Zahn selbst, im Verhältnis der Zähne zueinander und im Gesamtbau des Körpers dazu, um den Raubtierzahn zu einem wirklich brauchbaren, zweckmäßigen Instrument für seinen Besitzer zu gestalten. Diese Häufung von Zufällen, wenn es solche wären, kämen auf das gleiche hinaus wie bei dem Beispiel der Universalbibliothek: wir können wohl verstehen, daß alles einzelne durch Zufall entstände; wie es aber mit dem anderen zusammentritt und wie gerade der Löwe zu seinem Reißzahn oder der Elefant zu seinem Stoßzahn kommt, warum die feinere Struktur so genau der gröberen Gestalt und deren spezifischen Beanspruchung entspricht und wieso die Zähne nach einer bestimmten Formel in unserem Munde stehen und nicht anders, bleibt ebenso unverständlich, wie aus jener Universalbibliothek ein bestimmtes Buch herauszufinden wäre oder wie die Werke eines Autors in ihr nebeneinander zu stehen kämen.

Den Hypothesen über spezifisch embryonale Abhängigkeiten wie den zuletzt besprochenen klebt ein weiterer Mangel an, nämlich der, daß die postulierten Abhängigkeiten, auch wenn sie imstande wären, den definitiven Zustand zu erklären, doch selbst auf ganz vagen Annahmen beruhen, die durch nichts bewiesen sind. Wie sehr man sich täuschen kann über vermeintliche embryonale Beziehungen habe ich früher am Entbindungsvorgang der Vorderbeine von Amphibien gezeigt (1905, 1906), auf welchen ich hier zurückkommen möchte, weil ich für den seiner Einfachheit wegen sehr übersichtlichen Vorgang einige Ergänzungen hinzufügen kann. Er gehört trotz des sehr ver-

schiedenen Objektes in unsere Betrachtungen hinein, weil es darauf ankommt zu bestimmen, ob Beziehungen zwischen zwei Teilen eines embryonalen Organismus, welche dem Beobachter ganz den Eindruck einer mechanischen Abhängigkeit des einen vom anderen suggerieren, wirklich bestehen oder ob sie es nur scheinbar sind und inwiefern in Wirklichkeit statt der vermeintlichen Abhängigkeit Selbständigkeit bestehen kann. Der Vorgang, um den es sich handelt, ist folgender.

Bei fast allen schwanzlosen Lurchen werden die Anlagen der Vorderbeine, zusammen mit den Kiemen, durch eine häutige Schutzdecke, das Operculum, überwachsen und dadurch in eine Kammer versenkt, welche nur durch ein Abflußloch für das Atemwasser mit der Außenwelt kommuniziert. Da sich die Tiere während des Larvenlebens einzig mit dem mächtigen Ruderschwanz fortbewegen, so wachsen die Vorderbeine in ihrem Versteck heran, ohne daß sie gebraucht werden können und ohne daß dies Unzuträglichkeiten für ihren Besitzer hätte. Das sehen wir an den Hinterbeinen, welche zwar frei aus dem Körper ins Wasser hineinwachsen, aber unbenutzt neben dem After herabhängen und nicht

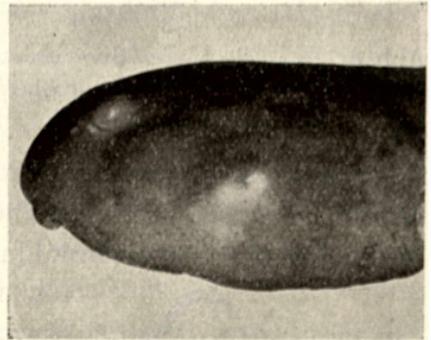


Abb. 7. Die Wand des Operculum ist vorgedrängt und prall gespannt (Lichtreflex) durch den von innen andrängenden Ellenbogen (Unke, Photo.).

einmal durch elektrische Reizung der Nerven bis kurz vor der Metamorphose in Bewegung gesetzt werden können. Kommt die Zeit heran, zu welcher das Tier auf das Land geht, den unbrauchbar gewordenen Ruderschwanz verliert und dagegen seiner vier Beine zum Tragen und Fortbewegen des Körpers bedarf, so wird jedes der beiden Vorderbeine aus seinem Versteck entbunden wie das Kind aus dem Mutterleib. Es entsteht über dem sich vordrängenden Ellenbogen ein Loch und aus diesem schlüpft die Extremität schnell heraus, so daß sie fix und fertig zum Gebrauch vorliegt. Der ganze Vorgang macht den Eindruck einer funktionellen Bindung beider Prozesse: Andrängen des Ellenbogens an die Hautdecke (Fig. 7) und Entstehung des Loches in ihr (Fig. 8). Wir könnten den Vorgang unter dieser Annahme und den feineren

histiologischen Prozessen nach vergleichen gewissen Vorgängen am Knochen, z. B. dem Knochenabbau. Wie nach Roux' Annahme die Osteoklasten (oder irgend welche andere Dinge) nur unter gewissen mechanischen Voraussetzungen in Tätigkeit treten, um die Knochensubstanz abzubauen, so wäre beim Operculum ein An-drängen des Ellenbogens nötig, um die Zellen, welche das Loch bilden (Foraminoblasten) in Aktion zu setzen. Dies nur um die

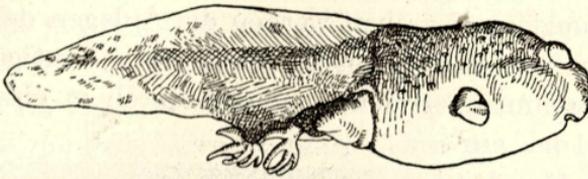


Abb. 8. Der Ellenbogen der vorderen Extremität einer Unke ist gerade durchgeschlüpft (nach BRAUS, 1906, Taf. XVI, Fig. 2).

Beziehung unseres Falles zu dem früheren klarzustellen. Während wir aber beim Knochen für das genannte Beispiel auf Vermutungen angewiesen sind, können wir beim Operculum durch das Experiment

feststellen, ob unsere Annahme richtig ist oder nicht. Ich entfernte bei der Unke (Bombinator), bei welcher die Bedingungen für das Experiment besonders günstige sind<sup>1</sup>, die früheste Anlage der vorderen



Abb. 9. Dreibeinige Unke. An Stelle des in der Anlage extirpierten linken Vorderbeines ist im Operculum ein kleines spaltförmiges Loch deutlich. (Nach BRAUS, 1906, Taf. XVI, Fig. I.)

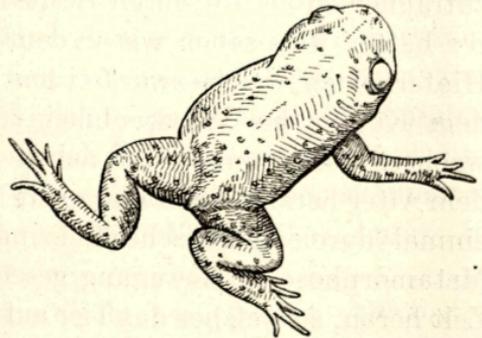


Abb. 10. Dreibeinige Unke nach der Metamorphose. Das extirpierte Vorderbein ist nicht durch Regeneration ersetzt. (Nach BRAUS, 1906, Taf. XVI, Fig. 3).

<sup>1</sup> Bombinator regeneriert die extirpierte Gliedmaße nicht (Fig. 10). Bei *Rana esculenta* regeneriert sie; man kann aber auch dort in Fällen zu einem klaren Resultat gelangen, in welchen das Regenerat sehr langsam heranwächst. Es bildet sich das Loch im Operculum trotzdem auf der ope-

Extremität, was sich erreichen läßt, ohne die Ausbildung des Operculum zu beeinträchtigen. Es entsteht dann ein Tripode. An der operierten Seite, an welcher das Vorderbein fehlt und also eine funktionelle Einwirkung der Extremität oder gar ihres Ellenbogens ausgeschlossen ist, muß sich zeigen, ob das Loch im Operculum wirklich davon abhängig ist oder von sich aus entstehen kann. Überraschenderweise ist letzteres richtig: wo normalerweise die vordere Extremität durchbrechen würde, da entsteht ein winziges, aber unverkennbares Loch (Fig. 9). Es führt in die Kiemenhöhle (Opercularsack) hinein an die Stelle hin, wo die Extremität zu erwarten wäre. Die Bildung des Opercularloches, wenn auch nicht eines normal großen, so doch eines wirklichen Loches, ist also vom Druck einer andrängenden Gliedmaße unabhängig. Bei *Rana esculenta* ist das Loch fast annähernd so groß, wie wenn eine normale Gliedmaße vorhanden wäre.

Diese Feststellung hat deshalb vor ähnlichen früheren den Vorrang, weil die Verhältnisse sehr einfach und übersichtlich sind. Wenn beispielsweise vom Seeigel bekannt ist (DRIESCH, 1893), daß der Mund auch dann durchbricht, wenn die Darmanlage die betreffende Stelle des Ektoderms nicht berührt, so ist doch der Mund kein einfaches Loch, sondern ein komplexes Organ, und die Mundhöhle ist eine Gruppe von Organen, so daß von vornherein bezweifelt werden könnte, ob Mundbildung und Darmanlage miteinander verknüpft sein müssen oder nicht zufällig einander begegnet sein können. Sind doch beispielsweise für den Mund der Wirbeltiere verschiedene Hypothesen aufgestellt worden, nach welchen das jetzige Mundloch gar nicht das ursprüngliche sei, sondern ein Organ von ganz anderer Bestimmung. Beim Loch im Operculum dagegen besteht nicht der mindeste Anlaß zu bezweifeln, daß es von Anbeginn an lediglich für die Extremität bestimmt sein mußte.

Nach WEISMANN'S Selektionslehre müßte man allerdings annehmen, daß das Loch im Operculum trotz seiner Bestimmung durch Zufall entstanden sei und daß nur solche Individuen, bei welchen es zufällig auftrat, wegen der Lebenswichtigkeit des Loches für die Fortbewegung und Ernährung des Tieres zur Fort-

---

rierten Seite gleichzeitig mit dem auf der nicht operierten Seite. Das Regenerat wird in einem Zustand der Unreife entbunden, in welchem kein Ellenbogen besteht und es selbst wegen seiner Weichheit unmöglich die Perforation bewirken kann (BRAUS, 1908).

pflanzung kamen. In der Tat haben PLATE (1907) und H. E. ZIEGLER (1907) ausdrücklich diese Annahme auf unseren Fall für anwendbar erklärt. Ich brauche nicht näher darauf einzugehen, was wir dem Zufall zumuten, wenn wir glauben, daß das Operculum über das Vorderbein herüberwächst und daß gleichzeitig in ihm am richtigen Fleck eine Durchlaßpforte für das Bein zufällig frei bleibt oder frei wird, sondern kann mich zur Widerlegung auf das oben gegen die Zufallehre Ausgeführte beziehen.

Wie das Loch im Operculum unabhängig ist vom Vorhandensein eines Druckes seitens des Ellenbogens oder des Vorderbeines überhaupt, so kann auch die äußere Gestalt der Zähne nicht durch das Milieu im Embryo beeinflusst werden. AICHEL (1915) hat besonders darauf hingewiesen, daß aus der Art der Entstehung des Schmelzes wie in einem Experiment jede äußere Einwirkung ausgeschlossen werden kann. Der Schmelz, ein Mineral, das in der freien Natur als Apatit vorkommt, überzieht den Zahn wie eine Kappe, die vom Beginn des Gebrauches des Zahnes an unveränderlich ist. Sie kann höchstens abgenutzt werden. Wie man bei einem defekten Zahn, dessen Krone vom Zahnarzt mit einer Goldhaube überzogen wurde, nicht annehmen könnte, daß seine Oberfläche einem Gestaltungsreiz zu folgen vermöchte, so ist auch der natürliche Zahn unfähig dazu; ja, ein solcher Reiz kann von außen die Bildungszellen des Schmelzes nie treffen, weil diese (das Schmelzorgan) bereits zugrunde gehen, ehe der junge Zahn durchbricht und überhaupt verwendungsfähig wird. Fertig mit geschlossenem Panzer tritt der Zahn ins Leben wie Minerva aus dem Haupte des Zeus. Der Zahnwechsel sorgt dafür, daß die Milchzähne, welche für die Kieferbögen des Erwachsenen zu klein wären, durch passende Größen ersetzt und vermehrt werden.

Auch beim Knochen wissen wir für die Gelenkformen, daß sie von Anbeginn des individuellen Lebens an fest determiniert sind und ohne funktionelle Beanspruchung angelegt werden. Ich habe die Befunde von BERNAYS bereits erwähnt. Ich selbst habe durch experimentelle Eingriffe bei Unkenlarven gezeigt (1910), daß sich die Größe einer Gelenkpfanne beliebig verkleinern läßt, ohne daß der dazugehörige Gelenkkopf dadurch berührt wird. Denkt man sich ein Kugelgelenk, so ist für die Funktion vor allem notwendig, daß die Durchmesser des Kopfes und der Pfanne genau einander entsprechen. Bei den operierten Tieren, bei denen die Pfanne verkleinert, der Kopf aber groß geblieben

ist, paßt der Kopf nicht in seine Pfanne; die letztere wird nachträglich ausgeweitet und defekt oder der Kopf verläßt frühzeitig die Pfanne. Die kongenitale Luxation der Hüfte beim Menschen beruht höchst wahrscheinlich auf ähnlichen Diskrepanzen, wie sie bei der Unke durch das Experiment willkürlich herbeigeführt werden. Darnach wären auch bei den menschlichen Gelenken in der individuellen Entwicklung die Größen von Kopf und Pfanne unabhängig voneinander determiniert.

Kehren wir zum Armloch im Operculum zurück, so hat für diesen wegen seiner Einfachheit besonders klaren Fall **SPEMANN** (1907b) in scharfsinniger Analyse vier theoretische Möglichkeiten der Entstehung aufgestellt, welche die uns hier interessierenden Beziehungen erschöpfen. Zwei von ihnen zeichnen sich dadurch aus, daß Unabhängigkeit zwischen Loch und Extremität besteht, indem entweder 1. nach der **WEISMANN**schen Selektionslehre durch Zufall beide zusammentreffen, also von Anbeginn an völlig unabhängig voneinander sind und bleiben, oder 2. wenigstens zwischen dem sich bildenden Loch und der fertigen Extremität keine Abhängigkeit besteht. Der erstere Punkt ist auf die komplizierteren Verhältnisse der Hartgebilde angewendet in Wirklichkeit keine mögliche Erklärung, der zweite ist durch das Experiment im Falle des Operculum und in anderen Fällen sicher ausgeschlossen. Es bleiben also noch die beiden anderen Möglichkeiten zu besprechen, die miteinander gemeinsam haben, daß sie eine Abhängigkeit zwischen Loch und Extremität annehmen. Die erste von beiden faßt den Prozeß als einen historischen auf: es soll ursprünglich Abhängigkeit zwischen fertiger Gliedmaße und Loch bestanden haben, indem letzteres unter Einwirkung des Druckes der Extremität ausgespart wurde oder entstand. In den folgenden Generationen ging diese Abhängigkeit verloren, indem durch „Vererbung“ das Operculum von sich aus fähig wurde, das Loch an der richtigen Stelle zu bilden. Wie etwa das Ärmelloch einer Weste bei fabrikmäßiger Herstellung nicht „nach Maß“ auf den Leib des Kunden zugeschnitten, sondern im Großbetrieb hergestellt wird ohne Anwesenheit des späteren Trägers. Neben dieser Annahme der „Vererbung einer erworbenen Eigenschaft“ ist eine zweite Möglichkeit theoretisch denkbar, bei welcher die Abhängigkeit zwischen Loch und Extremität nicht nur ursprünglich bestand, sondern auch jetzt noch besteht, freilich nicht zwischen dem sich bildenden Loch und der fertigen Extremi-

tät, wohl aber zwischen den ersten Anlagen der Extremität und des Operculum. SPEMANN hat diese Möglichkeit zuerst hervorgehoben und den Unterschied sehr hübsch in folgender Weise veranschaulicht (l. c. S. 41): „Wäre also das erste Mal, wo bei den Vorfahren der Anuren vordere Extremität und Hautfalte (Operculum) in Konflikt zu kommen drohten, ein Experimentator zugegen gewesen und hätte die Gliedmaßenknospe entfernt, so hätte schon er dieselbe Überraschung erlebt wie jetzt BRAUS, daß nämlich... das Loch entstanden wäre, obwohl keine Gliedmaße zum Durchstecken mehr da war. Es wäre das ein Fall, auf welchen die DARWINSche Bezeichnung, „korrelative Variation“ recht eigentlich passen würde; freilich mit dem fundamentalen Unterschied gegen DARWINS Auffassung, daß die Zweckmäßigkeit dieser Korrelation keine zufällige sein könnte.“ Eine solche finale Vorbestimmung der Entwicklung des Operculum, die zu den Bedürfnissen der Extremität paßt („evolution in a determinate line“, Orthogenesis) würde uns nötigen, für unseren Fall einen dem naturgesetzlichen Geschehen übergeordneten Ordnungsfaktor anzunehmen, der weit über das hinaus geht, was etwa DRIESCH unter „Entelechie“ versteht. Denn das Operculum müßte imstande sein, den bevorstehenden Konflikt mit dem Ellenbogen vorauszusehen, ohne einen Ellenbogen je bemerkt und ohne Kenntnis von der Existenz eines solchen zu haben. Denn die erste Annäherung zwischen beiden wäre durch jenes fiktive Experiment bereits verhindert worden. Die Entelechie ist dagegen nach der Meinung DRIESCH's (1909) ein suspendierender Faktor, der unter vorhandenen Entwicklungsmöglichkeiten auswählt, die eine zuläßt, die andere verhütet, aber nicht eigentlich Neues schafft. Die Vorstellungen DRIESCH's bewegen sich, soweit ich sehe, auf Linien, die menschlichem Vorstellungsvermögen zugänglich sind, wenn sie auch mit naturwissenschaftlichen Methoden nicht aufgelöst werden können. Das, was das Operculum unter jener Annahme könnte, läge jenseits menschlichen Vorstellungsvermögens.

Es gibt in der mir bekannten Literatur einen von DEAN (1904) mitgeteilten, noch krasserem Fall, der — wenn er hinreichend gesichert wäre — eine finale Entwicklung mit vorausgeschautem, unserem Vorstellungsvermögen ganz unfaßbaren Ziel darstellen würde; er sei kurz besprochen, um das Gesagte noch deutlicher zu machen. DEAN findet bei einem lebendig gebärenden japanischen Chimäroiden, daß für das Ei — bevor in ihm der Embryo späterer

Entwicklungsphasen auch nur angedeutet ist — eine Eikapsel von genau der Form des späteren Jungfisches geformt wird; der Fisch wächst aus dem Ei, das anfangs in der viel zu großen Hülle ganz lose liegt, heran, bis er schließlich die Kapsel ausfüllt und in ihr steckt wie die Mumie in ihrer Hülle. Bei der Mumie nimmt es uns nicht Wunder, daß die Plastik des Einschlusses in groben Zügen in der äußeren Form, der Hülle, sichtbar ist; denn die Hülle schmiegt sich dem Kern von vornherein an. Die Eikapsel des Fisches aber wird vom Eileiter abgeschieden, ehe die Form vorhanden ist, welche sie in groben Umrissen wiedergibt. Trotzdem ist nach DEAN die Übereinstimmung an manchen Stellen wunderbar genau, z. B. bestehen Reihen von Öffnungen in der Kapsel für den Zutritt frischen Wassers zum Atmen, von welchen eine Reihe den Kiemenöffnungen entspricht. Die Kapsel, welche selbst tot ist wie die Kalkschale eines Hühnereies, wird von Eileiterzellen abgeschieden, welche nach dieser Darstellung das kommende Wesen vorausahnen könnten, ja voraussagen, daß an bestimmten Punkten Ventilationslöcher notwendig sind für dieses nie geschaute Zukunftswesen! Aber hier liegt auch die Schwäche der ganzen Behauptung DEANS. Es wäre doch wohl möglich, daß die Schale bei den Vorfahren des jetzigen Fisches später erzeugt und wirklich um den Jungfisch gebildet worden wäre, wie die Mumienhülle der Form des Körpers analog ist, den sie umschließt. Durch eine Rückverlegung des Termins der Schalenbildung könnte die durch „Vererbung“ fixierte Fähigkeit, eine bestimmte Gestalt zu formen, so früh eintreten, daß das frisch befruchtete Ei bereits von der spezifisch gestalteten Kapsel umschlossen wird, wie DEAN tatsächlich beobachtete, ohne daß aber etwas Finales in dem Vorgang zu suchen wäre. Freilich ist die Annahme der Vorverlegung der Kapselbildung vorläufig nicht durch tatsächliche Funde zu stützen. Wir wissen nur, daß bei Haien zwei Generationen von Kapseln bestehen, die sich ablösen (Pellucida und eigentliche Eikapsel, BRAUS 1906, S. 21). Zeitliche Verschiebungen sind dabei wahrscheinlich; aber es sind doch nur ganze vage Beziehungen zu dem Fall von DEAN konstruierbar.

Wir werden aber lieber jeder noch so entfernten Möglichkeit nachgehen, durch Naturbeobachtung solcher Schwierigkeiten Herr zu werden, als daß wir voreilig eine finale Konstruktion wie diejenige DEANS für unvermeidbar halten. So steht es auch mit dem Fall des Operculum. Es hieße von der Scylla in die Charybdis

geraten, wenn wir wegen der Schwierigkeiten, welche tatsächlich das Problem der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ bietet, diese verwerfen würden und uns der finalen Erklärung verschreiben wollten, welche freilich dann als einzige übrigbliebe.

Es kommt vielmehr darauf an, die Möglichkeit einer „Vererbung erworbener Eigenschaften“ erneut zu prüfen und zu bestimmen, mit welchen Mitteln ausentwickelte fertige Formen, an welchen die Veränderungen stattfinden, auf das Keimplasma so übertragen werden können, daß sie in der folgenden Generation wieder an der richtigen Stelle des Organismus eingefügt werden (ROUX, 1913). Jedenfalls wissen wir schon jetzt, daß nicht etwa eine Abänderung des bisherigen Geschehens einfach an dessen Stelle tritt, sondern daß beide Geschehensformen nebeneinander bestehen können. Dafür ist das Operculum besonders beweiskräftig. Denn die Extremität hat jetzt noch bei der Unke die Fähigkeit sich durch eigene Kraft den Weg ins Freie zu bahnen, wenn ihre frühe Anlage an einen fremden Ort unter die Haut verpflanzt wird und beim Heranwachsen mit dieser fremden Haut in Konflikt gerät (BANCHI 1904, BRAUS 1906). EKMAN (1912) hat beobachtet, daß die vordere Extremität, auch wenn sie künstlich vom Peribranchialraum getrennt sich entwickeln muß, mit einem Hohlraum umgeben ist, in welchem sie wie in einem Amnion heranwächst. SPEMANN fand (nach mündlichen Mitteilungen, deren Veröffentlichung mir freundlichst gestattet wurde) das gleiche bei transplantierten Gliedmaßenknospen; er beobachtete, wie das heranwachsende Bein aus diesem Versteck in genau der gleichen Weise entbunden wird wie an dem natürlichen Ort (Peribranchialhöhle). Selbst der scharfe Rand des Perforationsloches entsteht genau so wie bei dem natürlichen Vorgang. Es platzt nicht etwa die Haut in unregelmäßigen Rissen über dem vordrängenden und einen Ausweg suchenden Ellenbogen. Deshalb ist bei dem normalen Vorgang am Operculum gar nicht zu sagen, ob das Loch abhängig oder unabhängig von dem Ellenbogen auftritt: beides ist möglich. So kann der Prozeß von Individuum zu Individuum bald so, bald so verlaufen und im Einzelfalle sogar in verschiedenen Intervallen verschieden determiniert sein. BECHER (1912) hat darauf den treffenden Namen „doppelte Sicherung“ angewendet. Ähnliches gibt es bei der Bildung der Amphibienlinse (SPEMANN), der Ankerplatten von Echinodermen (BECHER), und der Kiemenfäden von Amphibien (EKMAN, BRAUS).

Es wäre auch für die Hartgebilde durchaus möglich, daß hier abhängige und unabhängige Differenzierung nach Art doppelter Sicherungen eng miteinander verkettet sind. Darüber kann allein das Experiment entscheiden. Daran fehlt es jedoch. Wir kennen nur Naturexperimente wie die von JULIUS WOLFF (1870) entdeckten Anpassungen der Struktur der Spongiosa der Knochen, z. B. nach schief geheilten Knochenbrüchen, nach Synostosen der Gelenke usw. Durch diese ist nachgewiesen, daß trajektorielle Strukturen in Abhängigkeit von der neuen Art der Belastung entstanden sein müssen, da sie der neuen Form des Knochens konform sind. Es existiert hier Abhängigkeit von funktionellen Milieueinwirkungen; in anderen Fällen wie bei der Gelenkbildung u. a., wurde, wie oben gezeigt wurde, Unabhängigkeit konstatiert, auch auf experimentellem Wege. Inwieweit die funktionelle Gestalt, die wir nirgends so genau kennen wie bei den Hartgebilden, im Einzelfall abhängig und unabhängig von der funktionellen Beanspruchung zu entstehen vermag, wie also auf dem Wege der doppelten Sicherung der eine Prozeß allmählich ganz von dem anderen abgelöst worden ist, das sind Fragen, die durchaus der experimentellen Prüfung an geeignetem Material zugänglich sind. Zur Lösung des Problems der Gesetzlichkeit der Körperform scheinen sich auf diesem Wege die günstigsten Aussichten zu bieten.

GEBHARDT war der Meinung, daß im individuellen Entwicklungsgeschehen „der Vererbung die Rolle des Bauherrn und der zwingenden Umstände zufällt, daß sie wie der Bauherr das Postulat und den Grundplan gibt, dessen Ausführung und Detaillierung den Technikern — Entwicklungsmechanik und funktionelle Anpassung — anheimfällt“ (1910 S. 152). Eine solche Verteilung der Kompetenzen können wir zurzeit wohl vermuten, aber nicht beweisen. Wer versuchen wird, durch das Experiment Klarheit zu schaffen über Beziehungen zwischen Vorwelt- und Umweltfaktoren auf dem dazu verlockenden Gebiet der Hartsubstanzen, der wird in Dankbarkeit auf dem breiten Tatsachenmaterial fußen müssen, welches zusammen mit den bereits vorhandenen Befunden ganz wesentlich durch GEBHARDTs eigene Forschungsergebnisse geschaffen wurde, eine Basis zugleich und ein Wegweiser für die Zukunft.

## LITERATUR.

---

Die gesamten Arbeiten von GEBHARDT sind aufgeführt von W. Roux 1918 (siehe unten). Hier zähle ich nur die Titel der im Text zitierten Abhandlungen auf.

- O. AICHEL, Das Problem der Entstehung der Zahnform. Archiv Anatomie u. Physiologie. Anat. Abt. Suppl. 1915.
- A. BANCHI, Sviluppo degli arti addominali del Bufo vulgaris innestati in sede anomala. Monitore zool. italiano Anno 15, 1904.
- S. BECHER, Über doppelte Sicherung, heterogene Induktion und assoziativen Induktionswechsel. Ein neuer Fall und die theoretische Bedeutung der ganzen Erscheinung. Zoolog. Jahrbücher. Suppl. XV, 3. Band. 1912 (Festschrift Spengel).
- A. BERNAYS, Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen mit Bemerkungen über die Gelenke im allgemeinen. Morpholog. Jahrbuch Bd. 4. 1878.
- H. BRAUS, Über den Entbindungsmechanismus beim äußerlichen Hervortreten der Vorderbeine der Unke und über künstliche Abrachie. Nat.-hist.-med. Verein Heidelberg. Münch. med. Wochenschrift Nr. 36. 1905.
- Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Korrelation und Regulation. Morphol. Jahrbuch Bd. 35. 1906.
  - Zur Entwicklungsgeschichte niederer Haie. Notizen über Vorkommen im Mittelmeer, Taxonomie, Eier und Eihüllen dieser Fische. Sitz-Berichte Preuß. Akad. Wissenschaften Bd. 52. 1906.
  - Gliedmaßenpfpfung und Grundfragen der Skelettbildung. 1. Die Skelettanlage vor Auftreten des Vorknorpels und ihre Beziehung zu den späteren Differenzierungen. Morphol. Jahrb. Bd. 39. 1908.
  - Angeborene Gelenkveränderungen, bedingt durch künstliche Beeinflussung des Anlagematerials. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Gelenke und ihrer Abnormitäten (kongenitale Luxation). Archiv f. Entw. Mech. Bd. 30, 1910 (Festschrift Roux).
  - Über die Entstehung der Kiemen, ein Beitrag zur Homologiefrage. Zeitschrift f. Morphol. u. Anthropologie Bd. 18, 1914 (Festschrift Schwalbe).
- B. DEAN, Evolution in a determinate line as illustrated by the egg-cases of chimäroid fishes. Biological Bulletin Vol. VII, 1904.
- H. DRIESCH, Entwicklungsmechanische Studien VII—X. Mitt. zoolog. Station Neapel, Bd. 11, 1893.
- Philosophie des Organischen. 2. Bd. Leipzig 1909 (Gifford-Vorlesungen gehalten an der Universität Aberdeen in den Jahren 1907—1908).

- V. v. EBNER, Untersuchungen über das Verhalten des Knochengewebes im polarisierten Lichte. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 70. 1874.
- G. EKMAN, Die Entstehung des Peribranchialraumes und seine Beziehungen zur Extremitätenanlage bei Bombinator. Anat. Anzeiger, Bd. 40, 1912.
- Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemenregion (Kiemenfäden und Kiemenspalten) einiger anuren Amphibien. Morphol. Jahrbuch Bd. 47, 1913.
- W. GEBHARDT, Über den funktionellen Bau einiger Zähne. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. 10, 1900.
- Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der feineren und größeren Bauelemente des Wirbeltierknochens. I. Allg. Teil. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 11, 1901. II. Spezieller Teil. Ibidem Bd. 20, 1905.
- „Präzision“ in Natur und Technik. 78. Jahresvers. Gesellschaft D. Naturforscher u. Ärzte. Stuttgart 1906 a (Zeitschrift f. Naturwissenschaften Bd. 79, 1907).
- Ein interessantes Bildungsgesetz (Elefantenstoßzahn). Verhdl. d. anatom. Gesellschaft 20. Vers. Rostock 1906, b.
- Über das älteste geologisch bekannte Vorkommen von Knochengewebe (Placodermen). Verhdl. anat. Gesellschaft 21. Vers. Würzburg 1907.
- Funktionelle Entwicklungsstufen des Knochens. Vers. D. Naturforscher und Ärzte, Königsberg 1910.
- Über die funktionelle Knochengestalt. Verhdl. D. Gesellschaft f. orthop. Chirurgie. 9. Bd. 1910. Versammlung Berlin. (Zeitschrift f. orthop. Chirurg. Bd. 27.)
- Über den Skelettbau mit dünnen Platten. Verhdl. anat. Gesellschaft 25. Vers. Leipzig 1911.
- Trajektorielle Strukturen im Knorpel (Diskussion zu dem Vortrag des Herrn J. Schaffer). Ibidem.
- Über Spannungsauslese im Knochen. Vortrag Bezirksverein Halle des „Vereins Deutscher Ingenieure“ 1912 (Zeitschrift „Thüringer Bezirksverein Deutscher Ingenieure“ 51. Jahrg. 1912).
- Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der LIESEGANGSchen Niederschläge in Kolloiden. Verhdl. D. zoolog. Gesellschaft 22. Jahresvers. Halle 1912.
- CHR. v. MECHEL: Die eiserne Hand des Götz von Berlichingen, Berlin 1815 (Georg Decker).
- G. H. v. MEYER, Die Architektur der Spongiosa. Müllers Archiv (His-Braune) 1867. S. 615—628.
- A. MOSZKOWSKI, Der Sprung über den Schatten. Betrachtungen auf Grenzgebieten 1917 (S. 35: Das Geheimnis der großen Zahl).
- H. PETERSEN, Studien zur vergleichenden und allgemeinen Mechanik des Tierkörpers. Archiv Entw.-Mech. Bd. 39, 1914.
- PLATE, Diskussionsbemerkung zum Vortrag Spemanns über Korrelation (siehe Spemann) 1907.
- L. RHUMBLER, Das Protoplasma als physikalisches System. S. 556: Plastische Reaktionsfähigkeit der Knochen, Ergebnisse der Physiologie von Asher-Spiro 14. Jahrg. 1914.

- W. ROUX, Der Kampf der Teile im Organismus. 1881. (Gesammelte Abhandlungen über Entw.-Mech. d. Organismen Bd. I, 1895.)
- Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge nebst einer Einschaltung über die Hauptarten des Entwicklungsgeschehens. 2. Aufl. Vorträge u. Aufsätze über Entw.-Mech. Heft 19, 1913 (die 1. Mitteilung von Roux über die hier geschilderten Vorgänge stammt aus dem Jahre 1882: Jahresber. d. Anat. u. Phys. Bd. 10).
- Nekrolog W. GEBHARDT. Arch. Entw.-Mech. Bd. 44, 1918.
- H. SPEMANN, Neue Tatsachen zum Linsenproblem. Zool. Anzeiger Bd. 31, 1907 a.
- Zum Problem der Korrelation in der tierischen Entwicklung. Verhdl. zool. Gesellschaft 1907 b.
- R. THOMA, Untersuchungen über das Schädelwachstum und seine Störungen. 1.—5. Mitteilung. Virchows Archiv Bd. 206, 1911, Bd. 212, 1913, Bd. 219, 1915, Bd. 223, 1916, Bd. 224, 1917.
- J. WOLFF, Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892 (siehe auch Virchows Archiv Bd. 50, 1870).
- H. E. ZIEGLER, Diskussionsbemerkung zum Vortrag Spemanns über Korrelation (siehe Spemann), 1907.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Braus Hermann

Artikel/Article: [Über die Gesetzlichkeit der Körperform 215-256](#)